

ISSN 0367-0597

Номер 6

Ноябрь - Декабрь 2024



ЭКОЛОГИЯ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2024

Современное распространение и эколого-фитоценотическая характеристика инвазионного вида
Impatiens glandulifera Royle на Южном Урале

Л. М. Абрамова, Я. М. Голованов 409

Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae)
на северной границе ареала (Республика Коми)

И. А. Кириллова, Д. В. Кирилов 418

Морфологическая изменчивость двух близкородственных видов рода *Orchis* в различных
условиях произрастания

В. Ю. Летухова, И. Л. Потапенко 425

Изменчивость состояния особей мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, гнездящихся
в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода

Е. А. Бельский, А. Г. Ляхов 434

Дикие животные и автотранспорт: анализ развития конфликта на примере Свердловской области
Н. С. Корытин, Н. И. Марков, А. К. Кузнецов, И. Е. Бергман 446

Бивариантность размерной структуры популяций соболя и лесной куницы: поток генов
или интрогressия?

В. Г. Монахов 457

Влияние погодных условий в течение постдиапаузного развития боярышницы *Aporia crataegi* L.
(Lepidoptera: Pieridae) на изменчивость жилкования крыльев

И. А. Солонкин, Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин 470

Content

No 6, 2024

Current distribution and ecological-phytocoenotic characteristic of the invasive species <i>Imratiens glandulifera</i> Royle in the Southern Urals <i>L. M. Abramova, Ya. M. Golovanov</i>	409
Effect of lighting conditions on the reproductive success of <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. (Orchidaceae) on the northern border of the range (Komi republic) <i>I. A. Kirillova, D. V. Kirillov</i>	418
Morphological variability of two closely related <i>Orchis</i> species in different growing conditions <i>V. Yu. Letukhova, I. L. Potapenko</i>	425
Variability of body condition of the pied flycatcher <i>Ficedula hypoleuca</i> breeding in the vicinity of the Middle Ural copper smelter <i>E. A. Bel'skii, A.G. Lyakhov</i>	434
Wild animals and vehicles – analysis of development of a conflict: case of Sverdlovsk region <i>N. S. Korytin, N. I. Markov, A. K. Kuznetsov, I. Ye. Bergman</i>	446
Bivariate in the size structure of sable and pine marten populations: gene flow or introgression? <i>V. G. Monakhov</i>	457
Effect of weather conditions during post-diapause development of black-veined white <i>Aporia crataegi</i> L. (Lepidoptera: Pieridae) on the variation of wing venation <i>I. A. Solonkin, E. Yu. Zakharova , A. O. Shkurikhin</i>	470

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИНВАЗИОННОГО ВИДА *IMPATIENS GLANDULIFERA* ROYLE НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2024 г. Л. М. Абрамова^a, *, Я. М. Голованов^a

^aЮжно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение

Федерального государственного бюджетного научного учреждения УФИЦ РАН,

Россия 450080 Уфа, ул. Менделеева, 195/3

*e-mail: abramova571m@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.01.2024 г.

После доработки 29.07.2024 г.

Принята к публикации 01.08.2024 г.

Рассмотрено распространение инвазионного вида *Impatiens glandulifera* на Южном Урале в пределах Республики Башкортостан. Вид дичает из декоративной культуры и активно натурализуется в теневых прибрежных и антропогенных экотопах, преимущественно в лесостепной и неморально-лесной зонах Предуралья. Выявлено 62 локалитета вида в 28 районах. Описаны ценозы с его доминированием в составе класса *Epilobietea angustifoli*: ассоциация *Calystegio sepium*–*Impatientetum glanduliferae*, две субассоциации *C. s.*–*I. g. menthetosum longifolii* и *C. s.*–*I. g. arctietosum tomentosi* и 5 вариантов. С использованием экологических шкал определены ведущие факторы, влияющие на дифференциацию сообществ с участием вида: механический состав, структура и богатство почв, увлажнение, континентальность климата.

Ключевые слова: *Impatiens glandulifera*, Южно-Уральский регион, чужеродные виды, растительные сообщества, экологические факторы

DOI: 10.31857/S0367059724060019 EDN: VYYEII

Изучение инвазий чужеродных видов растений, формирование вторичных ареалов и экологический вред, наносимый их вторжением, – актуальная проблема современной экологии [1–3]. На территории Российской Федерации инвазионные процессы наиболее активно развиваются в европейской части страны, где проживает 78% населения и сосредоточены основные транспортные пути [4]. Южный Урал, расположенный на границе Европы и Азии, относится к регионам с высоким уровнем нарушенности природных экосистем и наличием транспортных коридоров, по которым происходит занос чужеродных видов. Другим вектором инвазий в современный период является широкое привлечение разнообразных декоративных растений в практику озеленения населенных пунктов. При этом достаточно благоприятные и разнообразные экологические условия поселений позволяют многим чужеродным видам натурализоваться в антропогенных или нативных сообществах [5]. Исследования показывают, что процессы инвазий в Южно-Уральском регионе

активизировались в XXI в. [6–8], что определяет актуальность их изучения.

Одним из новых чужеродных видов, расширяющих ареал в Республике Башкортостан, составляющей основную часть территории Южного Урала, является *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae). Вид включен в Черные книги Средней России [9], Сибири [10], топ-100 инвазионных растений России [11] и Европы [12].

Impatiens glandulifera – инвазионный однолетник, родина которого – Западные Гималаи. В естественном ареале произрастает на высотах от 1800 до 4000 м над ур.м. Широко известен как агрессивный чужеродный вид в умеренных областях Европы, Азии, Северной Америке и Новой Зеландии [13–15]. К настоящему времени *I. glandulifera* зарегистрирован в 35 европейских странах, из которых в 25 – как натурализовавшийся вид [16]. Во вторичном ареале вид вселяется в основном в прибрежные влажные местообитания,

где представляет опасность для биоразнообразия, обнаруживается также в теневых лесах, реже в рудеральных экотопах [17].

Изучение распространения, особенностей биологии сообществ с участием вида проводили многие исследователи в разных регионах мира [18–22]. Определено, что *I. glandulifera* встречается в большом диапазоне высот и географических широт, а также в разнообразных типах сообществ. При этом воздействие на естественные растительные сообщества разные авторы оценивают неоднозначно: одни отмечают его сильное негативное влияние на естественную растительность [22, 23], другие – слабое воздействие на биоразнообразие местообитаний [13], связанное с благоприятными условиями окружающей среды и разделением экологических ниш между инвайдером и местными доминантами.

Экспансия *I. glandulifera* в России началась в 70-х гг. XX в. На данный момент вид широко распространен во всех областях Средней России [19], на Южном Урале отнесен к наиболее агрессивным инвазионным видам, расселяющимся по естественным местообитаниям [24]. Российские ученые также проводят исследования различных аспектов биологии *I. glandulifera* [25–28], в том числе антэкологии, семенной продуктивности, микрэволюционных процессов в инвазионных популяциях.

В регионе Южного Урала *I. glandulifera* начал расселение позднее, чем в Средней России. Одичавшие единичные растения находили в 1980-е гг. в г. Уфе в оврагах и вдоль небольших речек. Позднее он появился и в других населенных пунктах Республики Башкортостан. Активизация экспансии “гималайского бальзама” стала наблюдаться лишь в начале XXI в. В настоящее время вид активно натурализуется в естественных и антропогенных экотопах северных, северо-восточных и центральных районов республики: в boreально-лесной, широколиственно-лесной и лесостепной зонах, редко встречается в степной

зоне [29]. Включен в «Черную книгу флоры Республики Башкортостан» [30], инвазионный статус – 2.

Цель данной работы – изучение современного распространения, типов сообществ и экологических характеристик *I. glandulifera* в экосистемах Южного Урала в пределах Республики Башкортостан.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Область исследований – Южный Урал – по природным условиям можно разделить на западную Предуральскую часть, горно-лесную зону и восточную Зауральскую часть. Исследования были проведены в пределах трех регионов Республики Башкортостан: северной, северо-восточной и центральной частей Предуралья, которые значительно различаются по природно-климатическим характеристикам. Для Южного Урала характерен континентальный климат с резко выраженной разницей зимних и летних температур. Для северной, северо-восточной и центральной частей региона Предуралья характерен умеренно холодный влажный климат, для южной части – полузасушливый. Основные физико-географические параметры исследуемых зон приведены в табл. 1.

Исследования выполнены в 2018–2021 гг. в период массового цветения *I. glandulifera*. Поиск локалитетов проводился маршрутным методом в подходящих для произрастания вида местообитаниях в населенных пунктах разного размера. В выявленных локалитетах было выполнено 53 геоботанических описания сообществ с участием *I. glandulifera* в различных типах местообитаний (берега водоемов, низины, рудеральные местообитания). Размер пробной площади варьировал от 5 до 25 м², площадка могла быть квадратной или ленточной формы (если сообщество располагалось по берегу водоема), размер ее зависел от однородности и величины сообщества. Классификация сообществ проведена методом Браун-Бланке [31].

Таблица 1. Физико-географическая характеристика районов исследования

Регион	Среднемного-летние осадки, мм	Коэффициент увлажнения	Среднемного-летняя температура, °C	Гидротермический коэффициент	Природная зона
Северное и Северо-Восточное Предуралье	500–550	0.5–0.6	2.0–2.5	1.00–1.15	Бореально-лесная, неморально-лесная
Южное Предуралье	400–500	0.4–0.6	2.5–3.0	0.85–1.00	Лесостепная, степная

Экологические режимы сообществ определены с помощью средневзвешенных значений по оптимальным экологическим шкалам Э. Ландольта [34] с использованием программного обеспечения IBIS [35]. Для выявления закономерностей экологической дифференциации сообществ с участием исследуемого инвазионного вида и их основных видов применен метод Detrended correspondence analysis (DCA-ординация) с использованием пакета программ CANOCO 4.5 [36]. Диапазоны значений экологических факторов рассчитаны в пакете PAST 2.17 и визуализированы с помощью инструмента Boxplot [37].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На настоящий момент на территории Южного Урала в пределах Республики Башкортостан *I. glandulifera* встречен в 62 локалитетах (рис. 1). Наибольшие площади инвазии характерны для крупных сельских населенных пунктов и городов неморально-лесной и лесостепной природных зон республики. В степной и горно-лесной зонах вид практически не встречается: в первом случае ввиду засушливого климата, во втором, на наш взгляд, – из-за отсутствия постоянных источников заноса. Вид произрастает главным образом по берегам небольших ручьев и рек в населенных пунктах, образуя довольно большие по площади заросли. Также встречается на свалках и в других рудеральных местообитаниях при относительно благоприятном уровне увлажнения. Большие площади инвазии *I. glandulifera* отмечаются в пределах особо охраняемой территории – геопарка “Янгантау” на северо-востоке республики, где вид обнаружен в лесном овраге.

Основной путь расселения – “бегство” из мест культивирования (садов, приусадебных участков, частных домов). Нередко расселение вида начинается с мест, где выбрасываются садовые отходы, особенно если они находятся вблизи ручьев и рек. Распространение семян происходит гидро-, антропо- и автохорно. Экспансия вида в речных системах обусловлена способностью семян к распространению по водным путям, поскольку они могут переноситься плавно текущей водой (в осадке), и сухими плавучими семенами. Растения или их фрагменты также переносятся с почвой или потоками воды, а благодаря способности к укоренению в узлах легко приживаются во влажной среде. Эвтрофные и влажные прибрежные местообитания оптимальны для натурализации *I. glandulifera*, но вид способен расти и в относительно сухих местообитаниях, поскольку образует густой полог, препятствующий иссушению почвы.

Синтаксономический анализ, проведенный на основе 53 геоботанических описаний ценозов, показал, что выявленные сообщества относятся к двум синтаксонам класса *Epilobietea angustifoli* – ассоциации *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae* и ее двум субассоциациям *C. s.–I. g. menthetosum longifolii* и *C. s.–I. g. arctietosum tomentosi*. В рамках этих синтаксонов выделены соответствующие варианты, отражающие экологические условия и степень нарушенности в конкретных местообитаниях. Синтаксономическая схема сообществ с доминированием *I. glandulifera* и их описание представлены ниже.

Класс *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951

Порядок *Convolvuletalia sepium* Tx. ex Moor 1958

Союз *Senecionion fluviatilis* Tx. ex Moor 1958

Ассоциация *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae* Hilbig 1972

Субассоциация *C. s.–I. g. menthetosum longifolii* subass. nov. prov.:

1. Вариант *Equisetum fluviatile*
2. Вариант *Bidens tripartita*
3. Вариант *Deschampsia cespitosa*

Субассоциация *C. s.–I. g. arctietosum tomentosi* subass. nov. prov.:

4. Вариант *typica*
5. Вариант *Acer negundo*

Сообщества ассоциации *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae* приурочены к берегам водоемов в населенных пунктах. Общее проективное покрытие варьирует от 80 до 100%. Разнообразие сообществ в пределах ассоциации выражено в двух субассоциациях, отражающих степень увлажнения и нарушения ценозов.

Сообщества субассоциации *C. s.–I. g. menthetosum longifolii* приурочены к менее нарушенным и более влажным субстратам. В пределах субассоциации выделены три варианта: *Equisetum fluviatile*, *Bidens tripartita* и *Deschampsia cespitosa*. Сообщества первого варианта приурочены к заболоченным низинам и характеризуются высоким постоянством

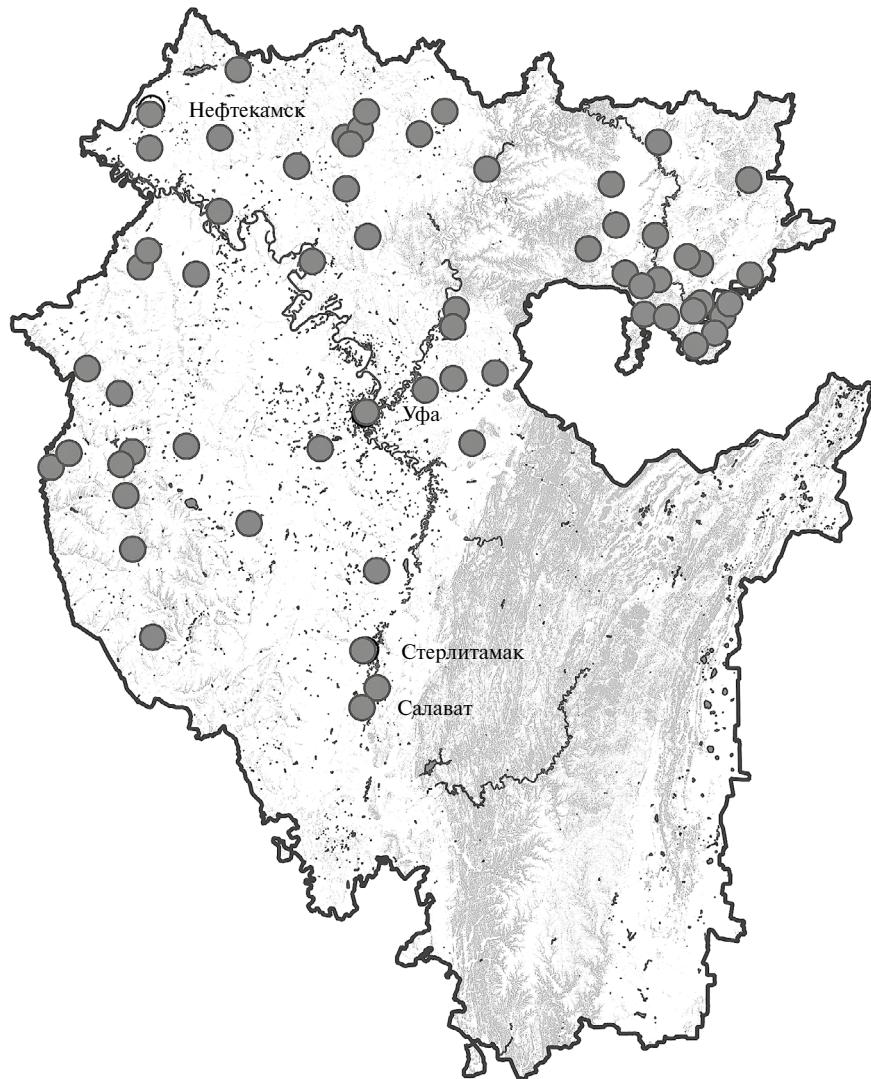


Рис. 1. Распространение *I. glandulifera* в Республике Башкортостан.

видов класса ***Phragmito–Magnocaricetea*** (*Equisetum fluviatile*, *Mentha arvensis*, *Stachys palustris*). Сообщества вариантов *Bidens tripartita* и *Deschampsia cespitosa* встречаются по берегам рек и ручьев. Для варианта *Bidens tripartita* характерны несколько нарушенные местообитания по берегам водоемов в городах и крупных сельских населенных пунктах. Характерными видами являются *Epilobium adenocaulon*, *E. hirsutum*, *Lycopus europaeus*, *Mentha longifolia*, *Rumex confertus* и др. Ценозы варианта *Deschampsia cespitosa* отмечаются в основном по берегам водоемов в небольших населенных пунктах, где они контактируют с влажными лугами порядка ***Molinietalia caeruleae*** класса ***Molinio–Arrhenatheretea***, что отражается в присутствии во флористическом составе таких видов, как *Agrostis stolonifera*, *Dactylis glomerata*, *Poa trivialis*, *Ranunculus repens* и др.

Ценозы субассоциации ***C. s.–I. g. arctietosum tomentosi*** приурочены в основном к сильно нарушенным местообитаниям – свалкам в низинах и оврагах, у заборов и строений близ мест культивирования. Для сообществ субассоциации характерно присутствие синантропных видов растений: *Arcium tomentosum*, *Carduus crispus*, *Chelidonium majus*, *Elytrigia repens*, *Geum urbanum*, *Leonurus quinquelobatus* и др. Общее проективное покрытие варьирует от 70 до 100%. Разнообразие сообществ выражено в двух вариантах: ***typica*** и ***Acer negundo***. Ценозы варианта ***Acer negundo*** описаны в городах на хорошо увлажненных сильно нарушенных местообитаниях: свалках мусора, оврагах и др. Ценозы варианта ***typica*** отмечаются в менее нарушенных местообитаниях в сельских населенных пунктах.

Ординационный анализ (рис. 2) подтвердил флористическую дифференциацию сообществ, а в табл. 2 приведены значения коэффициента корреляции расчетных значений экологого-ценотического статуса сообществ с двумя осями DCA-ординации.

Анализ значений коэффициента корреляции различных экологических факторов показал, что высокие значения коэффициента корреляции ($r > 0.4$) отмечены по первой оси (ось абсцисс) для следующих факторов: механический состав и структура почвы, богатство почв элементами минерального питания. Эти два фактора разнонаправлены. По второй оси (ось ординат) высокая корреляция отмечается для шкалы континентальности и увлажнения.

В нижней левой части диаграммы расположены сообщества варианта *Equisetum fluviatile*, субассоциации *C. s.–I. g. menthetosum longifolii*, ассоциации *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae*. Эти ценозы встречаются в наиболее увлажненных местообитаниях, на сырьих почвах по заболоченным низинам ($F = 3.9–4.2$).

В левой верхней части диаграммы сосредоточены сообщества двух вариантов *Bidens tripartita* и *Deschampsia cespitosa* ассоциации *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae*. Они занимают местообитания с относительно сухими или сырыми почвами, преимущественно по берегам водоемов в населенных пунктах ($F = 1.9–3.9$). В правой части диаграммы расположены ценозы субассоциации *C. s.–I. g. arctietosum tomentosi*, приуроченные к рудеральным местообитаниям – свалкам мусора в низинах. Почвы богаты азотом ($N = 4.3–3.5$), а также отличаются меньшими показателями механического состава и структуры ($D = 4.3–3.6$)

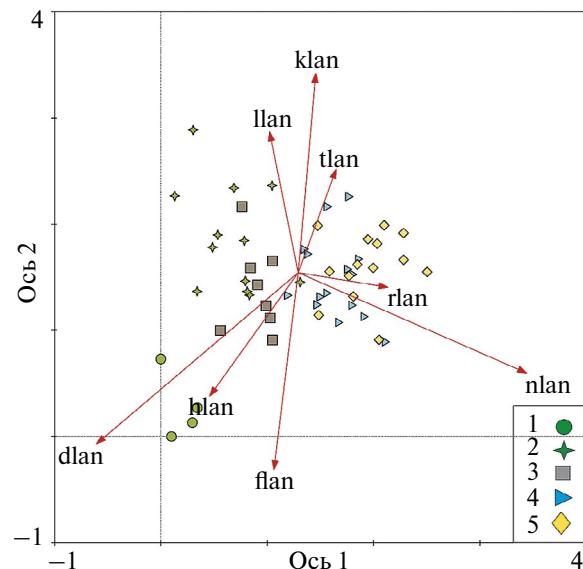


Рис. 2. DCA-ординация синтаксонов с доминированием *I. glandulifera*. Собственные значения: ось 1 – 0.334; ось 2 – 0.277; 1–5 – номера вариантов согласно схеме растительных сообществ. Экологические параметры: dlan – механический состав и структура почвы, flan – увлажнение, hlan – содержание гумуса, klan – континентальность климата, llan – освещенность, nlan – богатство почвы, rlan – кислотность почвы, tlan – термоклиматические условия.

по сравнению с сообществами субассоциации *C. s.–I. g. menthetosum longifolii*.

Наряду с ординационной диаграммой рис. 3 позволяет оценить экологическую амплитуду синтаксонов с доминированием *Impatiens glandulifera* (ниже рассмотрены экологические факторы только с высокой корреляцией по осям ординации). Наиболее широкой амплитудой по увлажнению (от относительно сухих до сырых почв) обладают сообщества субассоциации *C. s.–I. g. menthetosum longifolii* ассоциации *Calystegio sepium–Impatientetum*

Таблица 2. Значения коэффициента корреляции (r) расчетных значений экологических факторов синтаксонов с доминированием *I. glandulifera* и осями DCA-ординации

Экологический фактор	Ось 1	Ось 2
F	-0.0948	-0.4535
R	0.1951	-0.0103
H	-0.2209	-0.3030
D	-0.4811	-0.4409
L	-0.0333	0.3115
T	0.1056	0.2437
K	0.0805	0.4557
N	0.4834	-0.1688

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения факторов выше 0.4. Экологические факторы по шкалам Э. Ландольта [34] в табл. и на рис. 3: увлажнение (F), кислотность (R), содержание гумуса (H), механический состав и структура почвы (D), освещенность (L), термоклиматические условия (T), континентальность климата (K), богатство почвы с элементами минерального питания (N).

glanduliferae ($F = 1.9\text{--}4.2$). Из всех вариантов ассоциации наиболее увлажненные местообитания занимают сообщества варианта *Equisetum fluviatile* (со средним значением $F = 3.9$), характерные для влажных и сырых почв. В более сухих условиях фиксируются ценозы вариантов *Mentha longifolia* и *Deschampsia cespitosa* (средние значения $F = 2.9\text{--}3.0$), отмечавшиеся на почвах от средней сухости до влажных. Наименьшей амплитудой в пределах интерквартильного диапазона обладают ценозы варианта *Acer negundo* субассоциации *C. s. -- I. g. arctietosum tomentosi*.

Анализ фактора механического состава и структуры почвы показал, что различия в пределах интерквартильного диапазона в целом несущественны: от ценозов варианта *Equisetum fluviatile* субассоциации *C. s. -- I. g. menthetosum longifolii* с максимальными значениями $D = 4.6$ до ценозов варианта *typica* субассоциации *C. s. -- I. g. arctietosum tomentosi* с минимальными значениями $D = 3.7$ происходит укрупнение механических элементов почвы. Вероятно, это связано с накоплением различного мусора (строительного, бытового, растительных остатков) в местообитаниях *I. glandulifera*. С этим фактом можно связать и большие показатели фактора богатства почвы элементами минерального питания в пределах интерквартильного диапазона ($N = 3.7\text{--}4.0$) для синтаксонов субассоциации *C. s. -- I. g. arctietosum tomentosi*. Такие сообщества характерны для

местообитаний со среднебогатыми и богатыми почвами.

Для шкалы континентальности наиболее широкой амплитудой в пределах интерквартильного диапазона обладают сообщества вариантов *Equisetum fluviatile* и *Mentha longifolia* субассоциации *C. s. -- I. g. menthetosum longifolii* ($K = 2.6\text{--}3.2$), характерные для регионов с субокеаническим климатом и избегающие экстремально континентальных районов. Они отмечаются по берегам водоемов в различных природных зонах Южного Предуралья.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Были рассмотрены распространение инвазионного вида *I. glandulifera* и экология сообществ, сформировавшихся в результате вселения чужеродного растения в местообитания разных типов растительности Южного Урала. Выявлено, что за последние 20 лет данный вид достаточно широко распространился в населенных пунктах северной, северо-восточной и центральной частей Предуралья (в общей сложности обнаружено 62 местообитания вида) и практически не встречается в степной и горно-лесной зонах. Основной вектор инвазии – “дичание” вида из декоративной культуры, т.е. интродукция человеком. Только одно местообитание расположено за пределами населенных пунктов – на особо охраняемой природной территории геопарка “Янгантау”.

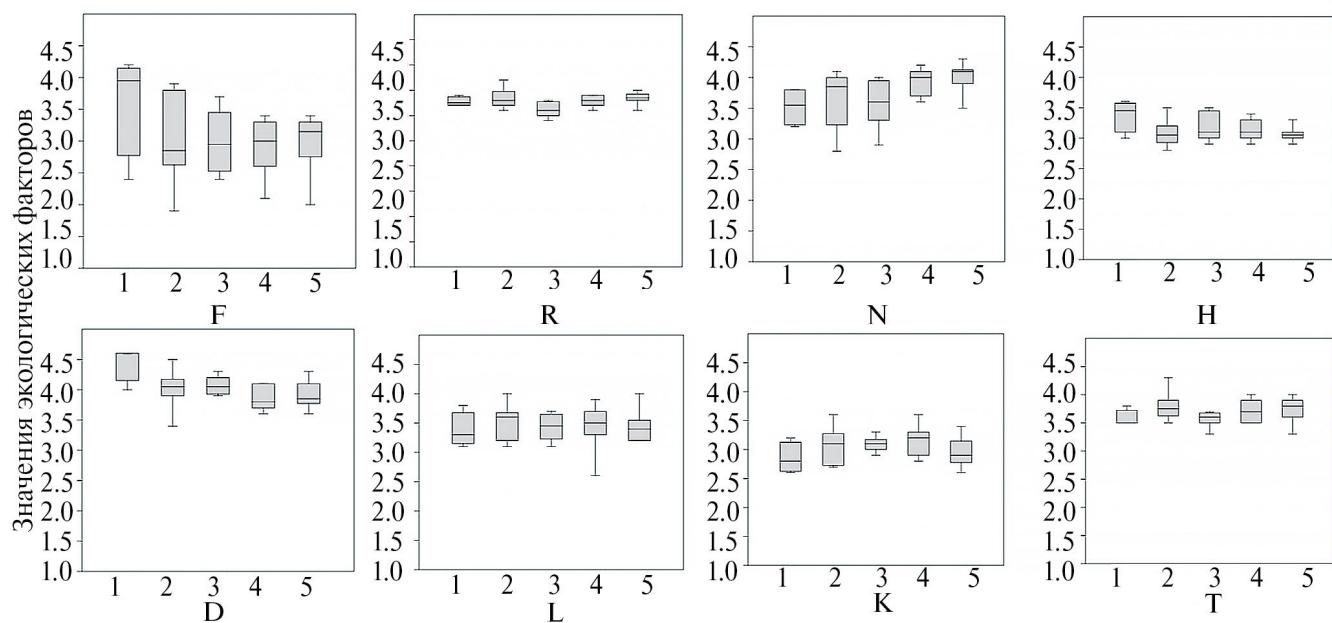


Рис. 3. Экологические факторы синтаксонов с доминированием *I. glandulifera*. Прямоугольниками показан интерквартильный диапазон, включающий 25–75% значений, горизонтальные линии внутри прямоугольников – средние значения, вне прямоугольников – минимальные и максимальные значения.

Результаты анализа геоботанических описаний показали, что *Impatiens glandulifera* вселяется в пять типов сообществ класса *Epilobietea angustifolii*, при этом образует ассоциацию *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae* с двумя субассоциациями и пятью вариантами. Растительные сообщества с преобладанием *I. glandulifera* описаны как на территории Средней России [38, 39 и др.], так и во многих странах Европы [40] в рамках ассоциации *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae*, характерной для берегов водоемов и прочих хорошо увлажненных местообитаний. На территории Южного Урала вид образует сообщества не только в сходных условиях, но и зачастую в антропогенно нарушенных менее увлажненных местообитаниях свалок, что отражено в выделении специфической субассоциации.

Успеху инвазии *I. glandulifera* в наших условиях, как и за рубежом, способствуют высокая конкурентная способность вида и аллелопатическое воздействие на сопутствующие виды растений, способствующее снижению роста аборигенных травянистых растений. Высокие плотные заросли *I. glandulifera* в местах его произрастания приводят также к изменению светового режима сообществ, что является причиной выпадения видов, требовательных к освещенности. Данный доминант может трансформировать под себя местообитания путем изменения физико-химических свойств почвы (например, большей увлажненности вследствие затенения и накопления слоя опада, увеличивающего богатство почв, и т.д.). Поэтому *I. glandulifera* можно считать эдификатором, ключевым видом или видом-трансформером.

Проведенный ординационный анализ позволил выявить экологические предпочтения и факторы, влияющие на дифференциацию сообществ с участием *I. glandulifera*. Основными факторами, определяющими распределение сообществ, являются механический состав, структура, богатство почв элементами минерального питания и увлажнение, а также континентальность климата.

На Южном Урале *I. glandulifera* произрастает в местообитаниях с почвами различного уровня увлажнения (от относительно сухих до сырых), при этом наиболее широкой амплитудой по увлажнению обладают сообщества субассоциации *C. s.–I. g. menthetosum longifolii*. Большая насыщенность почв азотом характерна для ценозов свалок – субассоциация *C. s.–I. g. arctietosum tomentosi*. Вид занимает полутеневые или относительно светлые местообитания. Для шкалы континентальности наиболее широкой амплитудой обладают сооб-

щества субассоциации *C. s.–I. g. menthetosum longifolii*, характерной для интразональных сообществ водоемов.

Таким образом, в изученном регионе вид расширил свой эколого-ценотический диапазон и освоил не только хорошо увлажненные местообитания берегов водотоков, но и более сухие и рудерализованные ценозы свалок, что особенно характерно для территорий населенных пунктов. В целом данный вид далеко не исчерпал свой инвазионный потенциал и вполне способен как продвинуться далее на юг по увлажненным местообитаниям по берегам водоемов, так и в горно-лесную зону, где он может проникнуть в нарушенные теневые лесные сообщества, что показало нахождение его в лесном овраге в ООПТ геопарк “Янгантау”, а также в различные хорошо увлажненные местообитания в населенных пунктах, включая свалки мусора. Данный факт отмечается в горной части соседней Челябинской области, где вид культивировался продолжительное время. Менее вероятно обнаружение вида в Зауральской части региона, где его вселение лимитируется засушливостью климатических условий, приводящая к нередкому пересыханию небольших ручьев и речек в летний период, где он часто поселяется.

ВЫВОДЫ

1. *Impatiens glandulifera* на Южном Урале выявлен в 62 локалитетах в неморально-лесной и лесостепной природных зонах Предуралья, в степной и горно-лесной зонах не обнаружен.

2. Вид образует сообщества ассоциации *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae* с двумя субассоциациями и пятью вариантами, которые различаются как по экологическим характеристикам, так и по степени антропогенной нарушенности местообитаний.

3. Ведущими факторами, определяющими распределение сообществ с участием *I. glandulifera*, являются механический состав, структура, богатство почв элементами минерального питания и увлажнение, а также континентальность климата.

4. Основной вектор инвазии – “дичание” вида из культуры.

5. *I. glandulifera* следует считать ключевым видом, или видом-трансформером, поскольку он является выраженным доминантом во всех выявленных локалитетах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН по теме ААА-А-А18-118011990151-7.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Hulme P.E.* Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses // *Biodiversity under threat*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 2007. № 25. P. 96–103.
2. *Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P.* Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation Ecology*. 2013. P. 387–424.
3. *Pergl J., Pyšek P., Essl F. et al.* Need for routine tracking of biological invasions // *Conservation Biology*. 2020. V. 34. P. 1311–1314.
DOI: 10.1111/cobi.13445
4. *Дгебуадзе Ю.Ю.* Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // *Российский журн. биол. инвазий*. 2014. № 1. С. 2–8.
5. *Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Коржиневская А.А. и др.* Уровни вторжения чужеродных растений в местообитаниях разных типов на Среднем Урале // *Экология*. 2023. № 4. С. 261–270.
DOI: 10.31857/S0367059723040121
6. *Абрамова Л.М.* Новые данные по биологическим инвазиям чужеродных видов в Республике Башкортостан // *Вестник АН РБ*. 2014. Т. 19. № 4. С. 16–27.
7. *Abramova L.M.* Expansion of invasive alien plant species in the Republic of Bashkortostan, the South Urals: analysis of causes and ecological consequences // *Russ. J. of Ecology*. 2012. V. 43. № 5. P. 352–357.
8. *Abramova L.M., Golovanov Ya.M.* Invasions of Alien Plant Species in the South Urals: Current State of the Problem // The Fourth International Scientific Conference Ecology and Geography of Plants and Plant Communities. KnE Life Sciences. 2018. P. 1–9.
DOI: 10.18502/kls.v4i7.3213
9. *Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В.* Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
10. *Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н. и др.* Черная книга флоры Сибири. Новосибирск: Гео. 2016. 439 с.
11. *Vinogradova Y., Pergl J., Hejda M. et al.* Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories // *Biological Invasions*. 2020. V. 20. № 8. P. 1931–1943.
DOI: 10.1007/s10530-018-1686-3
12. *Coakley S., Petit C.* Impacts of the invasive *Impatiens glandulifera*: lessons learned from one of Europe's top invasive species // *Biology*. 2021. V. 10. № 7. P. 1–14.
DOI: 10.3390/biology10070619
13. *Hejda M., Pyšek P.* What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? // *Biological Conservation*. 2006. № 132. P. 143–152.
DOI: 10.1016/j.biocon.2006.03.025
14. *Tanner R., Gange A.C.* Himalayan balsam, *Impatiens glandulifera*: its ecology, invasion and management // *Weed Research*. 2020. V. 60. № 1. P. 4–7.
DOI: 10.1111/wre.12401
15. *Pattison Z., Vallejo-Marin M., Willby N.* Riverbanks as battlefields: why does the abundance of native and invasive plants vary // *Ecosystems*. 2019. V. 22. № 3. P. 578–586.
DOI: 10.1007/s10021-018-0288-3
16. *Lambdon P. W., Roy D. B., Pyšek P. et al.* Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // *Preslia*. 2008. V. 80. № 2. P. 101–149.
17. *Čuda J., Skalova H., Pyšek P.* Spread of *Impatiens glandulifera* from riparian habitats to forests and its associated impacts: insights from a new invasion // *Weed Research*. 2020. V. 60. P. 8–15.
DOI: 10.1111/wre.12400
18. *Pyšek P., Prach K.* Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera* – a century of spreading reconstructed // *Biological Conservation*. 1995. V. 74. № 1. P. 41–48.
DOI: 10.1016/0006-3207(95)00013-T
19. *Andrews M., Maule H.G., Mistry A. et al.* Extension growth of *Impatiens glandulifera* at low irradiance: importance of nitrate and potassium accumulation // *Annals of Botany*. 2005. V. 95. № 4. P. 641.
20. *Baležentienė L.* Phytotoxicity and allelopathic impact of *Impatiens glandulifera* // *Biologija*. 2018. V. 64. № 2. P. 153–159.
DOI: 10.6001/biologija.v64i2.3738
21. *Power G., Saánchez Vilas J.* Competition between the invasive *Impatiens glandulifera* and UK native species: the role of soil conditioning and pre-existing resident communities // *Biological Invasions*. 2020. V. 22. № 4. P. 1–11.
DOI: 10.1007/s10530-020-02202-y
22. *Hulme P., Bremner E.* Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal // *Journal of Applied Ecology*. 2006. № 43. P. 43–50.
DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01102.x
23. *Cockle C.P., Gurnell A.M., Gurnell J.* Consequences of the physical management of an invasive alien plant for riparian plant species richness and diversity // *River Research and*

- Applications. 2014. V. 30. № 2. P. 217–229.
DOI: 10.1002/rra.2633
24. Абрамова Л.М., Рогожникова Д.Р., Голованов Я.М. и др. К биологии инвазионного вида *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae) в Республике Башкортостан // Российский журн. биол. инвазий. 2023. Т. 16. № 2. С. 3–15.
DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-03-15
25. Виноградова Ю.К. Микроэволюция недотроги желёзконосной (*Impatiens glandulifera* Royle) в процессе формирования вторичного ареала // Бюл. Главного ботан. сада. 2008. № 194. С. 3–18.
26. Конусова О.Л., Михайлова С.И., Прокопьев А.С. и др. Антофильный комплекс чужеродного растения недотроги желёзконосной *Impatiens glandulifera* Royle (Magnoliopsida: Balsaminaceae) на территории г. Томска // Российский журн. биол. инвазий. 2016. Т. 9. № 2. С. 60–71.
27. Меньшикова М.Ю. Вариабельность морфологической структуры *Impatiens glandulifera* Royle в различных климатических условиях // Естественные и технические науки. 2011. № 4(54). С. 149–151.
28. Шуйская Е.А., Антипина Г.С. Семенная продуктивность и стратегия инвазионного вида недотроги железистой (*Impatiens glandulifera* Royle) в Карелии // Естественные и технические науки. 2009. № 2(40). С. 97–98.
29. Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. Конспект адвентивных видов Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2017. 168 с.
30. Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Мулдашев А.А. Черная книга флоры Республики Башкортостан. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2021. 174 с.
31. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Wien; New York: Springer-Verlag, 1964. 865 s.
DOI: 9.907/978-3-7091-819-2
32. Roleček J., Tichy L., Zelený D. et al. Modified TWINSPAN classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity // J. Veg. Sci. 2009. V. 20. P. 596–602.
33. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. Veg. Sci. 2002. V. 13. № 3. P. 451–453.
DOI: 9.1010/j.1654-193.2002.tb02069.x
34. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. Ht. 64. S. 1–208.
35. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
36. Ter Braak C.J.F., Šmilauer P. Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Commuhiity Ordination (version 4.5). USA, N.Y., Ithaca: Microcomputer Power, 2002. 500 p.
37. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electron. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
38. Ареньева Л.А. Синантропная растительность города Курска. Курск: Курский гос. ун-т. 2015. 203 с.
39. Булохов А.Д., Ивенкова И.М., Панасенко Н.Н. Антропогенная растительность Брянской области. Брянск: РИСО БГУ, 2020. 309 с.
40. Vegetace České republiky 2. Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace (Vegetation of the Czech Republic 2. Ruderal, Weed and scree vegetation) / Ed. Chytrý M. Academia, Praha, 2009. 520 p.

CURRENT DISTRIBUTION AND ECOLOGICAL-PHYTOCOENOTIC CHARACTERISTIC OF THE INVASIVE SPECIES *IMRATIENS GLANDULIFERA* ROULE IN THE SOUTHERN URALS

L. M. Abramova^{a,*}, Ya. M. Golovanov^a

^aSouth-Ural Botanical Garden-Institute – Sub-division of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
Russia 450080 Ufa

*e-mail: abramova571m@yandex.ru

Abstract — The distribution of the invasive species *Impatiens glandulifera* in the Southern Urals (Republic of Bashkortostan) is considered. The species is wild from ornamental culture and actively naturalizes in shady coastal and anthropogenic ecotopes, mainly in forest-steppe and nemoral-forest zones of the Urals. Sixty-two localities of the species in 28 districts of the republic have been identified. Cenoses with its dominance have been described within the *Epilobietea angustifolii* class, association *Calystegio sepium–Impatientetum glanduliferae*, two subassociations *C. s.–I. g. menthetosum longifolii* and *C. s.–I. g. arctietosum tomentosi* and five variants. Using ecological scales, ecological preferences and leading factors influencing the differentiation of communities with the participation of species were determined: mechanical composition, structure, soil richness, moisture, and climate continentality.

Keywords: *Impatiens glandulifera*, South Urals region, alien species, plant communities, environmental factors

УДК 582.594:581.16(470.13)

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ *PLATANTHERA BIFOLIA* (L.) RICH. (ORCHIDACEAE) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

© 2024 г. И. А. Кириллова^a, *, Д. В. Кириллов^a

^aИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Республика Коми,
г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Поступила в редакцию 22.11.2023 г.

После доработки 04.06.2024 г.

Принята к публикации 31.07.2024 г.

Изучено влияние условий освещения на репродуктивные характеристики редкой орхидеи *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Республики Коми, где вид находится на северной границе своего ареала. В 2023 г. обследовано пять популяций вида в местообитаниях с разной степенью затенения (от 6.5 до 82.3%). Выявлено, что по градиенту увеличения степени затенения происходит снижение значений некоторых показателей репродуктивного успеха – числа цветков, доли генеративных растений и основных показателей семенной продуктивности.

Ключевые слова: орхидные, *Platanthera bifolia*, репродуктивный успех, семенная продуктивность, завязываемость плодов, степень затенения

DOI: 10.31857/S0367059724060029 **EDN:** VYUGNY

Солнечный свет является одним из основных факторов окружающей среды, который влияет на фотосинтез, рост и размножение наземных видов орхидей. Исследования показали [1–3], что морфологические и физиологические характеристики орхидей, а также плотность их популяций зависят от светового режима в местах произрастания. Свет играет большую роль в характере цветения видов и определяет динамику популяций [4]. Однако специфические потребности отдельных видов орхидей в освещении отличаются и могут зависеть от их жизненной формы, фазы развития, режима питания и т.д. [1]. Даже в пределах одного рода влияние света на разные виды может отличаться. Например, исследования S. Tsiftsis и V. Djordjevic [5] показали, что растения *Orchis punctulata* Steven ex Lindl., встречающиеся в затененных лесных участках, имеют более крупные соцветия с большим количеством цветов, чем особи, произрастающие в открытых местообитаниях на лугах. Однако существенных различий по данному признаку у двух других видов рода (*Orchis purpurea* Huds. и *O. mascula* (L.) L.) не обнаружено [5–8]. Наши предыдущие исследования [9, 10] двух видов орхидных – *Epipactis helleborine* (L.) Crantz и *Cypripedium calceolus* L. – показали, что в Республике Коми открытые местообитания

более благоприятны для их семенного размножения, чем затененные: в них выше эффективность опыления, реальная семенная продуктивность и количество молодых особей семенного происхождения.

С одной стороны, открытые местообитания могут быть благоприятнее из-за более высокой доступности опылителей и улучшения ресурсных условий. С другой стороны, из-за повышенной изменчивости микроклимата на открытых участках существует больший риск поздних заморозков весной и засухи летом, а также выше конкуренция с другими растениями.

Цель данной работы – выявление влияния степени затенения на разные признаки, определяющие репродуктивный успех редкой орхидеи *Platanthera bifolia* (L.) Rich. на территории Республики Коми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Platanthera bifolia – евразиатский boreальный вид. Несмотря на обширный ареал, вид довольно редкий, взят под охрану в 30 регионах России [11]. В Республике Коми находится на северной границе

своего ареала, встречается в основном по югу региона [12]. Произрастает в сырватых или избыточно увлажненных местах: березняках черничных и дернисто-осоковых, осинниках травяных, ельниках зеленомошных, черничных, долгомошных, сосняках брусничных, травяно-сфагновых и сфагновых, а также в сырьих смешанных лесах, на болотах, иногда на влажных лугах. Размножается семенным путем. Опрыскивается ночными бабочками, которых привлекает запах нектара, содержащегося в шпорце. Также отмечена спонтанная автогамия [13].

Исследования проводили в 2023 г. в южной части Республики Коми (в пределах Вычегодско-Мезенской равнины). Обследовано пять популяций (ЦП) вида (табл. 1), которые выбирали таким образом, чтобы они охватывали участки с разной интенсивностью освещенности. В качестве меры освещенности на участках произрастания *P. bifolia* использовали показатель степень затенения – “canopy closure” [14]. Для его измерения применяли метод анализа цифровых полусферических фотоснимков, полученных при использовании 180°-ного сверхширокоугольного объектива Fish-eye [15–17]. Снимки делали фотокамерой Sony Alpha ILCE-6500 (Sony Group Co., Япония) с фотообъективом “Sigma AF” EX DG Fish-eye (Sigma Co, Япония). Полученные снимки обрабатывали средствами графического пакета Gimp 2.8.

При изучении популяций *P. bifolia* использовали общепринятые в популяционной биологии методики с учетом специфики исследования редких видов [18]. Морфометрические признаки (длину соцветия, число и размеры цветков) учитывали в полевых условиях у 30 генеративных особей из каждой популяции. Для установления размеров частей цветка отдельной особи с каждого цветущего растения брали по два цветка из средней части соцветия, их фиксировали с помощью прозрачного скотча

на картон. В лабораторных условиях при помощи сканера получали электронные изображения цветков, которые в дальнейшем использовали для измерения их частей (губы, шпорца, лепестков) в программе Gimp 2.8.

Во время фазы плодоношения (в августе) подсчитывали количество завязавшихся плодов. Для изучения семян собирали коробочки со зрелыми семенами из средней части соцветия до начала их раскрытия. Семена анализировали с помощью светового микроскопа МСП-2 (увеличение $\times 4.5$) с цифровой видеокамерой ТС-500 (ЛОМО, Россия). Измерения проводили на цифровых фотоснимках в программе ToupView (ToupTek, Китай). Оценивали среднюю длину и ширину семени, зародыша и их объем [19, 20] у 40–50 семян из каждой популяции. Для определения качества семян брали смесь семян из коробочек, отобранных с разных растений в пределах популяции (не менее 600 семян), и просматривали под световым микроскопом МСП-2, отмечая семена с зародышем и неполнценные семена (без нормально развитого зародыша). Количество семян в коробочках подсчитывали с помощью разработанного нами способа анализа цифровых изображений семян орхидных в программном пакете ImageJ [21]. В каждой популяции подсчитаны семена в 5–8 коробочках.

Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010. Статистические расчеты выполнены с помощью среды R (ver. 3.6.3). Проверку на нормальность распределения выборок значений морфометрических параметров растений и семян проводили с помощью W-теста Шапиро–Уилка. Для сравнения выборок использовали две группы методов: параметрические (*t*-критерий Стьюдента для выборок с нормальным распределением) и непараметрические (критерий Уилкоксона–Манна–Уитни для

Таблица 1. Местонахождения изученных популяций *Platanthera bifolia*

ЦП	Местонахождение	Координаты	Местообитание
1	Окрестности пос. Язель, пойма р. Кылэгью	61.9176° с.ш., 50.5419° в.д.	Вырубка в смешанном кустарничково-зеленомошном лесу
2	Окрестности дер. Слудка, заказник “Усть-Пожегский”	61.9265° с.ш., 50.2207° в.д.	Разнотравно-кустарничково-сфагновое болото с сосной
3	Пойма р. Сысола (нижнее течение), заказник “Сыктывкарский”	61.5548° с.ш., 50.6583° в.д.	Заболоченный сосново-березовый хвощево-осоково-сфагновый лес
4	Пойма р. Важелью (среднее течение), заказник “Важелью”	61.6517° с.ш., 50.6683° в.д.	Сосново-березовый кустарничково-зеленомошный лес
5	Окрестности дер. Коччояг, урочище Ярега	61.9549° с.ш., 50.7309° в.д.	Сосновый кустарничково-сфагновый лес

данных с отклонениями от нормального распределения).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования показали, что *P. bifolia* на территории Вычегодско-Мезенской равнины Республики Коми произрастает при широком спектре условий освещения (табл. 2). Самый низкий показатель степени затенения отмечен на вырубке в смешанном лесу – 6.5%, на болоте он составил 20%, в лесах – свыше 77%. По отношению к фактору освещения для вида характерна широкая амплитуда по всему ареалу – он может встречаться как на открытых местах, так и при значительном затенении [11].

P. bifolia образует популяции численностью до 300–400 растений, в основном с низкой средней плотностью размещения – 1–3.2 особи на 1 м². Только самая светлая ЦП 1 отличается большей плотностью – 15.8 растений на 1 м². Доля генеративных растений составляет в изученных популяциях от 8.2 до 42.4%. Выявлено достоверное уменьшение данного показателя по мере увеличения степени затенения (см. табл. 2). Это согласуется с данными других исследований [4, 22–24], согласно которым недостаток света отрицательно оказывается на цветении орхидных. Кроме того, в более затененных местообитаниях снижается количество цветков в соцветии. Подобная закономерность выявлена у этого вида и в популяциях в Северо-Восточной Польше [13].

Одни исследователи [25] считают, что длина шпорца *P. bifolia* положительно коррелирует с длиной хоботка местных опылителей, другие [26] полагают, что она изменяется в широтном направлении и больше связана с типом местообитаний и условиями среды (свойствами почвы, затененностью). Например, в Англии все популяции *P. bifolia*, находящиеся в более затененных местообитаниях, имели самые длинные шпорцы [26]. Нами выявлена сходная зависимость – наиболее длинные шпорцы отмечены у растений из самого “темного” местообитания (ЦП 5) (см. табл. 2).

В качестве метода количественной оценки репродуктивного успеха орхидных часто используют такой показатель, как процент плодообразования (“fruit set”) – доля цветков, образовавших плоды [27]. Этот показатель довольно высок во всех изученных нами популяциях *P. bifolia* – свыше 75% (см. табл. 2). В Центральной Европе [13, 27, 28] он составляет 63.7–91.3%. Значимого влияния степени затенения на эффективность опыления

P. bifolia не выявлено. Она не зависит и от числа или размеров цветков в соцветии. Возможно, это связано с тем, что *P. bifolia* опыляется ночными бабочками (бражниками), и визуальный образ цветка не так важен для этого вида, как наличие нектара и сила его аромата. Эксперименты по уменьшению размера околоветвника *P. bifolia* показали [25], что это не влияет на успех опыления и процент плodoобразования. Высокий показатель данного параметра в Северо-Восточной Польше исследователи объясняют высоким уровнем автогамии (около 60%) [13].

Морфометрические признаки семян из разных популяций вида представлены в табл. 2. Самые крупные и вытянутые семена отмечены в ЦП 5. Доля пустого воздушного пространства в семени варьирует на уровне 58–63%. Выявлено достоверное увеличение этого показателя с ростом степени затенения. Семена с большим объемом пустого воздушного пространства имеют более высокую летучесть и дольше находятся в воздухе, следовательно, и переносятся на большие расстояния [30]. Ветер в лесных местообитаниях слаб, и орхидеи, которые здесь растут, должны адаптироваться к использованию даже небольших воздушных потоков для рассеивания семян. Вероятно, увеличение пустого воздушного пространства в семени и является таким приспособлением. Подобная закономерность отмечена нами и для другого представителя сем. Орхидные – *Cypripedium calceolus* [24].

Некоторые исследователи [29] связывают репродуктивный успех орхидных с числом семян. Данные о количестве семян в одном плоде или у особи могут предоставить дополнительную информацию о репродуктивном успехе, так как большое количество семян, образовавшихся в плодах, может компенсировать низкую эффективность опыления и обеспечить сохранение популяции. В одной коробочке *P. bifolia* содержится от 4327 до 8244 семян. Наибольшее их количество отмечено в светлых местообитаниях, а при увеличении степени затенения в лесных сообществах их число уменьшается (см. табл. 2). Часть семян в коробочках – неполнозародильные (не имеют нормально развитого зародыша). Выявлено, что качество семян не зависит от степени затенения местообитаний. Оказалось, что в более сухих местообитаниях (ЦП 1 и 4) доля неполнозародильных семян выше (22–22.7%), чем в более влажных сфагновых типах, где она составляет 4.6–13.8%.

Реальная семенная продуктивность особи, учитывающая число полноценных семян в плоде, число цветков и долю завязавшихся плодов,

Таблица 2. Характеристика изученных признаков особей и популяций *Platanthera bifolia* и их связь со степенью затенения

Признак	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	Корреляция со степенью затенения (r)
Степень затенения, %	6.5	20.0	77.3	80.0	82.3	
Плотность популяции, экз./м ²	15.8	1.8	1.0	2.7	3.2	-0.67
Доля ювенильных растений, %	8.2	8.1	9.1	12.1	14.8	0.53
Доля генеративных растений, %	42.4	32.4	21.8	13.4	8.2	-0.88**
Плотность генеративных растений, шт./м ²	6.2	0.6	0.4	0.4	0.3	-0.75
Завязываемость плодов, %	87.0	82.9	81.6	75.3	84.2	-0.61
Длина соцветия, см	12.7 ± 2.8	9.8 ± 2.6	10.4 ± 3.2	11.1 ± 3.4	10.4 ± 3.5	-0.42
Число цветков, шт	19.5 ± 4.8	16.2 ± 4.7	16.6 ± 4.5	17.1 ± 4.2	14.1 ± 4.2	-0.64
Длина губы, мм	12.1 ± 1.4	12.1 ± 1.4	13.5 ± 1.8	12.2 ± 1.6	11.6 ± 1.0	0.21
Длина верхнего лепестка, мм	8.9 ± 0.8	8.4 ± 0.8	9.3 ± 0.9	8.3 ± 0.7	8.4 ± 0.6	-0.07
Длина нижнего лепестка, мм	10.6 ± 1.0	10.3 ± 0.9	11.5 ± 1.1	10.2 ± 1.0	10.3 ± 0.7	0.15
Ширина губы, мм	2.7 ± 0.3	1.8 ± 0.3	1.8 ± 0.3	1.7 ± 0.2	1.8 ± 0.3	-0.73
Длина шпорца, мм	24.4 ± 2.5	23.0 ± 2.7	24.2 ± 2.7	23.4 ± 2.8	25.2 ± 1.6	0.30
Ширина шпорца, мм	1.4 ± 0.1	1.1 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.1 ± 0.1	1.2 ± 0.1	-0.48
Длина завязи, мм	11.4 ± 1.63	10.1 ± 1.2	11.2 ± 1.3	10.2 ± 1.4	12.7 ± 1.2	0.28
Длина семени, мм	0.61 ± 0.08	0.60 ± 0.07	0.65 ± 0.07	0.61 ± 0.07	0.70 ± 0.10	0.64
Ширина семени, мм	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.13 ± 0.01	0.13 ± 0.01	0.14 ± 0.02	0.44
Отношение длины семени к ширине	4.76	4.71	4.97	4.67	5.09	0.53
Длина зародыша, мм	0.18 ± 0.02	0.18 ± 0.02	0.19 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.19 ± 0.02	0.66
Ширина зародыша, мм	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.11 ± 0.01	-0.21
Доля пустого пространства в семени, %	57.7	60.9	61.8	63.3	61.2	0.81*
Доля неполноценных семян, %	22,0	4,6	13,8	22,7	6,3	-0.04
Число семян в плоде, шт.	6214	8244	5562	4554	4327	-0.79
Реальная семенная продуктивность особи, шт.	82 228	105 622	64 944	45 328	48 135	-0.86*
Урожай семян, шт./м ²	509 814	63 373	25 977	18 131	14 440	-0.77

Примечание. Уровень значимости: * $\alpha = 0.05$; ** $\alpha = 0.01$. Приведены среднее значение ± стандартное отклонение.

составила от 45.3 до 105.6 тыс. семян на растение в разных популяциях. Отмечен тренд уменьшения этого показателя при увеличении степени затенения (рис. 1а).

Урожай семян в популяциях *P. bifolia* определяли умножением показателя реальной семенной продуктивности на среднее число генеративных побегов на 1 м². Наибольший урожай семян отмечен на вырубке – 509.8 тыс. шт./м² (ЦП 1). При увеличении степени затенения этот показатель снижается (рис. 1б), достигая минимума (14.4 тыс. шт.) в самой затененной ЦП 5.

Значения основных показателей семенной продуктивности *P. bifolia* (число семян в коробочке, реальная семенная продуктивность и урожай семян) убывают по мере увеличения степени затенения. Подобная закономерность отмечена и для некоторых других видов орхидных на территории Республики Коми, например *Cypripedium calceolus* [9] и *Epipactis helleborine* [10].

Главным индикатором репродуктивного успеха растений на уровне популяций считается численность молодых растений, поскольку она позволяет оценить динамику развития нового поколения

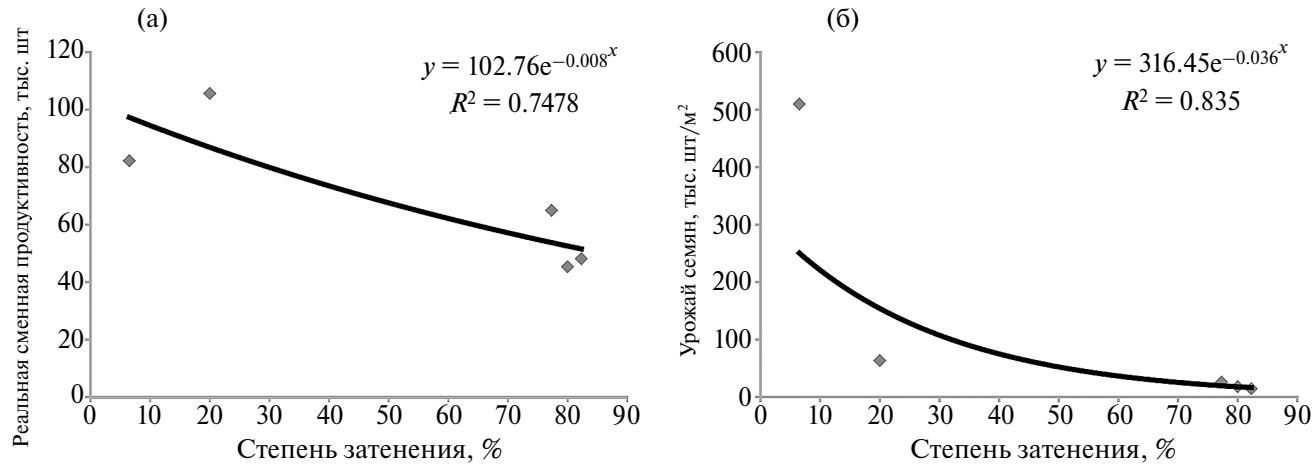


Рис. 1. Связь между степенью затенения и показателями семенной продуктивности *Platanthera bifolia*.

во времени [18]. Ювенильные растения присутствовали во всех изученных нами популяциях *P. bifolia*, но отмечено небольшое повышение их доли при увеличении степени затенения (см. табл. 2). Увеличение числа молодых растений в более затененном местообитании зафиксировано нами и для другого представителя сем. Орхидные – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes на территории Республики Коми [31]. Возможно, это связано с тем, что погодные условия на открытых участках зачастую более экстремальные, чем в затененных местообитаниях, особенно в начале и конце вегетационного периода. Полог из древостоя и растений верхних ярусов в определенной степени сдерживает холодные потоки воздуха и может защитить растения оточных заморозков [32]; кроме того, здесь лучше условия увлажнения и меньше конкуренция с другими растениями.

Наше исследование показало, что условия освещения оказывают влияние на репродуктивные характеристики *P. bifolia* на северной границе ареала. Светлые местообитания более благоприятны для семенного возобновления данного вида: здесь выше число цветков, доля генеративных растений, семенная продуктивность и урожай семян. Хотя затенение является ограничивающим фактором, но не препятствует нормальному развитию популяций. Кроме того, в затененных местообитаниях складываются благоприятные условия для развития проростков. Выявлена тенденция увеличения объема пустого воздушного пространства в семени при увеличении степени затенения как приспособление к повышению аэродинамических показателей семян в условиях слабых воздушных потоков в лесных местообитаниях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологии Коми НЦ УрО РАН (государственное задание № 122040600026-9). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе отсутствуют исследования с участием людей или животных в качестве испытуемых.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zhang S., Yang Y., Li J. et al. Physiological diversity of orchids // Plant Diversity. 2018. V. 40. № 4. P. 196–208. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.06.003>
2. Abernethy A. Light regimes as a control of terrestrial orchid distribution in New Zealand: Dissertation. Christchurch: University of Canterbury, 2002.
3. Shefferson R.P., Kull T., Tali K. Adult whole-plant dormancy induced by stress in longlived orchids // Ecology. 2005. V. 86. № 11. P. 3099–3104. <https://doi.org/10.1890/05-0586>
4. Jacquemyn H., Brys R., Jongejans E. Size-dependent flowering and costs of reproduction affect population dynamics in a tuberous perennial woodland orchid // J. of Ecology. 2010. V. 98. № 5. P. 1204–1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01697.x>
5. Tsiftsis S., Djordjevic V. Habitat effects and differences in the reproductive success of *Orchis punctulata* and

- Orchis purpurea* (Orchidaceae) // Turkish J. of Botany. 2018. V. 42. № 4. P. 400–411.
<https://doi.org/10.3906/bot-1711-22>
6. *Jacquemyn H., Brys R., Honnay O., Hermy M.* Effects of coppicing on demographic structure, fruit and seed set in *Orchis mascula* // Basic and Applied Ecology. 2008. V. 9. № 4. P. 392–400.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.05.002>
7. *Jacquemyn H., Brys R., Honnay O., Hutchings M.J.* Biological flora of the British Isles: *Orchis mascula* (L.) L. // J. of Ecology. 2009. V. 97. № 2. P. 360–377.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01473.x>
8. *Jacquemyn H., Brys R.* Temporal and spatial variation in flower and fruit production in a food deceptive orchid: a five year study // Plant Biology. 2010. V. 12. № 1. P. 145–153.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00217.x>
9. *Kirillova I.A., Kirillov D.V.* Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) // Biology Bulletin. 2019. V. 46. № 10. P. 1317–1324.
<https://doi.org/10.1134/S1062359019100157>
10. *Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Экология. 2020. № 4. С. 311–315. [Kirillova I.A., Kirillov D.V. Effect of illumination conditions on the reproductive success of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Russ. J. of Ecology. 2020. V. 51. № 4. P. 389–393]
<https://doi.org/10.1134/S1067413620040098>
11. *Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В.* Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
12. *Kirillov D., Kirillova I.* *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orchidaceae) in the Komi Republic // GBIF. Occurrence dataset. 2023.
<https://www.gbif.org/dataset/0045633d-6abf-476b-9f76-9f1eff486d5c/project>.
13. *Brzosko E.* The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // Annales Botanici Fennici. 2003. V. 40. P. 243–253.
14. *Jennings S.B., Brown N.D., Sheil D.* Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures // Forestry. 1999. V. 72. № 1. P. 59–74.
<https://doi.org/10.1093/forestry/72.1.59>
15. *Anderson M.C.* Studies of the woodland light climate. 1. The photographic computation of light conditions // Journal of Ecology. 1964. V. 52. P. 27–41.
<https://doi.org/10.2307/2257780>
16. *Mitchell P.L., Whitmore T.C.* Use of hemispherical photographs in forest ecology. O.F.I. Occasional Papers. № 44. Oxford: Oxford Forestry Institute, 1993. 39 p.
17. *Mailly D., Turbis S., Chazdon R.L.* SOLARCALC 7.0: An enhanced version of a program for the analysis of hemispherical canopy photographs // Computers and Electronics in Agriculture. 2013. V. 97. P. 15–20.
<https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.06.004>
18. *Злобин Ю.А., Склар В.Г., Клименко А.А.* Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
19. *Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L.* Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // American Journal of Botany. 1979. V. 66. № 10. P. 1128–1137.
20. *Healey P.L., Michaud J.D., Arditti J.* Morphometry of orchid seeds. III. Native California and related species of *Goodyera*, *Piperia*, *Platanthera* and *Spiranthes* // American Journal of Botany. 1980. V. 67. № 4. P. 508–518.
21. *Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сибирский экологич. журн. 2015. Т. 22. № 4. С. 617–629. [Kirillova I.A., Kirillov D.V. Reproduction biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) on its northern distribution border // Contemporary Problems of Ecology. 2015. V. 8. № 4. P. 512–522.]
<https://doi.org/10.1134/S1995425515040095>
22. *Brzosko E.* Dynamics of island populations of *Cypripedium calceolus* in the Biebrza river valley (North-East Poland) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2002. V. 139. № 1. P. 67–77.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00049.x>
23. *Brzosko E., Ostrowiecka B., Mirski P.* et al. Pollinator limitation affects low reproductive success in populations of nectarless orchid in the Biebrza National Park // Acta Agrobotanica. 2017. V. 70. № 1. Art. 1706.
<https://doi.org/10.5586/aa.1706>
24. *Кириллова И.А., Кириллов Д.В.* Динамика популяций, репродуктивный успех и сезонное развитие *Cypripedium calceolus* в разных условиях произрастания как ответ на действие погодных факторов // Сибирский экологич. журн. 2021. Т. 28. № 5. С. 590–602. [Kirillova I.A., Kirillov D.V. Population dynamics, reproductive success, and seasonal development of *Cypripedium calceolus* under different growing conditions as a response to weather factors // Contemporary Problems of Ecology. 2021. V. 14. № 5. P. 472–482.]
<https://doi.org/10.1134/S1995425521050061>
25. *Boberg E., Ågren J.* Despite their apparent integration, spur length but not perianth size affects reproductive success in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia* // Functional Ecology. 2009. V. 23. № 5. P. 1022–1028.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01595.x>
26. *Bateman R.M., Sexton R.* Is spur length of *Platanthera* species in the British Isles adaptively optimized or an

- evolutionary red herring? // Watsonia. 2008. V. 27. № 1. P. 1–21.
27. Neiland M.R.M., Wilcock C.C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae // American Journal of Botany. 1998. V. 85. № 12. P. 1657–1671. <https://doi.org/10.2307/2446499>
28. Claessens J., Kleynen J. The Flower of the European Orchid. Form and Function. Netherlands: Voerendaal, 2011. 439 p.
29. Sonkoly J.E., Vojtkó A., Török P. et al. Higher seed number compensates for lower fruit-set of deceptive orchids // Journal of Ecology. 2015. V. 104. № 2. P. 343–351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12511>
30. Arditti J., Ghani A.K.A. Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytologist. 2000. V. 145. № 3. P. 367–421. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>
31. Кириллова И.А., Кириллов Д.В. *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) на северной границе ареала (Республика Коми, Россия): структура популяций и семенная продуктивность // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2023. Т. 8. №2. С. 81–97. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2023.017>
32. Langvall O., Löfvenius M.O. Effect of shelterwood density on nocturnal near-ground temperature, frost injury risk and budburst date of Norway spruce // Forest Ecology and Management. 2002. V. 168. № 1–3. P. 149–161. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00754-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00754-X)

EFFECT OF LIGHTING CONDITIONS ON THE REPRODUCTIVE SUCCESS OF *PLATANTHERA BIFOLIA* (L.) RICH. (ORCHIDACEAE) ON THE NORTHERN BORDER OF THE RANGE (KOMI REPUBLIC)

I. A. Kirillova^a, *, D. V. Kirillov^a

^aInstitute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,

Russia 167982 Republic of Komi Syktyvkar

*e-mail: kirillova_orchid@mail.ru

Abstract – The influence of illumination conditions on the reproductive characteristics of the rare orchid *Platanthera bifolia* (L.) Rich has been studied on the territory of the Komi Republic, where the species is located on the northern border of its range. In 2023, five populations of the species were surveyed in habitats with varying of the level of canopy closure (from 6.5 to 82.3%). It was revealed that according to the gradient of increasing of the level of canopy closure, there is a decrease in the values of some indicators of reproductive success – the number of flowers, the proportion of generative plants and the main indicators of seed productivity.

Keywords: orchids, *Platanthera bifolia*, reproductive success, seed productivity, fruit set, canopy closure

УДК 581.4:581.5223

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДВУХ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *ORCHIS* В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© 2024 г. В. Ю. Летухова^a, *, И. Л. Потапенко^a

^aФГБУН “Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН”,
Россия 298188 Крым, г. Феодосия, пгт. Курортное, ул. Науки, 24

*e-mail: letukhova@gmail.com

Поступила в редакцию 04.03.2024 г.

После доработки 14.08.2024 г.

Принята к публикации 21.08.2024 г.

Изучена структура изменчивости морфологических параметров особей двух близкородственных видов (*Orchis punctulata* Steven ex Lindl. и *O. purpurea* Huds.), произрастающих в лесных и степных сообществах. Всего в разные годы наблюдений (2015–2023 гг.) исследовано шесть ценопопуляций. Проведен анализ изменчивости 12 морфологических признаков 375 генеративных особей *O. punctulata* и 356 генеративных особей *O. purpurea*. При анализе были использованы следующие методы: корреляционный, главных компонент, линейный дискриминантный. Выявлено, что условия произрастания влияют на большинство (58%) морфологических признаков *O. punctulata*, в то время как на подавляющее большинство (83%) признаков *O. purpurea* они не влияют. Ординация методом главных компонент и дискриминантного анализа также показала разделение ценопопуляций *O. punctulata* из лесных и степных сообществ, в то время как ценопопуляции *O. purpurea* из этих сообществ были морфологически однородны. Особенности морфологической изменчивости этих двух близкородственных видов можно объяснить различными механизмами формирования стратегий жизни.

Ключевые слова: *Orchis punctulata*, *Orchis purpurea*, морфологические признаки, популяции, Юго-Восточный Крым

DOI: 10.31857/S0367059724060033 EDN: VYSDZK

Представители семейства Orchidaceae являются наиболее редкими и уязвимыми в составе растительных сообществ Крыма. В первую очередь это обусловлено особенностями их биологии (низким уровнем опыления и процентом прорастания семян, длительным прегенеративным периодом развития) и слабой устойчивостью к антропогенным факторам. Однако внутри этой редкой группы встречаются виды с различными популяционными особенностями, морфологическими показателями и адаптационными возможностями. Этот факт необходимо учитывать при разработке мер по сохранению природных популяций и восстановлению численности орхидных, что невозможного сделать без всестороннего исследования их биологии и экологии.

Ярким тому примером являются два вида из рода *Orchis*: *O. punctulata* Steven ex Lindl. и *O. purpurea* Huds. Несмотря на свое близкое родство, они имеют разные ареалы и численность. Если первый вид распространен в Европе только на Балканском

п-ве и в Крыму, то второй – по всей Европе (кроме севера). Распространение *O. punctulata* в Азии более обширное, чем *O. purpurea*: первый вид встречается в Малой Азии (Турция, Ирак, Иран, Сирия, Ливан, Израиль), второй – только в Турции [1, 2]. В Крыму *O. purpurea* является самым обычным и многочисленным представителем орхидных. Его численность выше, чем *O. punctulata*, не только в Крыму [1], но и на Кавказе [3], и в других частях его ареала [4].

Цель данного исследования – сравнение структуры изменчивости морфологических признаков двух близкородственных видов рода *Orchis* (*O. purpurea* и *O. punctulata*), определение влияния на нее эколого-ценотических условий, установление сходства и различия популяций этих видов по морфологическим признакам растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории Юго-Восточного Крыма *O. purpurea* и *O. punctulata* отмечены как в степных

(Узун-Сырт, Тепе-Оба, Карадаг, Эчкыдаг, Меганом), так и в лесных ценопопуляциях (Карадаг, Кизилташ, Эчкыдаг) [5–9]. Растения встречаются как одиночно, так и группами. Для исследования были выбраны ценопопуляции из разных типов сообществ – лесных и степных. Ценопопуляции из лесных сообществ располагались в горном массиве Кизилташ, из степных сообществ – на хребте Тепе-Оба (табл. 1).

Горный массив Кизилташ расположен севернее пос. Краснокаменка и западнее пос. Щебетовка (территория Феодосийского горсовета). Участки были заложены на маршруте в Кизилташский Свято-Стефано-Сурожский монастырь. Маршрут пролегает по дубово-грабовому лесу. В древесном ярусе доминируют *Carpinus orientalis* Mill., *Quercus pubescens* Willd., *Fraxinus excelsior* L., *Cornus mas* L. Древесный ярус высотой 3–5 м, сомкнутость крон 6–7. Имеется небольшой подлесок (проективное покрытие 10%), в нем отмечены *Ligustrum vulgare* L., *Cotinus coggygria* Scop. Травяной ярус сильно разрежен, проективное покрытие 20–30%. В его составе отмечены *Carex divulsa* Stokes, *Piptatherum holciforme* (M. Bieb.) Roem. et Schult., *Physopermum cornubiense* (L.) DC. Присутствует мощная подстилка (100%). Здесь были отмечены две ценопопуляции *O. purpurea* и одна – *O. punctulata*. Численность первой ценопопуляции *O. purpurea* в различные годы варьировала от 52 до 167 особей, второй – от 347 до 482 особей. В онтогенетическом спектре преобладали особи prereгенеративного периода. Численность ценопопуляции *O. punctulata* гораздо ниже (20–24 особи), онтогенетический спектр бимодальный с абсолютным максимумом на генеративной части (с преобладанием зрелых и старых генеративных особей) и локальным максимумом на имматурных особях [10, 11].

Хребет Тепе-Оба, расположенный вблизи г. Феодосии, протянулся на 8–10 км с востока на запад, имеет максимальную высоту 290 м над ур. м. Здесь были выделены три ценопопуляции: две – *O. punctulata* (Тепе-Оба (ЦП1) и Тепе-Оба (ЦП2)) и одна – *O. purpurea* (Тепе-Оба (ЦП4)). Все участки находятся

ся в степных сообществах с незначительным присутствием кустарникового яруса (от 5 до 20%). Проективное покрытие травяного яруса – от 70 до 90%. Основными доминантами являются *Festuca valesiaca* Gaudin, *Galatella villosa* (L.) Reichenb. Fil., *Dactylis glomerata* L., *Poa angustifolia* L. Имеется мохово-лишайниковый ярус (10%). Численность одной ценопопуляции *O. punctulata* в разные годы варьировала от 498 до 725 особей, второй – 770–825 особей. Онтогенетический спектр левосторонний с максимумом на имматурных особях. Численность ценопопуляции *O. purpurea* составила 77 особей. Онтогенетический спектр – правосторонний с незначительным преобладанием особей генеративного периода [10, 11].

Исследования проводили в 2015–2023 гг. Ежегодно у генеративных растений в момент наиболее полного их развития (в период прохождения фенологической фазы “массовое цветение”) измеряли высоту надземной части растения, число листьев, длину и ширину первого и второго листьев, длину соцветия, число цветков. На основании этих признаков были рассчитаны следующие индексы: вытянутость первого и второго листьев (длина листа/ширина листа), средняя длина междуузлий соцветия (отношение числа цветков к длине соцветия) и отношение высоты растения к длине соцветия. При сравнении морфологических параметров двух видов использовали *t*-критерий Стьюдента. Исследованы все генеративные особи в пределах ЦП. Всего морфологический анализ включал 375 генеративных особей *O. punctulata* и 356 генеративных особей *O. purpurea*.

Анализ структуры изменчивости был выполнен согласно методике Н.С. Ростовой [12] по соотношению общей (*СИ*) и согласованной (R_{ch}^2) изменчивости признаков морфологической структуры. Уровень внутривидовой изменчивости устанавливали по шкале С.А. Мамаева [13]. Для сравнения популяций из степных и лесных сообществ и выявления признаков, которые вносят наибольший вклад в изменчивость видов, использовали метод главных компонент и линейный дискриминантный

Таблица 1. Местонахождение изученных ценопопуляций видов рода *Orchis*

Ценопопуляция	Вид	Координаты	Высота, м над ур. м.
Тепе-Оба (ЦП 1)		45.0120° с.ш., 35.3956° в.д.	120
Тепе-Оба (ЦП 2)	<i>O. punctulata</i>	45.0071° с.ш., 35.3879° в.д.	210
Кизилташ (ЦП 3)		44.9296° с.ш., 35.0761° в.д.	320
Тепе-Оба (ЦП 4)		45.0129° с.ш., 35.3943° в.д.	120
Кизилташ (ЦП 5)	<i>O. purpurea</i>	44.9273° с.ш., 35.0746° в.д.	280
Кизилташ (ЦП 6)		44.9337° с.ш., 35.0768° в.д.	350

анализ. Предварительная обработка и анализ данных по изученным ценопопуляциям были проведены с использованием Microsoft Office Excel 2010 и среды R версии 4.3.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средние значения и изменчивость мерных и расчетных параметров вегетативных и генеративных органов двух изученных видов приведены в табл. 2. Исследования показали, что почти по всем параметрам вегетативных органов *O. purpurea* превосходит (иногда значительно) *O. punctulata*. Статистически значимые различия были выявлены по следующим морфологическим параметрам: средняя высота надземного побега ($t = -22.98, P < 0.05$), число листьев ($t = -12.828, P < 0.05$), длина первого листа ($t = -25.05, P < 0.05$), ширина первого листа ($t = -27.33, P < 0.05$), длина второго листа ($t = -26.47, P < 0.05$), ширина второго листа ($t = -27.98, P < 0.05$), вытянутость первого листа ($t = -3.59, P < 0.05$). Исключение составил признак “вытянутость второго листа”, различие по которому у двух видов оказалось статистически незначимым.

Параметры генеративных органов двух видов либо статистически незначимо различаются (длина соцветия: $t = -1.44, P = 0.15$), либо у *O. purpurea* немного превосходят (например, среднее число цветков у *O. punctulata* и *O. purpurea* составило соответственно 33 и 36 шт.). Исключение составил расчетный параметр – средняя длина междуузлий соцветия, который у *O. punctulata* оказался выше, чем у *O. purpurea* (соответственно 0.27 и 0.25 см).

Анализ изменчивости морфологических параметров показал, что у двух исследованных видов она значительно различается. Коэффициенты вариации морфологических параметров *O. punctulata* колеблются в пределах от 21.24 до 42.15%, т.е. уровень изменчивости варьирует от повышенной (морфологические параметры, связанные с числом, размером и формой листьев) до очень высокой (длина соцветия, число цветков). Уровень изменчивости морфологических параметров *O. purpurea* ниже (различие между средними значениями коэффициентов вариации статистически значимо, $P = 0.015$), коэффициенты вариации колеблются в пределах от 15.52 до 38.04%, т.е. уровень изменчивости варьирует от средней (число листьев, ширина второго листа) до высокой (длина соцветия, среднее расстояние между цветками) (см. табл. 1). Пределы изменчивости коэффициента детерминации варьируют у *O. punctulata* от 0.11 до 0.29, у *O. purpurea* – от 0.11 до 0.24.

Анализ соотношения коэффициентов вариации (CV) и детерминации (R^2_{ch}) позволил распределить морфометрические параметры по четырем индикаторным группам (рис. 1). Наибольшее число признаков *O. punctulata* диагностированы в качестве эколого-биологических индикаторов. К ним относятся высота растений, длина первого листа, длина соцветия и число цветков. У *O. purpurea* в эту группу был отнесен всего один параметр – длина соцветия. Эти признаки отличаются высокими коэффициентами вариации ($CV = 30–45\%$) и детерминации ($R^2_{ch} = 0.20–0.30$); они наиболее изменчивы, сильно коррелируют друг с другом и зависят от условий среды.

Таблица 2. Морфологические параметры особей *Orchis punctulata* и *Orchis purpurea* в Юго-Восточном Крыму

Признак	<i>Orchis punctulata</i>			<i>Orchis purpurea</i>		
	$M \pm m$	min–max	$CV, \%$	$M \pm m$	min–max	$CV, \%$
Высота генеративного побега, см	24.01 ± 0.89	6.5–49.0	36.6	39.46 ± 1.00	9.0–70.0	23.5
Число листьев, шт	4.62 ± 0.10	3–8	21.2	5.50 ± 0.09	4–8	15.5
Длина первого листа, см	7.16 ± 0.32	2.0–17.0	38.5	13.28 ± 0.36	5.5–24.0	25.1
Ширина первого листа, см	2.86 ± 0.09	1.0–5.0	26.5	4.83 ± 0.11	2.7–14.5	21.9
Длина второго листа, см	9.31 ± 0.28	3.5–17.0	27.5	15.27 ± 0.34	7.0–26.0	20.8
Ширина второго листа, см	3.12 ± 0.08	1.0–5.5	24.2	4.95 ± 0.10	2.5–7.5	18.8
Длина соцветия, см	8.31 ± 0.36	2.0–23.0	42.2	8.66 ± 0.33	3.0–26.0	35.8
Число цветков, шт	32.90 ± 1.42	5–79	42.0	36.33 ± 1.10	10–70	28.7
Форма первого листа	2.57 ± 0.10	1.0–6.3	31.0	2.79 ± 0.07	0.7–5.3	23.0
Форма второго листа	3.07 ± 0.09	1.7–6.5	25.3	3.14 ± 0.07	1.8–5.6	21.2
Средняя длина междуузлий соцветия, см	0.27 ± 0.01	0.1–0.7	36.0	0.25 ± 0.01	0.1–0.6	38.0
Отношение высоты растения к длине соцветия	3.06 ± 0.10	1.6–8.8	33.2	4.80 ± 0.13	2.3–8.5	23.4

Наибольшее число признаков *O. purpurea* были отнесены к группе генотипических (таксономических) индикаторов: число листьев, ширина первого листа, формы первого и второго листьев, число цветков, отношение высоты растения к длине соцветия. У *O. punctulata* в качестве генотипических были диагностированы только два признака: число листьев и форма второго листа. Для этой группы признаков характерен средний и повышенный уровень изменчивости ($CV = 15.5\text{--}28.7\%$) и детерминации ($R_{ch}^2 = 0.10\text{--}0.20$). Генетические индикаторы отличаются независимостью от других параметров и слабо зависят от условий внешней среды.

Достаточно большое число признаков были отнесены к группе биологических индикаторов: у *O. punctulata* таких признаков три (ширина первого листа, длина и ширина второго листа), у *O. purpurea* — четыре (высота растений, длины первого и второго листьев, ширина второго листа). Биологические индикаторы обладают низким коэффициентом вариации и высоким коэффициентом детерминации. Как и генетические индикаторы, они мало зависят от условий внешней среды и определяют общий габитус растения, его “узнаваемость”.

В качестве экологических индикаторов у *O. punctulata* были диагностированы три признака (форма первого листа, среднее расстояние между цветками, отношение высоты растения к длине соцветия), у *O. purpurea* — один (среднее расстояние между цветками). Экологические индикаторы в большой степени зависят от условий внешней среды и характеризуются высоким коэффициентом вариации и низким коэффициентом детерминации.

Анализ главных компонентов (РСА-анализ) популяций *O. punctulata* выявил шесть главных компонент, которые определяют 90% общей дисперсии. На долю первой компоненты приходится 36% дисперсии. Значимый вклад в нее внесли следующие признаки: длины первого и второго листьев, высота растения. Вторая компонента определяет 18.7% дисперсии (признаки — формы второго и первого листьев, среднее расстояние между цветками), третья — 12.8% (признаки — отношение высоты растения к длине соцветия, длина соцветия). На долю каждой из остальных компонент приходится меньше 10% общей дисперсии. В популяциях *O. purpurea* на долю шести главных компонент приходится 92% общей дисперсии. Значимый вклад в первую компоненту

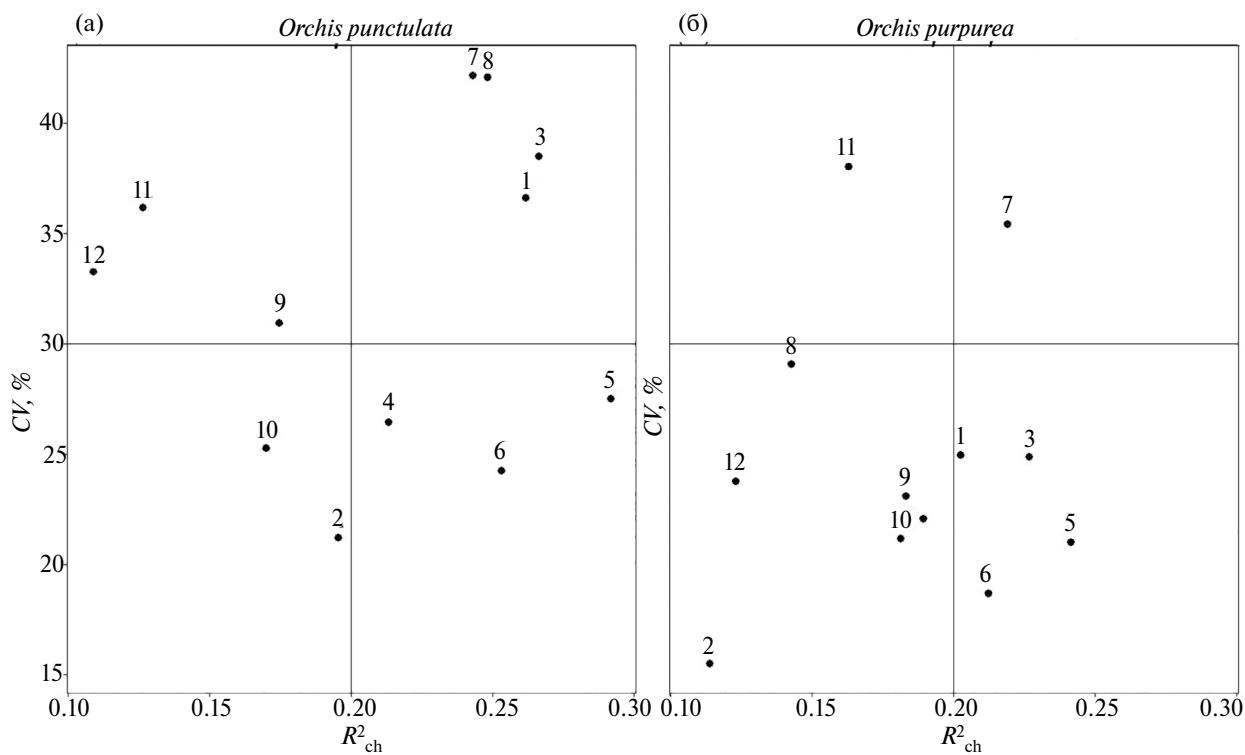


Рис. 1. Структура изменчивости морфологических признаков изученных видов: 1 — высота растений (см); 2 — число листьев; 3 — длина первого листа (см); 4 — ширина первого листа (см); 5 — длина второго листа (см); 6 — ширина второго листа (см); 7 — длина соцветия (см); 8 — число цветков; 9 — форма первого листа; 10 — форма второго листа; 11 — средняя длина междуузлий соцветия; 12 — отношение высоты растения к длине соцветия.

(30% дисперсии) внесли (по мере убывания эффекта) длину второго листа, высота растения, длина первого листа. Вторая компонента вносит вклад в накапливаемую дисперсию 20.2% (признаки – формы первого и второго листьев), третья – 16.2% (признаки – среднее расстояние между цветками, отношение высоты растения к длине соцветия, длина соцветия), четвертая – 11.4% (значимый признак – количество цветков). На долю каждой из остальных компонент приходится меньше 10% общей дисперсии.

Визуализация анализа главных компонент изученных видов орхидных представлена на рис. 2. Были использованы первая и вторая главные компоненты, объясняющие 55% (*O. punctulata*) и 50% (*O. purpurea*) вариабельности морфологических признаков. На рисунке видно, что вариабельность признаков в популяциях *O. punctulata* различна: доверительные интервалы групповых средних не перекрываются, а групповые средние популяций *O. purpurea* находятся в пределах доверительных интервалов.

При проведении дискриминантного анализа в качестве группирующей переменной был взят локалитет произрастания. Многомерный анализ количественных и качественных признаков показал неоднородность особей *Orchis punctulata* на различных участках. На плоскости дискриминантных осей (рис. 3а) видно, что особи, произрастающие в лесных сообществах (Кизилташ), сосредоточены преимущественно в левой части рисунка, а особи из степных сообществ (Тепе-Оба) – в правой. При этом первая дискриминантная функция учитывает 76% изменчивости, вторая – 24%. Наибольшую связь с первой дискриминантной функцией имеют следующие признаки: длина второго листа, форма второго листа и количество цветков. Со второй функцией сильнее всего связаны ширина второго листа, количество листьев и форма второго листа.

В свою очередь дискриминантный анализ морфологических признаков *Orchis purpurea* различий между участками не выявил: особи в пространстве двух дискриминантных функций практически не разделяются (рис. 3б). Наибольшую связь с первой дискриминантной функцией, учитывающей 69% изменчивости, имеют следующие признаки: отношение высоты растения к длине соцветия, количество цветков, ширина первого листа. Со второй функцией, учитывающей 31% изменчивости, связаны генеративные признаки: длина соцветия, среднее расстояние между цветками, число цветков.

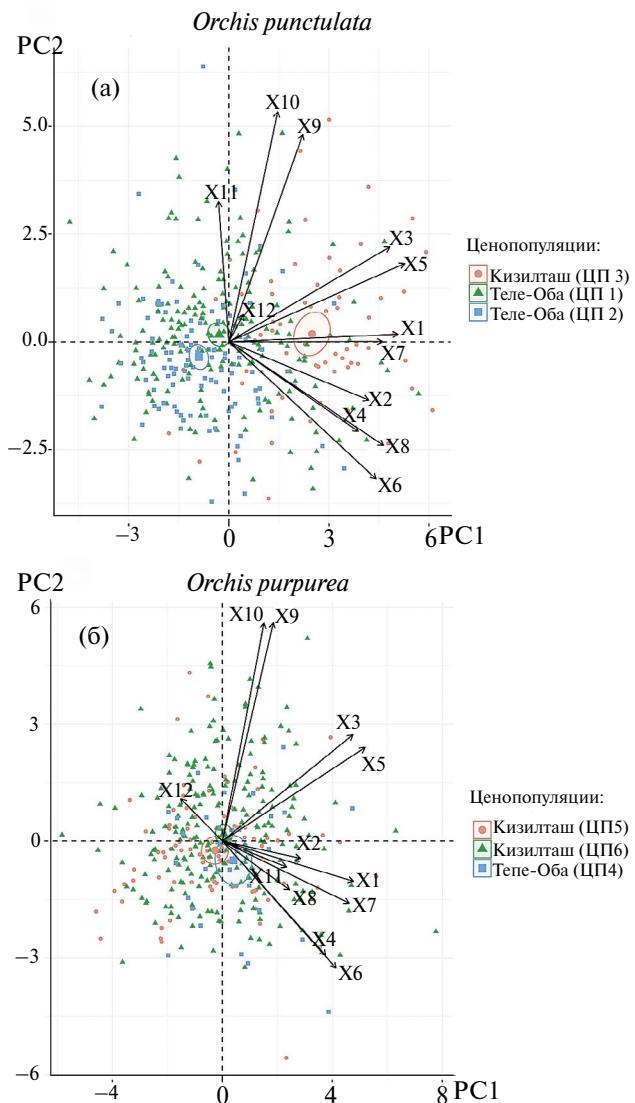


Рис. 2. Ординация популяций двух видов рода *Orchis* в плоскости первой и второй главных компонент: X1 – высота растений (см); X2 – число листьев; X3 – длина первого листа (см); X4 – ширина первого листа (см); X5 – длина второго листа (см); X6 – ширина второго листа (см); X7 – длина соцветия (см); X8 – число цветков; X9 – форма первого листа; X10 – форма второго листа; X11 – средняя длина междузубий соцветия; X12 – отношение высоты растения к длине соцветия. Более крупным значком выделены групповые средние, эллипсом – доверительные интервалы групповых средних.

ОБСУЖДЕНИЕ

Два представителя сем. Orchidaceae – *O. punctulata* и *O. purpurea* – на территории Крымского полуострова произрастают в одних и тех же эколого-ценотических условиях. Эти виды распространены в лесах, на лесных полянах, опушках, среди кустарников и на остепненных склонах [1]. Нередко они произрастают совместно и даже могут образовывать гибриды [14]. Последнему

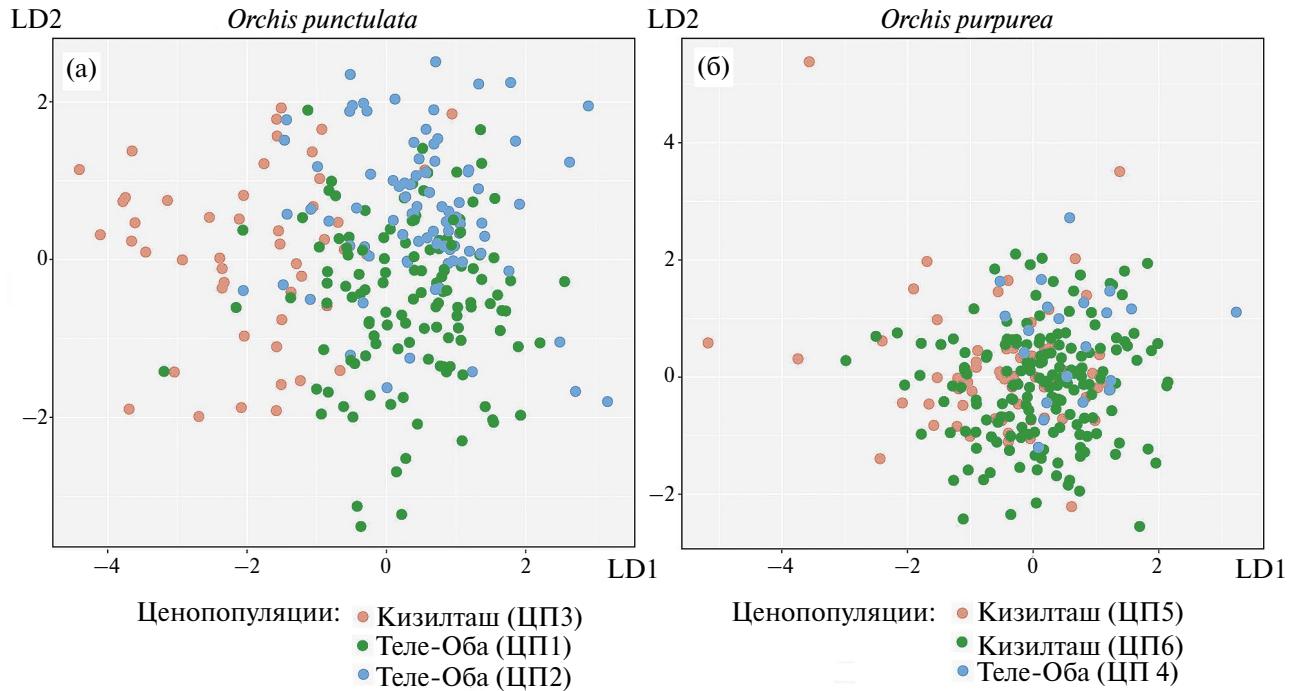


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа по совокупности морфометрических признаков видов рода *Orchis* на различных участках произрастания.

способствует тот факт, что по результатам многочисленных молекулярных и генетических исследований эти виды филогенетически очень близки [15, 16]. Наши исследования показали, что *O. purpurea* имеет более крупные размеры особей в целом и вегетативных структур в частности, что подтверждается литературными данными [1, 17]. Однако нередко для репродуктивного успеха более важную роль играют характеристики растений, которые увеличивают их видимость и привлекательность для опылителей. К таковым относятся размеры соцветия, количество цветков, относительные размеры соцветия [18].

В условиях Крыма морфологические параметры генеративных органов двух видов незначительно отличаются друг от друга (у *O. purpurea* они немного крупнее, причем различия по длине соцветия статистически незначимы). Это уравнивает их шансы быть замеченными опылителями, к тому же известно, что эти виды опыляются одними и теми же группами насекомых (различными видами пчел и шмелей) [1, 4]. Тем не менее *O. purpurea* в Крыму более многочислен и в целом имеет более обширный ареал, чем *O. punctulata*. Объяснение этому мы находим в высокой адаптивности *O. purpurea* и незначительном влиянии на развитие особей эколого-ценотических условий, о чем свидетельствует структура изменчивости морфологических параметров вида.

Корреляции между морфологическими структурами растений в популяциях очень важны для определения их адаптивности, успеха в воспроизведении, а также оказывают серьезное влияние на дальнейшую эволюцию. В структуре изменчивости морфологических признаков можно выделить группы индикаторов, зависящих и не зависящих от влияния внешних факторов. К первой группе относятся экологические и эколого-биологические индикаторы, ко второй – генетические и биологические [12, 19]. Закономерно, что у обоих видов во вторую группу вошло число листьев, поскольку этот параметр зависит от возрастного состояния растения. Также чаще всего не зависят от условий внешней среды параметры, характеризующие листья растения (длина, ширина и форма). К группе индикаторов, зависящих от внешних факторов, относятся признаки, определяющие генеративную сферу растения. Подобные закономерности были прослежены и для других представителей семейства орхидных: *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Cypripedium calceolus* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh., *Platanthera bifolia* (L.) Rich. [20–24].

В целом следует отметить, что большинство морфологических признаков *O. punctulata* (58%) были диагностированы в качестве индикаторов, которые зависят от условий внешней среды. И наоборот, большинство морфологических признаков

O. purpurea (83%) были отнесены в категорию индикаторов, не зависящих от условий внешней среды.

Метод главных компонент и дискриминантный анализ являются методами многомерного статистического анализа для исследования сложных данных со многими переменными и оценки степени сходства/различия групп. Эти методы широко применяются в ботанике при морфологическом анализе популяций и видов [16, 25–29]. Оба подтвердили выводы корреляционного анализа: степные и лесные ценопопуляции *O. punctulata* разделяются в пространствах и главных компонент, и дискриминантных функций, в то время как ценопопуляции *O. purpurea* были морфологически однородны, и в пространстве главных компонент и дискриминантных функций не разделялись.

Таким образом, различные подходы к оценке морфологической изменчивости двух филогенетически близких видов рода *Orchis* выявили различия в особенностях функционирования ценопопуляций этих видов. На наш взгляд, объяснение различий лежит в области механизмов формирования стратегий жизни: стратегия *O. purpurea* направлена на проявление устойчивости вида, поддержание морфологической однородности, тогда как *O. punctulata* более чутко реагирует на изменения условий среды, и при ухудшении условий роста морфологические параметры растений изменяются. Экологические стратегии отражают такие наборы признаков, которые влияют на приспособленность и выживание, а также могут обеспечить концептуальную связь между экологией и естественным отбором [30].

Определение жизненных стратегий растений является одной из задач сохранения популяций редких видов. Это актуальное направление в экологии растений в настоящее время активно развивается. Разрабатываются различные подходы, концепции, выявляются наиболее надежные и удобные индикаторы, создаются ординационные и классификационные схемы [19, 30–32]. Определение стратегий жизни, отражающих наиболее характерные типы поведения двух видов рода *Orchis* в различных экологических условиях, имеет важное значение для разработки мер по их сохранению и станет целью нашей дальнейшей работы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, детальные исследования структуры изменчивости морфологических признаков двух близкородственных видов *O. purpurea* и *O. punctulata* позволили установить следую-

щее. Большинство морфологических признаков *O. punctulata* (7 признаков или 58% общего числа изученных признаков) относятся к экологическим и эколого-биологическим индикаторам, т.е. к группе индикаторов, зависящих от условий внешней среды. У *O. purpurea* к этой группе относятся всего два признака: длина соцветия и средняя длина междуузлий соцветия. Ординации методами главных компонент и дискриминантного анализа показали четкое разделение ценопопуляций *O. punctulata* из лесных и степных сообществ и морфологическую однородность ценопопуляций *O. purpurea* из тех же сообществ. Такие особенности функционирования ценопопуляций двух близкородственных видов, на наш взгляд, можно объяснить различными механизмами формирования стратегий жизни.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № 1022061600227-9-1.6.20.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Работа не содержит исследований с участием людей или животных в качестве испытуемых.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Фатерыга А.В., Ефимов П.Г., Свирина С.А. Орхидеи Крымского полуострова / Под ред. Фатерыга В.В. Симферополь: АРИАЛ, 2019. 224 с.
2. POWO: Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsofttheworldonline.org> (accessed on 21 January 2024)
3. Popovich A.V., Averyanova E.A., Shagarov L.M. Orchids of the Black Sea coast of Krasnodarsky Krai (Russia): current state, new records, conservation // Nature Conservation Research. 2020. V. 5 (Suppl. 1). P. 46–68.
DOI: 10.24189/ncr.2020.047
4. Tsiftsis S., Djordjevic V. Habitat effects and differences in the reproductive success of *Orchis punctulata* and *Orchis purpurea* (Orchidaceae) // Turk. J. Bot. 2018. V. 42. № 4. P. 400–411.
DOI: 10.3906/bot-1711-22
5. Миронова Л.П., Фатерыга В.В. Флора Карадагского природного заповедника (сосудистые растения) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского: Сборник научных трудов /

- ред. А.В. Гаевская, А.Л. Морозова. Симферополь: Н. Ореанда, 2015. С. 160–204.
6. *Миронова Л.П., Шатко В.Г.* Конспект флоры хребта Узунсырт и Баракольской котловины в Восточном Крыму // Бюл. Главного бот. сада. 2010. Вып. 196. С. 74–101.
 7. *Миронова Л.П., Шатко В.Г.* Конспект флоры хребта Эчкидаг в Юго-Восточном Крыму // Бюл. Главного бот. сада. 2001. Вып. 182. С. 64–85.
 8. *Шатко В.Г., Миронова Л.П.* Конспект флоры полуострова Меганом в Юго-Восточном Крыму // Бюл. Главного бот. сада. 2012. Вып. 198. № 1. С. 29–46.
 9. *Шатко В.Г., Миронова Л.П.* Конспект флоры хребта Тепе-Оба (Крым) // Бюл. Главного бот. сада. 2011. Вып. 197. С. 43–71.
 10. *Letukhova V.Yu., Potapenko I.L.* Impact of growing conditions on vegetation, development, and reproductive success of *Orchis purpurea* Huds. in Southeastern Crimea // Biology Bulletin. 2024. V. 51. № 3. P. 771–779.
DOI: 10.1134/S1062359023604937
 11. *Letukhova V. Yu., Potapenko I. L.* Status and life strategy of *Orchis punctulata* Steven ex Lindl. (Orchidaceae) in the South-Eastern Crimea // Acta Biologica Sibirica. 2021. V. 7. P. 407–423.
 12. *Ростова Н.С.* Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 308 с.
 13. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на примере семейства Pinaceae на Урале. М.: Наука, 1973. 284 с.
 14. *Shevera M.V., Protopopova V.V., Tymchenko I.A., Ryff L.E.* Lectotypification of *Orchis purpurea* Huds. × *O. punctulata* Steven ex Lindl. (Orchidaceae), described from Crimea, and data on its distribution // Journal of Botany. 2020. V. 30. № 1. P. 23–30.
DOI: 10.33542/TJB2020-1-02
 15. *Bateman R.M., Hollingsworth P.M., Preston J. et al.* Molecular phylogenetics and evolution of Orchidinae and selected Habenariinae (Orchidaceae) // Bot. J. Linn. Soc. 2003. V. 142. № 1. P. 1–40.
DOI: 10.1046/j.1095-8339.2003.00157.x
 16. *Şeker Ş.S., Şenel G.* Comparative seed micromorphology and morphometry of some orchid species (Orchidaceae) belong to the related *Anacamptis*, *Orchis* and *Neotinea* genera // Biologia. 2017. V. 72. P. 14–23.
DOI: 10.1515/biolog-2017-0006
 17. *Baumann H., Kunkele S.* Die wildwachsenden Orchideen Europas. Stuttgart: Kosmos, 1982. 432 s.
 18. *Valenta K., Nevo O., Martel C., Chapman C.A.* Plant attractants: integrating insights from pollination and seed dispersal ecology // Evolutionary Ecology. 2017. V. 31. P. 249–267.
DOI: 10.1007/s10682-016-9870-3
 19. *Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х.* Теоретические аспекты стратегий жизни дикорастущих видов растений // Юг России: экология, развитие, 2016. Т. 11. № 4. С. 93–109.
DOI: 10.18470/1992-1098-2016-4-93-109
 20. *Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н.* Онтогенетическая, виталитетная структура и состояние ценонаселений *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh. в нарушенных местообитаниях Кировской области // Изв. РАН. Сер.: Биология. 2022. № 4. С. 438–448. [Egorova N.Yu., Suleimanova V.N. The ontogenetic and vitality structure and state of coenopopulations of *Neottia ovata* (L.) Bluff & Fingerh. in disturbed habitats of Kirov oblast // Biology Bulletin. 2022. V. 49. № 4. P. 359–368].
DOI: 10.1134/s1062359022040069
 21. *Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н.* Особенности изменчивости морфологических структур *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) и их биотопическая обусловленность в лесных экосистемах южной тайги (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2021. Т. 6. № 1. С. 28–41.
DOI: 10.24189/ncr.2021.006
 22. *Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л.* *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. на выходах известняковых пород по склонам долины р. Вятки // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019. Т. 18. № 1. С. 485–488.
DOI: 10.14258/pbssm.2019101
 23. *Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н., Егошина Т.Л.* Состояние ценонаселений *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) в Кировской области // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 3. С. 398.
 24. *Ишибардин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В.* Стратегии жизни ценонаселений *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер.: Биология. 2005. Вып. 1(9). С. 85–98.
 25. *Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н.* Морфологическая вариабельность особей видов рода *Epipactis* в условиях техногенной среды (Кировская область) // Изв. Горского гос. аграрного ун-та. 2023. Т. 60. № 2. С. 143–150.
DOI: 10.54258/20701047_2023_60_2_143
 26. *Стоянова Э.Е., Ямских И.Е.* Сравнительный морфологический анализ популяций видов р. *Achillea* в южной части Красноярского края и Хакасии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019. Т. 18. № 1. С. 181–184.
DOI: 10.14258/pbssm.2019037
 27. *Жужукин В.И., Гаршин А.Ю., Семин Д.С.* Метод “главных компонент” в анализе взаимосвязей модельной популяции сахарного сорго // Агробизнес и экология. 2015. Т. 1. № 1. С. 12–15.
 28. *Пинчук В.В., Тихомиров В.Н.* Изменчивость *Epipactis*

- tis helleborine* и *Epipactis atrorubens* (Orchidaceae) при их гибридизации // Вестник БГУ. Сер. 2: Химия. Биология. География. 2010. № 1. С. 39–44.
29. Тюрин В.В., Щеглов С.Н. Дискриминантный анализ в биологии. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2015. 126 с.
30. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E. et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // Funct. Ecol. 2017. V. 31. № 2. P. 444–457.
31. Grime J.P. The C-S-R model of primary plant strategies – origins, implications and tests // Plant Evolutionary Biology / Eds. Gottlieb L.D., Jain S.K. Dordrecht: Springer, 1988. P. 371–393.
https://doi.org/10.1007/978-94-009-1207-6_14
32. Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журнал общ. биол. 1999. Т. 60. № 6. С. 581–593.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF TWO CLOSELY RELATED ORCHIS SPECIES IN DIFFERENT GROWING CONDITIONS

V. Yu. Letukhova^a, *, I. L. Potapenko^a

^aVyazemskii Karadag Scientific Station, Nature Reserve, Russian Academy of Sciences,
 Russia 298188 Feodosia
 *e-mail: letukhova@gmail.com

Abstract – The morphological characters variability structure of two closely related species (*Orchis punctulata* Steven ex Lindl. and *O. purpurea* Huds.) in forest and steppe communities was studied. In total, six cenopopulations were researched during 2015–2023. An analysis of the variability of 12 morphological characters in 375 generative individuals of *O. punctulata* and 356 generative individuals of *O. purpurea* was carried out. We used the following methods: correlated, principal component, linear discriminant. It was found that growing conditions influence the majority (58%) of *O. punctulata* morphological characters, and do not influence the vast majority (83%) of *O. purpurea* characters. Ordination by the methods of principal components and discriminant analysis convincingly separates *O. punctulata* population samples from forest and steppe communities. Population samples of *O. purpurea* from forest and steppe communities were morphologically homogeneous. The morphological variability specifics of these two closely related species could be explained by different mechanisms of life strategies formation

Keywords: *Orchis punctulata*, *Orchis purpurea*, morphological characters, populations, South-Eastern Crimea

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТОЯНИЯ ОСОБЕЙ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ *FICEDULA HYPOLEUCA*, ГНЕЗДЯЩИХСЯ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

© 2024 г. Е. А. Бельский^a, *, А. Г. Ляхов^a

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН,

Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

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

Поступила в редакцию 14.05.2024 г.

После доработки 27.05.2024 г.

Принята к публикации 07.06.2024 г.

Проанализирована изменчивость состояния особей мухоловки-пеструшки, гнездящихся вблизи Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) и на фоновой территории в 1996–2023 гг., в период значительного сокращения промышленных выбросов. Индекс состояния особей (ИСО) самок не связан с уровнем загрязнения территории. Меньший ИСО самцов вблизи СУМЗа по сравнению с контролем, по-видимому, связан с вытеснением худших по качеству особей в трансформированные местообитания. У годовых особей ИСО меньше, чем у старших птиц, особенно у насиживающих самок в ранних и поздних гнездах. У насаживающих самок ИСО возрастал с увеличением кладки и плотности гнездования. ИСО птиц уменьшался с увеличением даты гнездования (только самки), температуры воздуха на стадии выкармливания и размера выводка.

Ключевые слова: сокращение промышленных выбросов, масса тела, упитанность, индекс состояния особей, многолетняя динамика

DOI: 10.31857/S0367059724060047 **EDN:** VYQQAM

Упитанность, или состояние особи (body condition), характеризует энергетические резервы организма в виде накопленных питательных веществ (жир, гликоген) и прямо связана с массой тела [1–3]. Упитанность влияет на приспособленность особи: выживаемость, успех размножения [4, 5], сроки сезонных явлений (миграции, гнездование) [6, 7].

Состояние особи зависит от условий среды, которые влияют на энергообмен, доступность корма и физиологические процессы в организме [1, 6, 8]. Среди антропогенных факторов выделяется загрязнение среды, которое оказывает не только прямое токсическое действие на организм [9]. Опосредованное действие загрязнения заключается в изменении кормовых условий [10–12], доступности физиологически значимых веществ (Са, каротиноиды, витамины), воздействии паразитов [13–15].

Авторы, анализировавшие состояние взрослых особей птиц в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами, приводят противоречивые

результаты. Так, в Китае самцы (но не самки) полевого воробья *Passer montanus*, гнездящиеся на территории, загрязненной тяжелыми металлами, были легче, чем в незагрязненном районе [16]. Масса тела самцов и самок домового воробья *Passer domesticus* в Турции отрицательно коррелировала с концентрациями Cu и Zn в организме [17]. Негативный эффект загрязнения не был отмечен вблизи медно-никелевого завода в Харькове, Украина. Здесь мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в период насиживания кладок были лучше упитаны по сравнению с фоновой зоной, тогда как в период выкармливания птенцов таких различий не было [18]. Масса тела и состояние гнездящихся самок лазоревки *Cyanistes caeruleus* и большой синицы *Parus major* не зависели от степени загрязнения среды тяжелыми металлами в Финляндии [19, 20] и Бельгии [21–23]. Однако в холодный год упитанность самок мухоловки-пеструшки и большой синицы на загрязненной территории была хуже, чем на фоновой [20]. Таким образом, условия среды могут модифицировать влияние загрязнения среды на состояние птиц в природе.

Вместе с тем в зонах загрязнения у птиц-дуплогнездников больше доля самок, делающих перерывы в период откладки яиц [22, 24] и даже не способных отложить яйца [25]. Это может указывать на то, что на загрязненных территориях складываются неблагоприятные условия для самок в период формирования яиц, сопровождающегося большими энергозатратами.

Сокращение промышленных выбросов, происходящее в последние десятилетия во многих промышленных регионах мира, способствует восстановлению нарушенных экосистем [26]. Отмечена положительная динамика плотности населения, репродуктивных показателей птиц и толщины скорлупы яиц при снижении токсической нагрузки [27–32]. Вместе с тем физиологическое состояние птенцов мухоловки-пеструшки (гематологические показатели, масса тела) не изменялось при снижении загрязнения на севере Швеции [28, 33]. Отсутствие ожидаемого эффекта у птенцов, вероятно, связано с тем, что состояние особей в природе зависит не только от загрязнения среды, но и от других факторов (плотность населения, погода, паразиты), влияние которых может превосходить эффект от уменьшения токсической нагрузки [30, 33]. Анализ временной динамики состояния особей диких птиц при уменьшении токсической нагрузки требует долговременных наблюдений, трудоемкость которых обуславливает редкость таких исследований. При наличии работ о размерной структуре группировок птиц в разных зонах загрязнения (см. выше) нам известна лишь одна о многолетней динамике состояния взрослых птиц в условиях сокращения промышленных выбросов. Так, в Харьявалте [18] не выявлены направленные изменения индекса состояния гнездящихся самок мухоловки-пеструшки за 23-летний период, сопровождавшийся резким падением выбросов поллютантов.



Рис. 1. Расположение площадок с искусственными гнездовьями в окрестностях СУМЗа: 1 – населенные пункты; 2 – шоссе; 3 – река; 4 – СУМЗ; 5 – участки (кружки – участки в лиственном лесу, треугольники – участки в хвойном лесу); незакрашенные, серые и черные значки – фоновая, буферная и импактная зоны соответственно.

Цель настоящей работы – охарактеризовать пространственно-временную динамику упитанности гнездящихся мухоловок-пеструшек с учетом пола, возраста и уровня загрязнения местообитаний выбросами крупного медеплавильного комбината на Среднем Урале. Кроме того, мы попытались выделить факторы, влияющие на состояние взрослых птиц в период гнездования. Проверяли гипотезу о том, что самки мухоловки-пеструшки в зоне сильного загрязнения находятся в худшем состоянии по сравнению с птицами на незагрязненной территории. Учитывая сокращение промышленных выбросов этого предприятия в последние десятилетия, мы ожидали улучшения упитанности самок на загрязненной территории за время исследований. Кроме того, проверяли предположение о связи состояния птиц с возрастом, репродуктивными усилиями и погодными условиями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного близ г. Ревды Свердловской обл. ($56^{\circ}51'$ с.ш., $59^{\circ}53'$ в.д.), который функционирует с 1940 г. В составе атмосферных выбросов преобладают окислы серы и пыль, содержащая тяжелые металлы (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоиды (As). В 1980-х гг. валовые выбросы СУМЗа достигали 150–225 тыс. т поллютантов в год. С начала 1990-х гг. выбросы постепенно снижались и после коренной реконструкции, завершившейся в 2009 г., стабилизировались на уровне 3–4 тыс. т/год [34].

Материал для данной работы собран в 1996–2023 гг. на участках с искусственными гнездовьями (ИГ). Участки заложены к западу от СУМЗа в зонах сильного загрязнения (импактная, на расстоянии 1–2 км от завода), умеренного загрязнения (буферная, 4–8 км) и в условно незагрязненной (фоновой, 16–27 км) (рис. 1). В разные годы под наблюдением находились 7–11 участков. Описание участков и гнездовий опубликовано ранее [27]. Мухоловка-пеструшка преобладала среди видов, заселявших ИГ [32].

Мухоловка-пеструшка – мелкий (11–14 г) вид насекомоядных птиц, дальний мигрант. Зимует в Африке к югу от Сахары, прилетает на места гнездования на Среднем Урале в конце апреля – начале мая, имеет одну кладку за сезон [35]. В районе исследований мухоловки-пеструшки откладывают яйца во второй половине мая – начале июня, выкармливают птенцов во второй половине июня – начале июля. Гнездовья проверяли с интервалом 3–7 дней,

начиная со стадии строительства гнезда и до вылета птенцов. В каждом гнезде регистрировали дату начала кладки, количество отложенных яиц, вылупившихся и вылетевших из гнезда птенцов.

Самок отлавливали на гнездах во время выкармливания птенцов (1996–2023 гг.) и насиживания кладок (1996–2017 гг.), самцов – обычно на стадии выкармливания. Использовали ловушки в виде клапана или клетки с подпружиненной дверцей, иногда паутинные сети. Самцы, отловленные на пустых ИГ до начала размножения, а также визитеры, помогавшие кормить птенцов, не включены в анализ. Птиц метили алюминиевыми кольцами, измеряли массу тела и длину крыла (максимально вытянутого и прижатого к линейке). Точность взвешивания на электронных весах Kern составляла 0.1 г, измерения длины крыла – 0.5 мм. Измерения проводили оба автора.

Возраст птиц, отловленных впервые (1 год, т.е. появившиеся на свет в предыдущем году, или 2 года и старше), определяли по особенностям оперения [36]. Птицы, у которых не удалось определить возраст (4.2% самок и 3.3% самцов), исключены из анализа. Всего проанализировано 2336 самок и 1889 самцов.

Среди самок на стадии насиживания в анализ включены только особи, закончившие кладку, т.е. не имевшие яиц в яйцеводе. Возраст птенцов в день вылупления принят равным нулю. Стадия насиживания включала дни от “–14” до “–1”. Птенцы мухоловки-пеструшки покидают гнездо обычно на 15-й день после вылупления, но часть выводков задерживалась в гнездах из-за плохой погоды. Поэтому для стадии выкармливания у нас есть наблюдения в интервале возраста птенцов от 0 до 17 дней.

Для оценки состояния особи применяют разные показатели, основанные на массе тела. Для того, чтобы исключить зависимость массы тела от размеров особи, рассчитывают регрессию массы тела на размерный показатель (длину цевки или крыла). В дальнейшем анализе вместо массы конкретной особи используют остатки этой регрессии [2]. Динамика массы самок мухоловки-пеструшки в период гнездования имеет нелинейный характер и может быть описана полиномиальной функцией [18, 20]. По собственным измерениям всех особей за 28 лет мы построили множественную регрессию массы тела самок на длину крыла птиц и возраст птенцов (в степени от 1 до 5) за весь гнездовой период. Для самцов аналогичную регрессию рассчитали только для стадии выкармливания птенцов (Приложение, табл. S1). Остатки этой регрессии

для каждой особи (разность между фактическим и предсказанным значениями), выраженные в % предсказанной массы, использованы в качестве индекса состояния особей (ИСО) [18]. Приведенные в тексте термины “индекс состояния особей”, “индекс состояния”, “упитанность” следует понимать как синонимы.

Для анализа изменчивости ИСО применяли линейные смешанные модели, отдельно для самок насиживающих кладку, самок, выкармливающих птенцов, а также самцов. В случае повторных измерений одной особи в анализе использовали только одно (первое) измерение для конкретной стадии гнездования и года. Категориальные предикторы включали зону загрязнения (импактная (1), буферная (2), фоновая (3)), биотоп (лиственый (1), хвойный (2)), возраст птицы (1 год (1), 2 года и старше (2)) и взаимодействия этих переменных. Непрерывными предикторами были год, десятичный логарифм плотности гнезд на конкретной площадке в каждый год, погода за 10 дней, предшествующих отлову каждой особи (средняя температура воздуха, сумма осадков). Для насиживающих самок в модель введены дополнительные предикторы: величина кладки и дата откладки первого яйца, стандартизованная для каждого года [(x–SD)/mean], в степени 1 и 2. Для самок, выкармливающих потомство, а также самцов вместо величины кладки и даты начала кладки в модель включены количество птенцов в гнезде в день отлова и дата вылупления, стандартизованная для каждого года. Для самцов учитывали балл окраски по семибалльной шкале Дроста [37]. Площадка с ИГ считалась случайным фактором. Плотность гнездования (пар/га) рассчитывали как отношение количества гнезд с полной кладкой (т.е. с начавшимся насиживанием) к площади участка. Площадь прямоугольного участка определяли как площадь прямоугольника с добавлением периферийной полосы 50 м. Площадь участков с линейной развеской определяли как длину линии с периферией 50 м во всех направлениях [38].

Данные о погоде на ближайшей метеостанции в г. Ревде предоставлены Свердловским центром по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (1989–2019 гг.), а также получены на сайте www.pogodaiklimat.ru (2020–2023 гг.).

Корреляция между непрерывными предикторами в большинстве случаев была слабой (Приложение, табл. S2). Хотя дата начала кладки коррелирует с количеством яиц ($r = -0.519, p < 0.001$), оба показателя несут разную информацию. Размер

кладки характеризует энергетические затраты самки в начале гнездового цикла. Сроки гнездования позволяют оценить синхронность фенологии птиц и беспозвоночных – кормовых объектов мухоловки-пеструшки. Поздно гнездящиеся птицы пропускают период наибольшей доступности оптимального для птенцов корма (личинок фитофагов), что приводит к увеличению смертности птенцов [39–41]. Дальнейший анализ показал, что включение в модель и даты, и количества яиц дает лучшее соответствие данным.

В ходе оптимизации моделей из них удаляли одну за другой незначимые переменные в порядке убывания уровня значимости. В окончательных моделях оставлены переменные и взаимодействия с $p < 0.1$, а также переменные, входящие в значимые взаимодействия. Параметры моделей определены методом, при котором среднее значение зависимой переменной в конкретной зоне (или возрастной группе) сравнивали с общим средним. Расчеты проводили в программе JMP 10.0.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимость массы тела самок от возраста птенцов соответствовала полиному 5-го порядка. Наибольшая масса (в среднем 15.5 г) приходилась на середину периода насиживания, за 5–8 дней до вылупления птенцов (рис. 2). Еще до вылупления птенцов масса самок начинала уменьшаться, вплоть до возраста птенцов 9 дней. Затем, вплоть до вылета птенцов, масса самок стабилизировалась на уровне 12.6–12.7 г. Масса самцов не зависела от возраста птенцов (см. рис. 2 и Приложение, табл. S1).

На стадии насиживания годовалые самки в среднем были менее упитанными, чем старшие (табл. 1). Значимые взаимодействия возраста с датой начала кладки свидетельствуют о разной динамике ИСО в ходе сезона. Рано и поздно гнездящиеся молодые самки менее упитаны, чем старшие, тогда как в середине сезона различий между возрастами не обнаружено (рис. 3). Самки, откладывавшие крупные кладки, были в лучшем состоянии, чем самки с меньшими кладками (рис. 4). Упитанность самок увеличивалась с возрастанием плотности гнездования (рис. 5) и не зависела от погодных условий (рис. 6). Эффект зоны незначим, но близкое к значимому взаимодействие зона \times год (см. табл. 1) указывает на разную временную динамику ИСО в разных зонах. На протяжении периода исследований упитанность самок увеличивалась в обеих зонах загрязнения, оставаясь почти неизменной в фоновой зоне (см. Приложение, рис. П1).

На стадии выкармливания ИСО самок уменьшался с увеличением даты гнездования (см. табл. 1 и рис. 3), размера выводка (рис. 4), плотности гнездования (рис. 5) и температуры воздуха (рис. 6). При этом связь упитанности с температурой более выражена у молодых самок, судя по значимому взаимодействию возраст \times температура (см. табл. 1). Эффект зоны и возраста незначим, но их взаимодействие значимо.

У самцов ИСО зависел от зоны загрязнения (см. табл. 1). В фоновой зоне он значимо больше, чем в импактной (оцененные маргинальные средние со стандартной ошибкой составили $0.48 \pm 0.38\%$ и $-1.58 \pm 0.48\%$ соответственно, $p < 0.05$ по кри-

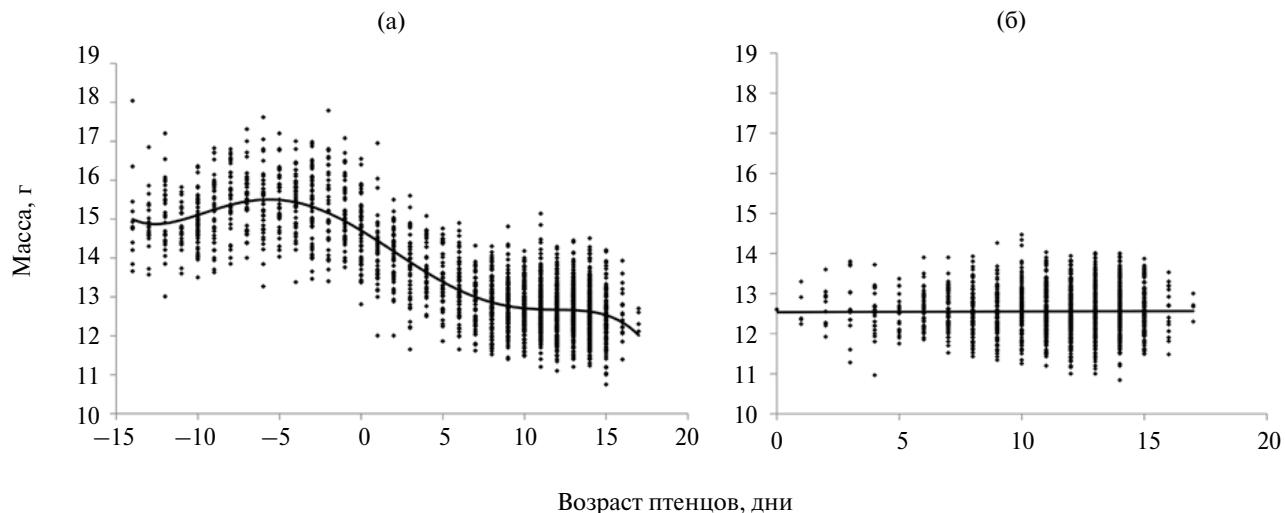


Рис. 2. Зависимость массы тела самок (а) и самцов (б) мухоловки-пеструшки от возраста птенцов. День вылупления принят за 0: слева от нуля – стадия насиживания кладки, справа – стадия выкармливания птенцов.

терию Тьюки). ИСО у старших птиц больше, чем у молодых ($-0.64 \pm 0.33\%$ и $-1.58 \pm 0.48\%$ соответственно, критерий Стьюдента $t = 1.96, p < 0.05$). Упитанность самцов уменьшалась с увеличением выводка (см. табл. 1 и Приложение, рис. П2) и температуры воздуха (см. Приложение, рис. П3). Дата вылупления птенцов, плотность гнездования и балл окраски самцов не влияли на их состояние, а год, биотоп и количество осадков не влияли на ИСО самок и самцов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные о динамике массы самок мухоловки-пеструшки в ходе гнездования согласуются с выводами других авторов. Масса самок начинала уменьшаться еще на стадии насиживания, за несколько дней до вылупления птенцов. Снижение массы продолжалось до возраста птенцов 9 дней, до уровня 12.7 г. Потеря самками массы тела от максимального уровня на стадии насиживания к моменту вылета птенцов составила в среднем 18%. Такая динамика согласуется с гипотезой адаптации к полету, согласно которой перед вылуплением птенцов самки уменьшают массу тела, чтобы в период выкармливания птенцов снизить затраты энергии на собственное передвижение и увеличить маневренность полета [42–44]. В отличие от самок масса тела самцов в гнездовой период практически не менялась.

Вопреки предположению мы не обнаружили зависимости упитанности самок от уровня техноген-

ного воздействия. По-видимому, самки способны находить достаточное количество корма для формирования кладки даже в трансформированных местообитаниях. Взрослые мухоловки-пеструшки достаточно пластичны в выборе корма и способны переключаться на альтернативные объекты [12, 35]. По этой причине худшее состояние самцов, гнездящихся вблизи СУМЗа, видимо, в большей степени связано не с кормовыми условиями, а с другими свойствами местообитаний.

Мухоловка-пеструшка предпочитает спелые и средневозрастные древостои с дуплистыми деревьями, необходимыми для гнездования [38]. В импактной зоне СУМЗа древостой разрежен, велика доля сухостойных и молодых деревьев, травяно-кустарничковый ярус угнетен и представлен несколькими видами [34]. Таким образом, лесные массивы на загрязненных территориях можно отнести к субоптимальным местообитаниям для мухоловки-пеструшки. В пользу этого свидетельствует низкая плотность гнездования этого вида вблизи СУМЗа в период высоких выбросов в 1990-х – начале 2000-х гг. [32]. Несмотря на увеличение плотности гнездования мухоловок-пеструшек в последние годы, репродуктивные показатели вида все еще отстают от фонового уровня [27].

Вполне вероятно, что увеличение доли самцов с худшей упитанностью вблизи СУМЗа связано с активной конкуренцией за гнездовые территории. Лучшие по качеству особи в первую очередь

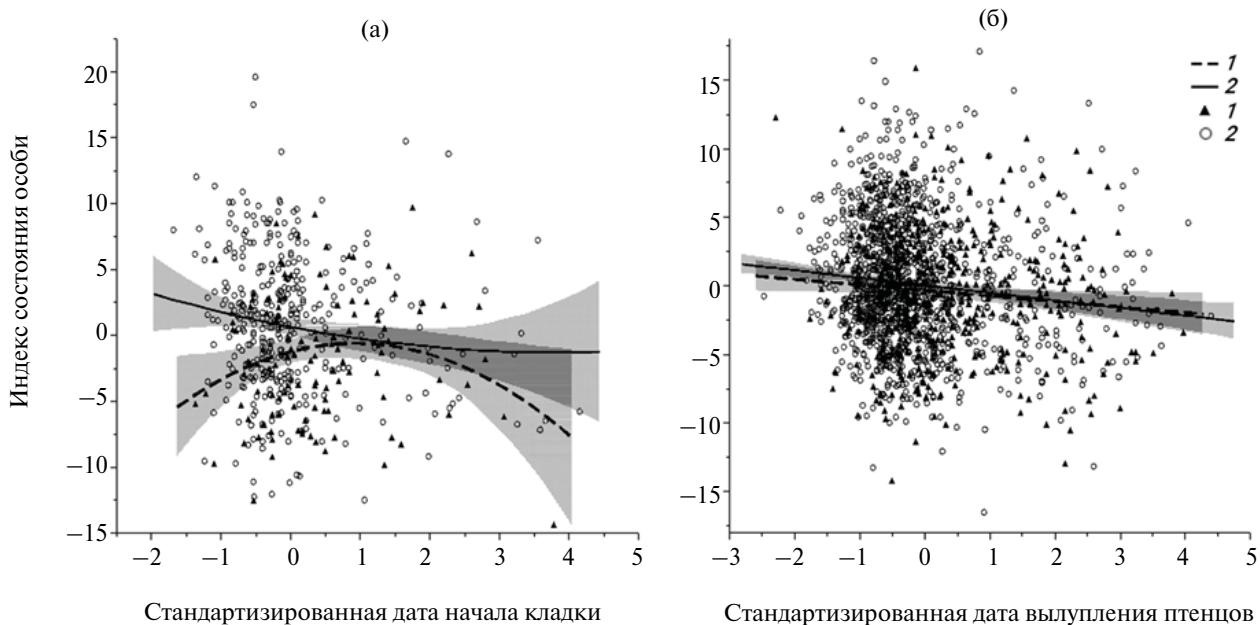


Рис. 3. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания и выкармливания от дат начала кладки (а) и вылупления птенцов (б). Здесь и на рис. 4–6: 1 – молодые; 2 – старшие особи; закрашенная область – 95%-ный ДИ.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОСТОЯНИЯ ОСОБЕЙ...

Таблица 1. Линейные смешанные модели для изменчивости индекса состояния мухоловок-пестушек, гнездящихся в окрестностях СУМЗа (представлены переменные, вошедшие в окончательные модели)

Источник изменчивости	Самки				Самцы, выкармливание птенцов (n = 1861)	
	насиживание кладки (n = 490)		выкармливание птенцов (n = 1819)		F _{df, DFDen} (коэф. ± SE)	p
Зона	2.91 _{2, 11,59}	0.094	1.51 _{2, 13,83}	0.255	5.88 _{2, 85,53}	0.004
Год	0.62 _{1, 399,5}	0.430	ns	ns	ns	ns
Биотоп	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Возраст	14.31 _{1, 471,8} (2.105 ± 0.556)	0.0002	0.72 _{1, 1808} (-0.383 ± 0.451)	0.396	3.86 _{1, 1852} (0.945 ± 0.481)	0.049
Дата *	7.26 _{1, 476,6} (2.129 ± 0.790)	0.007	30.10 _{1, 1803} (-0.649 ± 0.118)	<0.0001	ns	ns
Дата в степени 2	6.38 _{1, 476,9} (-0.893 ± 0.353)	0.012	ns	ns	ns	ns
Количество яиц (птенцов)	7.94 _{1, 431,5} (0.711 ± 0.252)	0.005	18.09 _{1, 1801} (-0.332 ± 0.078)	<0.0001	34.31 _{1, 1764} (-0.400 ± 0.068)	<0.0001
Плотность (\log_{10})	4.20 _{1, 171,3} (2.802 ± 1.368)	0.056	7.43 _{1, 189,3} (-1.606 ± 0.589)	0.007	ns	ns
Температура	ns	10.35 _{1, 1804} (-0.227 ± 0.071)	0.0013	15.26 _{1, 1853} (-0.132 ± 0.034)	<0.0001	ns
Осадки	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Балл окраски	NA	NA	NA	ns	ns	ns
Зона × год	2.58 _{2, 371}	0.077	ns	ns	ns	ns
Зона × возраст	ns	ns	4.12 _{2, 1807}	0.017	2.77 _{2, 1790}	0.063
Возраст × дата	6.94 _{2, 477} (-2.314 ± 0.878)	0.009	ns	ns	ns	ns
Возраст × дата в степени 2	4.88 _{2, 476,8} (0.890 ± 0.403)	0.028	ns	ns	ns	ns
Возраст × температура	ns	ns	3.88 _{1, 1803} (0.161 ± 0.082)	0.049	ns	ns

Примечание. * — дата откладки 1-го яйца для стадии насиживания и дата вылупления птенцов для стадии выкармливания; ns — эффект незначим; NA — переменная не включена в анализ.

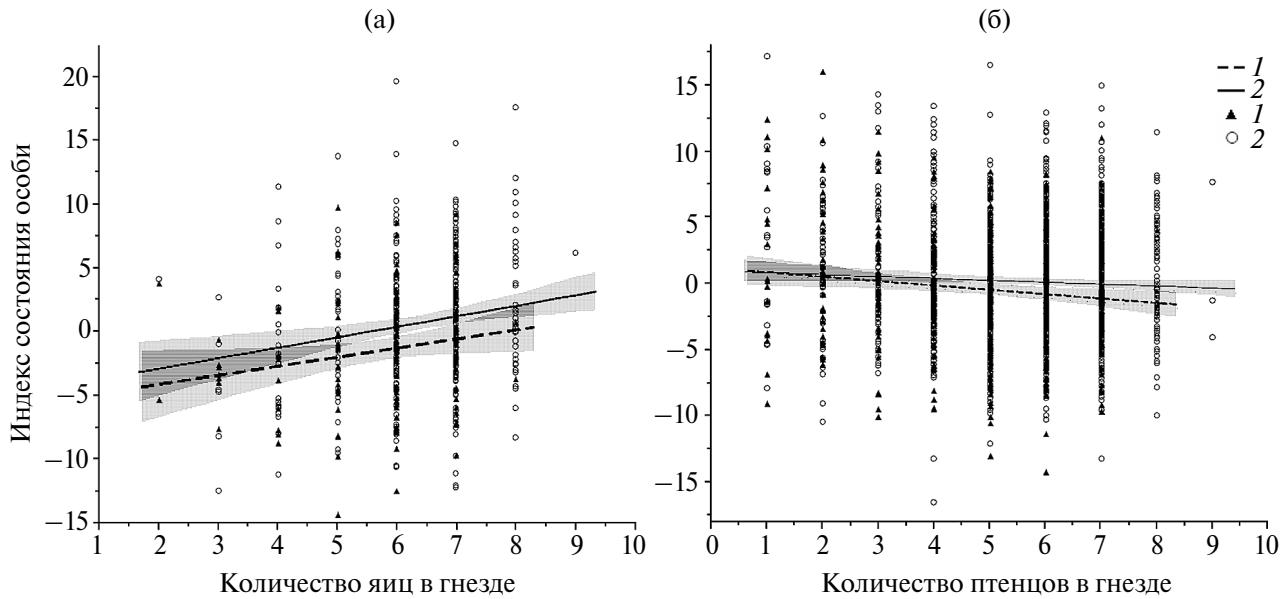


Рис. 4. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания и выкармливания от величины кладки (а) и выводка (б).

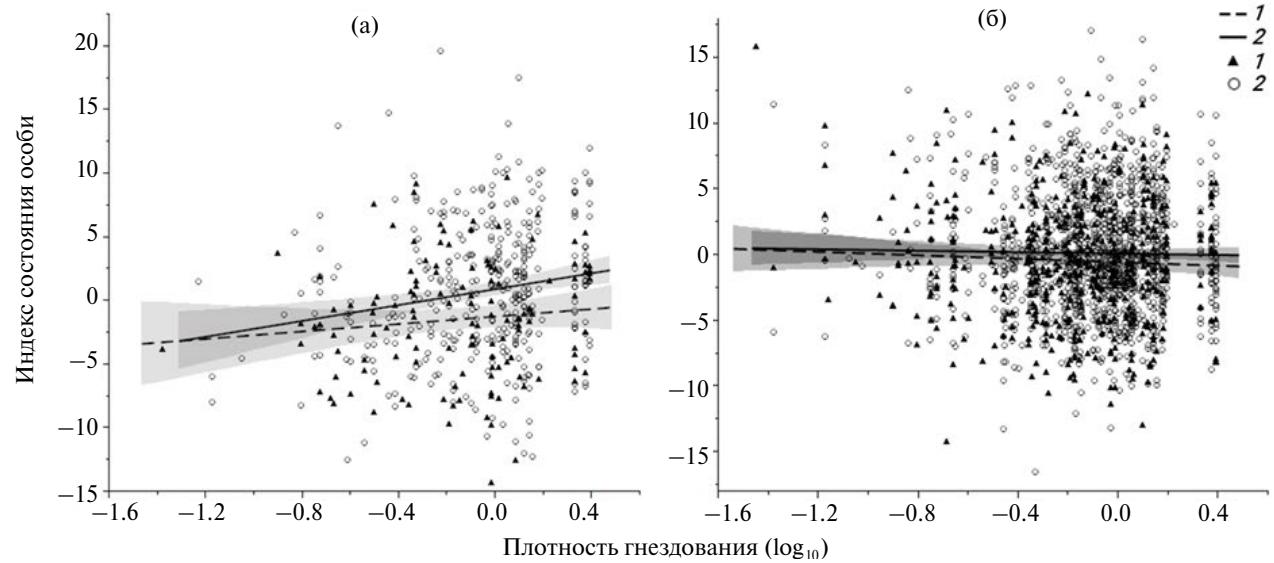


Рис. 5. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания (а) и выкармливания (б) от плотности гнездования.

занимают местообитания, наиболее благоприятные для вида [35, 38, 45, 46]. Менее конкурентоспособные особи вытесняются в субоптимальные местообитания. В пользу этого могут свидетельствовать более поздние в среднем сроки размножения мухоловок-пеструшек вблизи СУМЗа по сравнению с фоновой территорией [27, 39].

Учитывая сокращение промышленных выбросов, мы ожидали существенного улучшения состояния гнездящихся птиц на протяжении периода исследований. Эти ожидания подтвердились лишь частично. Год не влиял на упитанность обоих полов. Положительная временная динамика ИСО отмечена

лишь на уровне тенденции ($p = 0.077$) у насиживающих самок в импактной и буферной зонах (см. табл. 1 и Приложение, рис. П1). Незначительное увеличение ИСО птиц при уменьшении выбросов СУМЗа свидетельствует о большем значении для птиц не токсической нагрузки, а других факторов, например состояния местообитаний. Сокращение промышленных выбросов способствует естественному восстановлению деградированных экосистем, но этот процесс требует длительного времени [26].

Как и ожидалось, возраст влиял на упитанность птиц: ИСО молодых самцов и самок на стадии инкубации меньше, чем у старших птиц. Различия

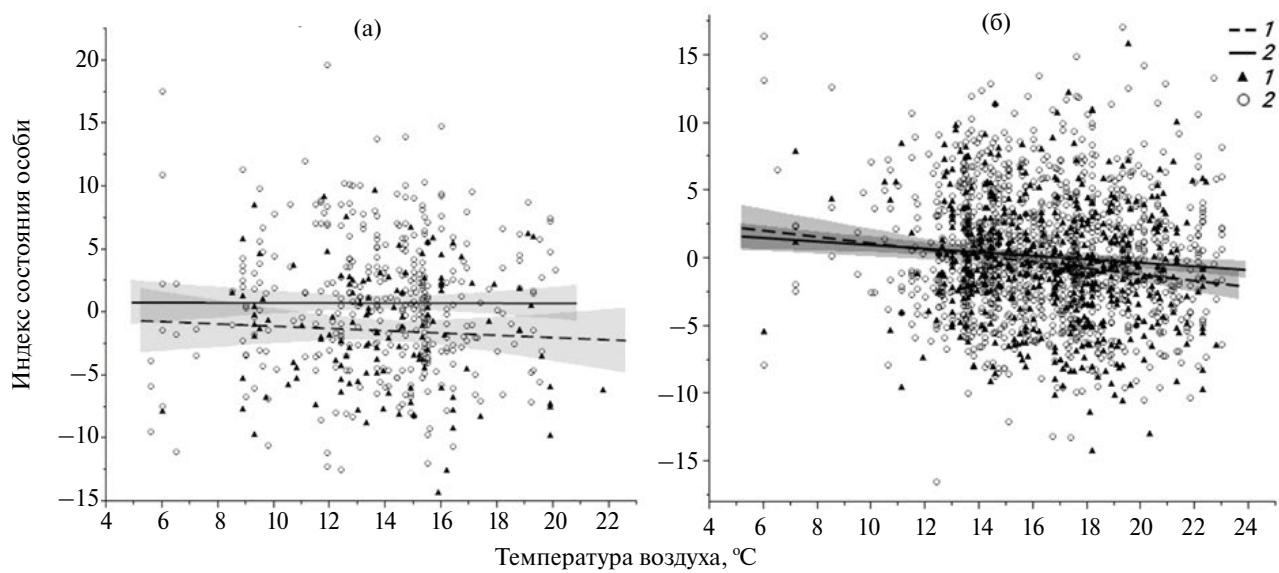


Рис. 6. Зависимость ИСО самок на стадии насиживания (а) и выкармливания (б) от температуры воздуха за 10 дней до отлова.

между возрастами особенно велики в начале гнездового сезона (см. рис. 3). Рано гнездящиеся самки используют энергетические резервы, накопленные к концу весенней миграции [47, 48]. Возможно, молодые самки прилетают в район исследования в худшем состоянии, чем старшие. Это может определять возрастные различия ИСО в начале сезона. Только в середине сезона размножения молодые самки достигали упитанности старших особей. К концу сезона ИСО молодых самок падал быстрее, чем старших (см. рис. 3). Это может быть связано с меньшей способностью молодых особей приспосабливаться к ухудшению кормовых условий в конце сезона гнездования, а также с более ранним началом линьки по сравнению со старшими особями [38, 49]. Об этом свидетельствует и более выраженное, чем у старших особей, уменьшение упитанности молодых с повышением температуры на стадии выкармливания птенцов (см. табл. 1, значимое взаимодействие возраста и температуры). Различия в упитанности молодых и старших особей согласуются с возрастными различиями репродуктивных показателей мухоловки-пеструшки [38, 50, 51], обусловленными накоплением индивидуального опыта с возрастом и увеличением ресурсов, направляемых на размножение [52].

Упитанность насиживающих самок возрастила с увеличением величины кладки. По-видимому, положительная связь этих показателей – результат высокой готовности к размножению наиболее продуктивных особей. Накопленных ими резервов хватило и на откладку большого количества яиц,

и на самоподдержание во время инкубации. Наш результат согласуется с данными других исследователей [18, 53, 54]. По их мнению, хорошее состояние самок мухоловки-пеструшки, имеющих большие кладки, связано с хорошим качеством гнездовой территории и/или с помощью самца, приносящего самке дополнительный корм во время насиживания [55]. При этом увеличение количества птенцов в гнезде сопровождалось ухудшением состояния и самок, и самцов. Это связано с увеличением энергозатрат родителей на выкармливание больших выводков [1] и согласуется с гипотезой энергетического стресса, или “цены размножения” [56].

На стадии выкармливания птенцов состояние обоих родителей ухудшалось с повышением температуры воздуха. К середине лета становится теплее, но и сезон гнездования мухоловок-пеструшек заканчивается. К концу гнездового сезона кормовые условия для птиц ухудшаются. Известно, что период обилия личинок фитофагов, представляющих оптимальный корм для птенцов насекомоядных птиц, довольно короток и приурочен к концу весны – началу лета [40, 57, 58]. Раннее и быстрое весеннеев развитие растений в теплые сезоны, проявляющееся также на более открытой и прогреваемой территории вблизи промышленных предприятий [59, 60], способствует ускорению развития личинок листогрызущих насекомых с последующим уходом их на оккулирование. Несовпадение фенологии птиц и фитофагов может приводить к нехватке полноценного корма для птенцов и увеличению их смертности [39–41]. По-видимому, поздно

гнездящиеся птицы затрачивают больше энергии на поиск необходимого птенцам корма, что определяет уменьшение их упитанности. Кроме того, часть особей, особенно самцы, начинают послебрачную линьку в конце сезона гнездования, еще на стадии выкармливания птенцов [38, 49]. Совмещение этих энергоемких процессов у поздно гнездящихся мухоловок-пеструшек может влиять на успех гнездования, массу слетков [61] и, вероятно, на упитанность размножающихся особей.

У насиживающих самок ИСО увеличивался с повышением плотности гнездования. Последний показатель связан с погодой в начале гнездового периода. Тёплая погода весной способствует увеличению плотности гнездования мухоловок-пеструшек [32, 62, 63]. Видимо, упитанность насиживающих самок связана с плотностью гнезд опосредованно, через погодные условия, хотя анализ не подтвердил значимого влияния температуры (см. табл. 1). У самок, кормивших птенцов, упитанность ожидаемо снижалась с увеличением плотности гнездования, возможно, из-за конкуренции за корм между соседними выводками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости состояния особей мухоловки-пеструшки, гнездящихся вблизи СУМЗа и на фоновой территории, за 28-летний период, сопровождавшийся значительным сокращением промышленных выбросов, показал, что влияние разных факторов на ИСО птиц зависело от стадии гнездования и пола. Упитанность самок не была связана с уровнем загрязнения территории. Вместе с тем у насиживающих самок отмечена положительная временная динамика ИСО на загрязненной территории. Худшая упитанность самцов вблизи СУМЗа по сравнению с фоновой территорией, по-видимому, отражала опосредованное действие загрязнения, связанное с вытеснением худших по качеству особей в трансформированные местообитания. Состояние годовалых особей хуже, чем у старших птиц, особенно у насиживающих самок в начале и конце гнездового сезона. Упитанность птиц ухудшалась в более поздних гнездах (только самки), с увеличением температуры воздуха (на стадии выкармливания) и размера выводка. Величина кладки и плотность гнездования положительно связаны с состоянием насиживающих самок. Год, биотоп, количество осадков и окраска самцов не влияли на состояние гнездящихся птиц. Полученные данные подчеркивают необходимость учитывать стадию гнездования, пол и возраст птиц при анализе изменчивости морфологических пока-

зателей, а также принимать во внимание как прямые, так и опосредованные эффекты факторов среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Авторы благодарят анонимных рецензентов за ценные замечания при подготовке рукописи, а также Анну Бельскую за оформление иллюстраций.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В ходе исследования соблюдались применимые этические нормы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Drent R.H., Daan S. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding // Ardea. 1980. V. 55. № 1-2. P. 225–252.
2. Labocha M.K., Hayes J.P. Morphometric indices of body condition in birds: a review // J. Ornithol. 2012. V. 153. P. 1–22.
3. Васильева И.Ю., Хрушова Н.А., Роговин К.А. Упитанность и запасы жира: какой из показателей упитанности лучше? Проверка на хомячке Роборовского (*Phodopus roborovskii*, Cricetidae, Rodentia) // Зоол. журн. 2022. Т. 101. Вып. 7. С. 819–830.
4. Haywood S., Perrins C.M. Is clutch size in birds affected by environmental conditions during growth? // Proc. R. Soc. Lond., Ser. B: Biol. Sci. 1992. V. 249. № 1325. P. 195–197.
5. Tinbergen J.M., Boerlijst M.C. Nestling weight and survival in individual great tits (*Parus major*) // J. Anim. Ecol. 1990. V. 59. P. 1113–1127.
6. Balbontín J., Möller A.P., Hermosell I.G. et al. Lifetime individual plasticity in body condition of a migratory bird // Biol. J. Linn. Soc. 2012. V. 105. № 2. P. 420–434.
7. Cooper N.W., Sherry T.W., Marra P.P. Experimental reduction of winter food decreases body condition and delays migration in a long-distance migratory bird // Ecology. 2015. V. 96. № 7. P. 1933–1942.
8. Järvinen A., Väistönen R.A. Reproduction of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area // Auk. 1984. V. 101. № 3. P. 439–450.
9. Scheuhammer A.M. The chronic toxicity of aluminium, cadmium, mercury, and lead in birds: a review // Environ. Pollut. 1987. V. 46. № 4. P. 263–295.

10. Brotons L., Magrans M., Ferrús L., Nadal J. Direct and indirect effects of pollution on the foraging behaviour of forest passerines during the breeding season // Can. J. Zool. 1998. V. 76. № 3. P. 556–565.
11. Eeva T., Lehikoinen E., Pohjalainen T. Pollution-related variation in food supply and breeding success in two hole-nesting passerines // Ecology. 1997. V. 78. P. 1120–1131.
12. Eeva T., Ryömä M., Riihimäki J. Pollution related changes in diets of two insectivorous passerines // Oecologia. 2005. V. 145. P. 629–639.
13. Eeva T., Helle S., Salminen J.P., Hakkarainen H. Carotenoid composition of invertebrates consumed by two insectivorous bird species // J. Chem. Ecol. 2010. V. 36. P. 608–613.
14. Eeva T., Lehikoinen E. Rich calcium availability diminishes heavy metal toxicity in pied flycatcher // Funct. Ecol. 2004. V. 18. № 4. P. 548–553.
15. Eeva T., Lehikoinen E., Nurmi J. Effects of ectoparasites on breeding success of great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient // Can. J. Zool. 1994. V. 72. № 4. P. 624–635.
16. Ding J., Yang W., Wang S. et al. Does environmental metal pollution affect bird morphometry? A case study on the tree sparrow *Passer montanus* // Chemosphere. 2022. V. 295. Art. 133947.
17. Albayrak T., Pekgöz A.K. Heavy metal effects on bird morphometry: A case study on the house sparrow *Passer domesticus* // Chemosphere. 2021. V. 276. Art. 130056.
18. Rainio M.J., Ruuskanen S., Eeva T. Spatio-temporal variation in the body condition of female pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a polluted environment // Urban Ecosystems. 2017. V. 20. P. 1035–1043.
19. Eeva T., Ahola M., Lehikoinen E. Breeding performance of blue tits (*Cyanistes caeruleus*) and great tits (*Parus major*) in a heavy metal polluted area // Environ. Pollut. 2009. V. 157. № 11. P. 3126–3131.
20. Eeva T., Lehikoinen E., Sunell C. The quality of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and great tit (*Parus major*) females in an air pollution gradient // Ann. Zool. Fennici. 1997. V. 34. № 1. P. 61–71.
21. Dauwe T., Janssens E., Eens M. Effects of heavy metal exposure on the condition and health of adult great tits (*Parus major*) // Environ. Pollut. 2006. V. 140. № 1. P. 71–78.
22. Dauwe T., Janssens E., Pinxten R., Eens M. The reproductive success and quality of blue tits (*Parus caeruleus*) in a heavy metal pollution gradient // Environ. Pollut. 2005. V. 136. № 2. P. 243–251.
23. Geens A., Dauwe T., Eens M. Does anthropogenic metal pollution affect carotenoid colouration, antioxidative capacity and physiological condition of great tits (*Parus major*)? // Comp. Biochem. Physiol., Pt. C: Toxicol. Pharmacol. 2009. V. 150. № 2. P. 155–163.
24. Eeva T., Lehikoinen E. Polluted environment and cold weather induce laying gaps in great tit and pied flycatcher // Oecologia. 2010. V. 162. P. 533–539.
25. Eeva T., Ojanen M., Räsänen O., Lehikoinen E. Empty nests in the great tit (*Parus major*) and the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a polluted area // Environ. Pollut. 2000. V. 109. № 2. P. 303–309.
26. Воробейчик Е.Л. Естественное восстановление наземных экосистем после прекращения промышленного загрязнения. 1. Обзор современного состояния исследований // Экология. 2022. № 1. С. 3–41. [Vorobeichik E.L. Natural recovery of terrestrial ecosystems after the cessation of industrial pollution: 1. A state-of-the-art review // Russ. J. Ecol. 2022. V. 53. № 1. P. 1–39. DOI: 10.1134/S1067413622010118]
27. Belskii E., Lyakhov A. Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter // Environ. Pollut. 2022. V. 302. Art. 119089.
28. Berglund Å.M.M., Nyholm N.E.I. Slow improvements of metal exposure, health- and breeding conditions of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) after decreased industrial heavy metal emissions // Sci. Total Environ. 2011. V. 409. № 20. P. 4326–4334.
29. Eeva T., Lehikoinen E. Recovery of breeding success in wild birds // Nature. 2000. V. 403. № 6772. P. 851–852.
30. Eeva T., Lehikoinen E. Density effect on great tit (*Parus major*) clutch size intensifies in a polluted environment // Oecologia. 2013. V. 173. P. 1661–1668.
31. Eeva T., Lehikoinen E. Long-term recovery of clutch size and egg shell quality of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in a metal polluted area // Environ. Pollut. 2015. V. 201. P. 26–33.
32. Бельский Е.А., Ляхов А.Г. Динамика населения птиц-дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода) // Экология. 2021. № 4. С. 278–288. [Bel'skii E.A., Lyakhov A.G. Dynamics of the community of hole-nesting birds under conditions of reduced industrial emissions (based on the example of the Middle Ural copper smelter) // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 4. P. 296–306. DOI: 10.1134/S1067413621040044]
33. Berglund Å.M.M., Ingvarsson P.K., Danielsson H., Nyholm N.E.I. Lead exposure and biological effects in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) before and after the closure of a lead mine in northern Sweden // Environ. Pollut. 2010. V. 158. № 5. P. 1368–1375.
34. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458. [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khamtemirova E.V., Bergman I.E. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // Russ. J. Ecol. 2014. V. 45. № 6. P. 498–507. DOI: 10.1134/S1067413614060150]

35. Lundberg A., Alatalo, R.V. The pied flycatcher. London: T. and A.D. Poyser, 1992.
36. Jenni L., Winkler R. Moult and ageing of european passerines. London: Acad. Press, 1994. 225 p.
37. Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegen-schnäpper, *Muscicapa hypoleuca* // Vögelzug. 1936. V. 6. P. 179–186.
38. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 267 с.
39. Belskii E., Belskaya E. Trophic match/mismatch and reproduction of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in a metal-polluted area // Environ. Pollut. 2021. V. 276. Art. 116754.
40. Van Noordwijk A.J., McCleery R.H., Perrins C.M. Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature // J. Anim. Ecol. 1995. V. 64. № 4. P. 451–458.
41. Visser M.E., Holleman L.J.M., Gienapp P. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird // Oecologia. 2006. V. 147. № 1. P. 164–172.
42. Freed L.A. Loss of mass in breeding wrens: stress or adaptation? // Ecology. 1981. V. 62. № 5. P. 1179–1186.
43. Norberg R.A. Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young // Am. Nat. 1981. V. 118. № 6. P. 838–850.
44. Slagsvold T., Johansen M.A. Mass loss in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* during late incubation: supplementation fails to support the reproductive stress hypothesis // Ardea. 1998. V. 86. № 2. P. 203–211.
45. Lundberg A., Alatalo R.V., Carlson A., Ulfstrand S. Biometry, habitat distribution and breeding success in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Ornis Scand. 1981. V. 12. P. 68–79.
46. Nager R.G., van Noordwijk A.J. Proximate and ultimate aspects of phenotypic plasticity in timing of great tit breeding in a heterogeneous environment // Am. Nat. 1995. V. 146. P. 455–474.
47. Ojanen M. The relation between spring migration and onset of breeding in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in northern Finland // Ann. Zool. Fennici. 1984. V. 21. № 3. P. 205–208.
48. Sandberg R. Fat reserves of migrating passerines at arrival on the breeding grounds in Swedish Lapland // Ibis. 1996. V. 138. № 3. P. 514–524.
49. Артемьев А.В. Совмещение линьки и гнездования у птиц дальних мигрантов: основные закономерности хода смены оперения у мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae), в Карелии // Зоол. журн. 2004. Т. 83. Вып. 9. С. 1127–1137.
50. Fay R., Ravussin P.A., Arrigo D. et al. Age-specific reproduction in female pied flycatchers: Evidence for asynchronous aging // Oecologia. 2021. V. 196. № 3. P. 723–734.
51. Куранов Б.Д. Гнездовая биология мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae) в юго-восточной части ареала // Зоол. журн. 2018. Т. 97. Вып. 3. С. 321–336.
52. Forlund P., Pärt T. Age and reproduction in birds — hypotheses and tests // Trends Ecol. Evol. 1995. V. 10. № 9. P. 374–378.
53. Askenmo C. Clutch size flexibility in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Ardea. 1982. V. 70. № 2. P. 189–196.
54. Silverin B. Reproductive effort, as expressed in body and organ weights, in the pied flycatcher // Ornis Scand. 1981. V. 12. № 2. P. 133–139.
55. Smith H.G., Källander H., Hultman J., Sanzén B. Female nutritional state affects the rate of male incubation feeding in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1989. V. 24. P. 417–420.
56. Hillstrom L. Body mass reduction during reproduction in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*: physiological stress or adaptation for lowered costs of locomotor? // Funct. Ecol. 1995. V. 9. № 6. P. 807–817.
57. Van Balen J.H. A comparative study of the breeding ecology of the great tit *Parus major* in different habitats // Ardea. 1973. V. 55. № 1-2. P. 1–93.
58. Ильина Т.А., Керимов А.Б., Загубиженко М.В., Максимов Г.В. Сезонная динамика биомассы листогрызущих насекомых и ее влияние на содержание каротиноидов в перьях птенцов большой синицы // Экология. 2013. № 6. С. 454–454. [Ilyina T.A., Kerimov A.B., Zagubizhenko M.V., Maksimov G.V. Seasonal dynamics of leaf-eating insects biomass and its influence on carotenoid content in feathers of Great Tit nestlings // Russ. J. Ecol. 2013. V. 44. № 6. P. 507–514. DOI: 10.7868/S0367059713060073]
59. Belskii E., Belskaya E. Thermal effect of the Middle Ural copper smelter (Russia) and growth of birch leaves // Environ. Sci. Pollut. Res. 2021. V. 28. P. 26064–26072.
60. Kozlov M.V., Eränen J.K., Zverev V.E. Budburst phenology of white birch in industrially polluted areas // Environ. Pollut. 2007. V. 148. P. 125–131.
61. Siikamäki P. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers // Ecology. 1998. V. 79. № 5. P. 1789–1796.
62. Sokolov L.V. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // Avian Ecol. Behav. 2000. V. 5. P. 79–104.
63. Артемьев А.В. Влияние погоды на биологию гнездования мухоловки-пеструшки, *Ficedula hypoleuca* (Passeriformes, Muscicapidae), в Карелии // Зоол. журн. 2002. Т. 81. Вып. 7. С. 841–849.

VARIABILITY OF BODY CONDITION OF THE PIED FLYCATCHER *FICEDULA HYPOLEUCA* BREEDING IN THE VICINITY OF THE MIDDLE URAL COPPER SMELTER

E. A. Bel'skii^a, *, A. G. Lyakhov^a

^aInstitute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Russia 620144 Ekaterinburg

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

Abstract – The variability of the body condition of pied flycatchers breeding near the Middle Ural copper smelter (MUCS) and in the background area in 1996–2023, a period of significant reduction in industrial emissions, was analyzed. The body condition index (BCI) of females was not related to the level of environmental pollution. The lower BCI of males near the MUCS compared to the background area was apparently due to the displacement of the low-quality individuals into transformed habitats. The BCI of yearlings was less than that of older birds, especially in females incubating early and late clutches. The BCI of incubating females increased with increasing clutch size and breeding density. The BCI of birds decreased with increasing date of breeding (females only), air temperature at the nestling stage and brood size.

Keywords: reduction of industrial emissions, body mass, body condition, body condition index, long-term dynamics

УДК 574.23:639.11:656.13(470.54)

ДИКИЕ ЖИВОТНЫЕ И АВТОТРАНСПОРТ: АНАЛИЗ РАЗВИТИЯ КОНФЛИКТА НА ПРИМЕРЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. Н. С. Корытин^{a,*}, Н. И. Марков^a, А. К. Кузнецов^b, И. Е. Бергман^a

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

^b Департамент по охране, контролю и регулированию использования животного мира Свердловской области, Россия 620004 Екатеринбург, ул. Малышева, 101

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

Поступила в редакцию 28.02.2024 г.

После доработки 30.08.2024 г.

Принята к публикации 02.09.2024 г.

Проанализирована динамика числа дорожно-транспортных происшествий с дикими животными в Свердловской области за период с 2012 г. по 2022 г. Видовой состав жертв резко смешен в сторону парнокопытных млекопитающих. Рост числа столкновений с косулей и лосем происходит быстрее увеличения численности видов в среднем в 3.1 раза. Сезонный пик происшествий приходится на май–июль у лося и сибирской косули, на сентябрь–октябрь – у кабана. Выявлена сильная связь между числом инцидентов на дорогах, численностью косули и лося и плотностью автомобилей на дорогах. Скорость увеличения численности животных составляет 31% и 33% (для косули и лося соответственно) от скорости роста числа аварий, тогда как скорость роста плотности автомобилей на дорогах составляет 7–10%. Высказано предположение, что влияние прироста численности животных на изменение числа происшествий выше, чем влияние изменения интенсивности движения транспорта.

Ключевые слова: дорожно-транспортное происшествие, сибирская косуля, лось, кабан, Средний Урал, Свердловская область

DOI: 10.31857/S0367059724060058 **EDN:** VYNXIV

Антропогенная трансформация местообитаний и эксплуатация промысловых видов животных влечет за собой значительные последствия для экосистем. В частности, происходят изменения видового состава организмов, плотности их населения, поведения и направлений перемещений. Действие части антропогенных факторов может приводить к увеличению плотности населения некоторых видов, но большая их часть приводит к негативным последствиям [1–4]. К такого рода воздействиям относится строительство транспортных магистралей, результатом чего может быть нарушение исторических путей перемещений животных, но в первую очередь их гибель на дорогах. Столкновения транспортных средств с дикими животными носят характер прямого конфликта, поскольку нередко одновременно погибают и люди. В связи с этим становится очевидной необходимость детального изучения данного процесса, оценки роли различных факторов и разработки мер по снижению степени напряженности конфликта.

Изучению этой проблемы уделяется большое внимание в регионах с высокой плотностью населения человека и соответственно с развитой дорожной се-

тью, в первую очередь в странах Европы и США [5–17 и др.]. Рост исследовательского интереса к трендам и причинам дорожно-транспортных происшествий (далее – ДТП) с участием диких животных отражается в числе публикаций: если в период с 1979 по 1999 гг. было опубликовано всего около 30 статей, то в последние два десятилетия ежегодно публикуется от 10 до 80 работ [12]. В России публикаций на эту тему пока совсем немного [18–22]. В Свердловской области было проведено одно подобное исследование [23]. Таким образом, можно констатировать существенный дефицит информации о динамике и причинах столкновений с дикими животными в России. Необходимость изучения проблемы также диктуется ростом числа ДТП [24].

В большинстве исследований биологические факторы и параметры, характеризующие транспортную сеть и интенсивность движения, определены как одинаково важные предикторы вероятности ДТП с дикими животными [12]. Показана высокая значимость вида животного, особенностей рельефа и окружающей дорогу растительности [9]. Выявлена связь между числом инцидентов и скоростью движения транспортного средства вблизи населенных пунктов,

а также между числом ДТП и особенностями двигательной активности крупных млекопитающих [25]. В частности, показано [25], что переходы лосей через дорогу зависят от сезона, времени суток, а также от индивидуальных особенностей животных. В то же время нам не известны работы, которые бы отвечали на вопрос: что же оказывает большее влияние на динамику числа происшествий с дикими животными – рост их численности или характеристики автотранспорта? Очевидно, что ответ на этот вопрос не может быть дан в глобальном масштабе – вклад факторов может варьировать в зависимости от природных и экономических характеристик отдельных территорий (регионов). Поэтому в нашей работе мы обращаемся к проблеме на примере Свердловской области – одного из крупнейших регионов Урала, обладающего высоким разнообразием природных условий и развитой транспортной инфраструктурой. Насколько нам известно, данное исследование – первый в России опыт количественного анализа связи динамики происшествий с факторами, потенциально влияющими на вероятность столкновений. К последним мы относим численность собственно диких животных, число автотранспортных средств и протяженность дорожной сети.

Цель нашего исследования – дать комплексную оценку состояния проблемы “дикие животные – автотранспорт” на примере Свердловской области. В частности, показать динамику во времени числа ДТП и видовой состав животных – участников столкновений. Особое внимание уделить оценке относительного влияния природных (численность животных) и антропогенных (число автотранспортных средств и протяженность дорожной сети) факторов на изменение числа аварий с представителями дикой фауны за 11-летний период.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Свердловская область – крупнейший регион Урала, расположенный на границе Европы и Азии – занимает большую часть средней и примерно половину северной части Уральских гор, а также западную окраину Западно-Сибирской низменности. Ее площадь равна 194 226 км², что сопоставимо с площадью некоторых европейских стран. Протяженность с севера на юг – 660 км, а с запада на восток – 560 км. Климат континентальный, средняя температура января –17 °С, июля +17 °С; количество осадков – около 500 мм в год. Растительность: хвойные и смешанные леса, на крайнем юго-востоке участки лесостепи. Леса занимают 82.3% территории области. Фауна млекопитающих насчитывает 66 видов [26] и представляет собой типичный лесной

комплекс. Свердловская область является одним из важнейших промышленных регионов России – доминируют черная и цветная металлургия, а также важным транспортным узлом – через нее проходят железнодорожные, автомобильные и воздушные трассы общероссийского значения. Густота железнодорожной и автодорожной сетей превосходит средние по стране показатели [27].

Разнообразие природных сообществ и фауны региона в сочетании с высокими темпами развития экономики, в частности транспортной отрасли [27], делает его удобным полигоном для изучения проблемы “дикие животные – автомобильный транспорт”. Выбор Свердловской области определяется также и тем, что в регионе имеется стандартизованная система сбора сведений о столкновениях транспортных средств с дикими животными.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. В работе использовали сведения из базы данных о зарегистрированных случаях дорожно-транспортных происшествий с участием диких животных, созданной Департаментом по охране, контролю и регулированию использования животного мира Свердловской области. Число столкновений было сопоставлено с численностью основных видов охотничьих животных в регионе по данным зимних маршрутных учетов (далее – ЗМУ). Сведения о дорожной сети были взяты из транспортной статистики Росстата (<https://rosstat.gov.ru/statistics/transport>). В частности, сведения о протяженности дорог в Свердловской области в 2012–2022 гг. получили из таблицы “Протяженность и характеристики автомобильных дорог общего пользования (с 2006 г.)” [28].

Динамика транспортного потока по дорогам Свердловской области была оценена через изменение числа легковых и грузовых автомобилей в регионе в 2012–2022 гг. Информация по грузовым автомобилям получена из таблицы “Количество грузовых автомобилей и пассажирских автобусов по видам топлива в организациях всех видов экономической деятельности (с 2010 г.)” [29]. Сведения по легковым автомобилям были взяты из транспортной статистики Росстата (<https://rosstat.gov.ru/statistics/transport>) “Количество собственных легковых автомобилей на 1000 человек населения (с 2000 г.)” [29]. Пассажирские автобусы не были включены нами в общее число автомобилей, так как основная их доля сосредоточена на городских территориях, где ДТП с дикими животными происходят очень редко. Для каждого года число легковых автомобилей на 1000 человек было умножено на $N/1000$, где

N – численность населения Свердловской области в соответствующий год [30]. В итоге было получено абсолютное число легковых автомобилей в Свердловской области за период 2012–2022 гг. Поскольку в качестве предикторов были взяты только сведения о состоянии автомобильных дорог и автотранспорта, из статистики ДТП были исключены сведения о происшествиях на железных дорогах.

Методы. В анализ были включены следующие показатели: N_i – общее число ДТП с участием диких копытных животных (лось, кабан, косуля) в год i ; N_{ij} – число ДТП с участием диких копытных (лось, кабан, косуля) в год i в месяц j ; $P_{\text{л}}$, $P_{\text{к}}$ – численность соответственно лося и косули до данным ЗМУ; A_i – число грузовых и легковых автомобилей в Свердловской области в год i ; D_i – протяженность дорог в Свердловской области в год i .

Кроме абсолютных, анализировали изменение относительных показателей: $\tilde{N}_{\text{л}}$, $\tilde{N}_{\text{к}}$ – доля погибших в ДТП особей (доля числа участвовавших в ДТП особей соответственно лося, косули от численности этих видов, N_i/P_i); A_i/D_i – число автомобилей, приходящихся на 1 км дороги (условная плотность) в конкретном году.

Под изменением интенсивности движения на дорогах Свердловской области за 11-летний период мы понимаем изменение по годам показателя A_i , а также A_i/D_i .

Расчет скорости роста численности копытных и числа ДТП. Для приведения изменений во времени анализируемых показателей к сопоставимым и безразмерным значениям использовали одну из формул оценки скорости роста численности животных [31]:

$$r = \frac{\Sigma N_t - \frac{(\Sigma N)(\Sigma t)}{n}}{\Sigma t^2 - \frac{(\Sigma t)^2}{n}}, \quad (1)$$

где N – натуральный логарифм численности ($P_{\text{л}}$, $P_{\text{к}}$), числа ДТП ($N_{\text{л}}$, $N_{\text{к}}$); t – порядковый номер года; n – число лет.

Статистический анализ выполнен в среде R (version 4.0.4) [32]. Влияние вида животного и месяца гибели на изменение числа ДТП было установлено с использованием дисперсионного анализа (пакет *stats*). Анализ тесноты связи числа происшествий с численностью животных, числом автомобилей и протяженностью дорог проводили с помощью

корреляционного анализа (использовали коэффициент корреляции Пирсона). Зависимость доли пострадавших в ДТП животных от интенсивности движения (индексов A_i и A_i/D_i) – с помощью построения простых линейных моделей (пакет *stats*). Расчет коэффициентов конкордации Кендалла выполнен в пакете DescTools [33]. Построение “ящиков с усами” (boxplot) выполнено в пакете *stats*. На протяжении исследуемого периода все независимые переменные (численность животных, число автомобилей, плотность автодорог) менялись односторонне – в большую сторону, поэтому корреляция между ними была высокая и статистически значимая ($r > 0.61$, $p < 0.05$), что не позволило включать их в многофакторную регрессионную модель. В связи с этим были построены простые линейные модели. В качестве зависимой переменной была взята относительная доля пострадавших в ДТП животных \tilde{N}_i , что позволило учсть эффект численности животных. Рассматривали две модели зависимости доли пострадавших в ДТП животных от разных предикторов:

$$\text{Модель 1: } \tilde{N}_i = a + a_1 A_i, \quad (2)$$

где \tilde{N}_i – число пострадавших в ДТП животных (кося или лось) от общей их численности в области по годам учета, ос/ос; A_i – число зарегистрированных автомобилей в области по годам учета, шт;

$$\text{Модель 2: } \tilde{N}_i = a + a_1 (A_i / D_i), \quad (3)$$

где \tilde{N}_i – число пострадавших в ДТП животных (кося или лось) от общей их численности в области по годам учета, ос/ос; A_i/D_i – число автомобилей на 1 км дороги или условная плотность автомобилей на дорогах области по годам учета, шт/км.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав и динамика столкновений по годам. В период с 2012 по 2022 г. на автомобильных дорогах Свердловской области было зафиксировано 1831 столкновение с дикими животными. За рассматриваемый период число ДТП увеличилось со 102 случаев в 2012 г. до 349 случаев в 2022 г., т.е. более чем в 3.4 раза (рис. 1). В относительном выражении доля таких инцидентов выросла с 1.9% до 13.1% общего числа ДТП с пострадавшими [24].

Зафиксированы столкновения (по убыванию числа случаев) с сибирской косулей (*Capreolus pygargus*), лосем (*Alces alces*), кабаном (*Sus scrofa*), медведем (*Ursus arctos*), лисицей (*Vulpes vulpes*), зайцем-беляком (*Lepus timidus*), тетеревом (*Lyrurus tetrix*) – 924, 767, 126, 7, 4, 2, 1 соответственно. Большая часть

ДТП приходится на инциденты с копытными млекопитающими. Из зарегистрированных за период 2012–2022 гг. столкновений с дикими животными 99% (1817 из 1831) составляют происшествия с копытными (лось, косуля, кабан), из них большинство (1691) – с косулей и лосем (рис. 2). Если для косули и лося число ДТП за рассматриваемый период существенно выросло (в 4.5 и 3.1 раза соответственно), то для кабана оно меняется слабо.

Динамика столкновений по сезонам. Число столкновений в течение года существенно различается как по месяцам, так и по видам копытных млекопитающих. Как правило, минимальное число происшествий наблюдается в феврале–марте, максимальное – в июне (рис. 3). Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показывают статистически значимое влияние следующих факторов: месяц ($F_{11;360} = 9.96; p < 0.001$), вид копытного животного ($F_{2;360} = 68.02; p < 0.001$), а также их взаимодействия ($F_{22;360} = 3.51; p < 0.001$).

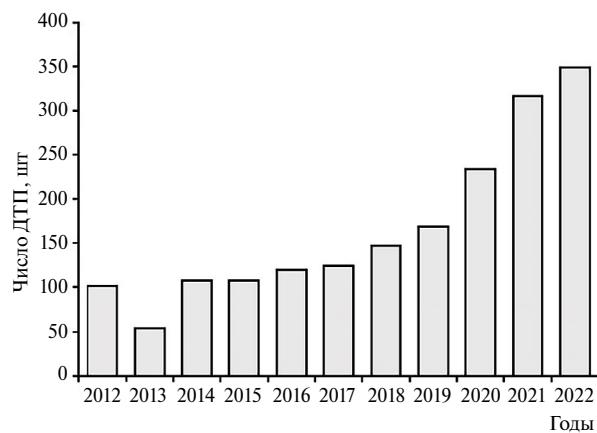


Рис. 1. Динамика общего числа ДТП с дикими животными в Свердловской области за период 2012–2022 гг.

Сезонная динамика числа ДТП за ряд лет оказывается наиболее устойчивой для лося: минимальное число столкновений отмечено в марте, максимальное – в основном в июне (коэффициент конкордации Кендалла (W_t) равен 0.78). Для косули и кабана согласованность низкая: $W_t = 0.35$ и 0.28 соответственно, минимум происшествий регистрируется в первом квартале года, максимум – в июне (косуля) и сентябре–октябре (кабан). Во всех случаях согласованность статистически значима ($p < 0.001$). Максимум числа столкновений у косули и лося совпадает и приходится на июнь (16.1% и 21.6% случаев ДТП соответственно), а у кабана пик приходится на октябрь (более 25%), и он существенно выше, чем у лося и косули. В среднем за рассматриваемый период в ДТП попадает 0.20% косуль и 0.16% лосей от их общей численности, различия между видами статистически незначимы ($F_{1;20} = 1.4; p = 0.24$).

Основное число происшествий приходится на косулю и лося (1691 случай или более 92%), в связи с чем именно эти два вида мы будем рассматривать в следующих разделах работы.

Влияние факторов (корреляционный и регрессионный анализы). Рост числа ДТП происходил как на фоне увеличения численности косули и лося, так и на фоне роста числа автомобилей и протяженности автомобильных дорог. Изменение этих показателей представлено на рис. 4 и 5.

Коэффициенты корреляции рассматриваемых показателей с количеством инцидентов оказались очень высокими: корреляция числа ДТП с численностью животных статистически значима ($p < 0.05$) и равна 0.85 для косули и 0.95 для лося; корреляция числа столкновений с числом автомобилей статистически

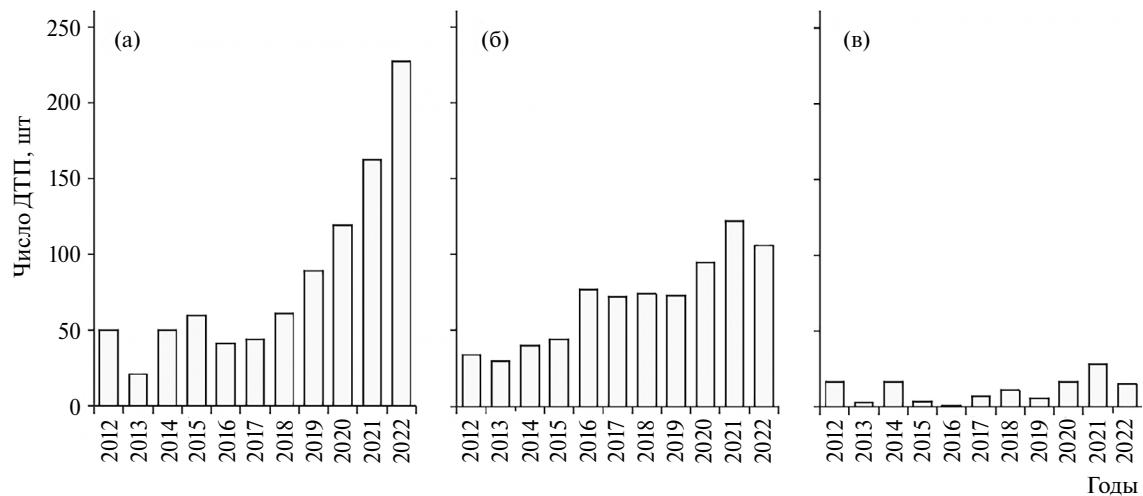


Рис. 2. Динамика ДТП с дикими копытными млекопитающими в Свердловской области: а – косуля; б – лось; в – кабан.

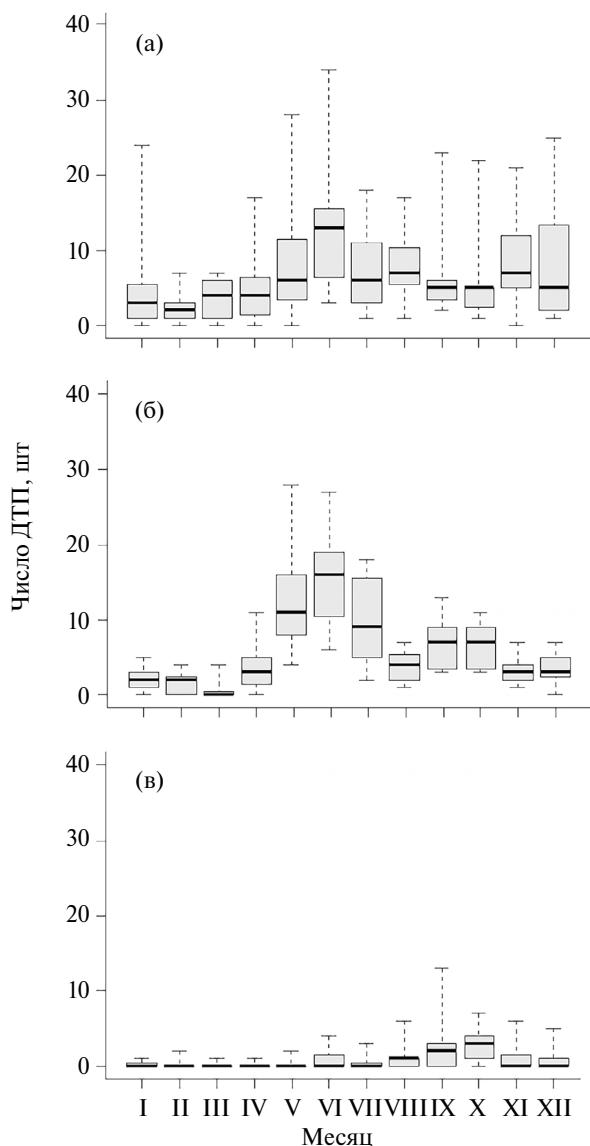


Рис. 3. Сезонная динамика абсолютного числа ДТП с копытными млекопитающими: а – косуля; б – лось; в – кабан. Линия, прямоугольник и усы обозначают медиану, межквартильный размах и диапазон значений (минимум – максимум) соответственно.

значима ($p < 0.05$) и составила 0.83 для косули и 0.97 для лося; корреляция числа ДТП с протяженностью дорог составила 0.41 для косули и 0.64 для лося – статистическая значимость в первом случае составила $p = 0.21$, во втором $p = 0.035$; корреляция числа ДТП с условной плотностью автомобилей (A_i/D_i) оказалась равной 0.65 для косули и 0.56 для лося – статистическая значимость составила $p = 0.03$ в первом случае и $p = 0.07$ во втором.

Построенные регрессионные модели показывают статистически значимое положительное влияние числа автомобилей на долю пострадавших в ДТП животных. Коэффициенты детерминации доли пострадавших в ДТП животных с абсолютным чис-

лом автомобилей (модель 1) весьма высоки (рис. 6). Коэффициенты детерминации второй регрессионной модели (с условной плотностью автомобилей) существенно ниже (лось: $R^2 = 0.27$; косуля: $R^2 = 0.36$), причем уровень значимости (p) влияния условной плотности автомобилей на число ДТП с лосем несколько выше 0.05 (рис. 7).

Влияние факторов (анализ скоростей роста). Несколько иной подход, основанный на оценках скоростей роста показателей (r), приведен в табл. 1. Рост численности обоих видов происходит приблизительно с одной скоростью, но у косули она оказалась незначительно выше.

Скорость роста числа столкновений у лося превышает скорость роста его численности в 3.0 раза, а у косули – в 3.2 раза. Сопоставляя скорости роста численности (P_i) и числа инцидентов (N_i), мы можем предполагать, что обусловленный ростом численности вида рост числа инцидентов составляет около 31–33% общего числа случаев ДТП. Скорость роста условной плотности автомобилей (A_i/D_i), рассчитанная по той же формуле (1), оказалась равной 0.013 (см. табл. 1). В относительном выражении

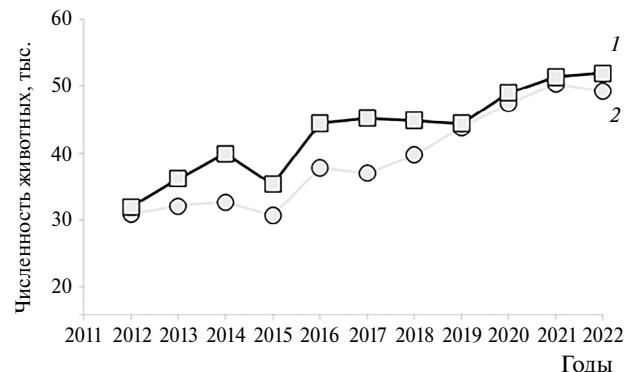


Рис. 4. Изменение численности копытных млекопитающих (1 – лось, 2 – косуля) в Свердловской области в 2012–2022 гг.

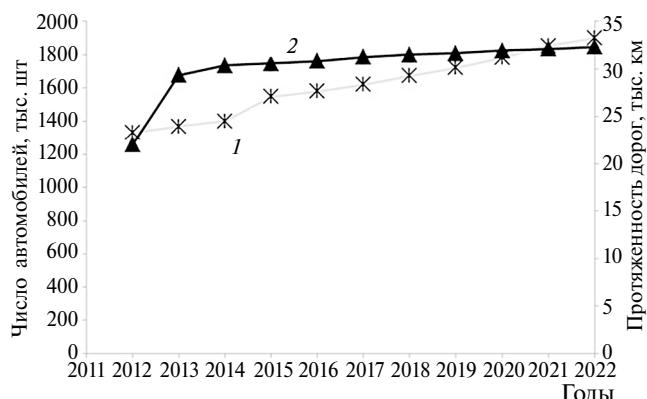


Рис. 5. Изменение числа автомобилей (1) и протяженности дорог (2) в Свердловской области в 2012–2022 гг.

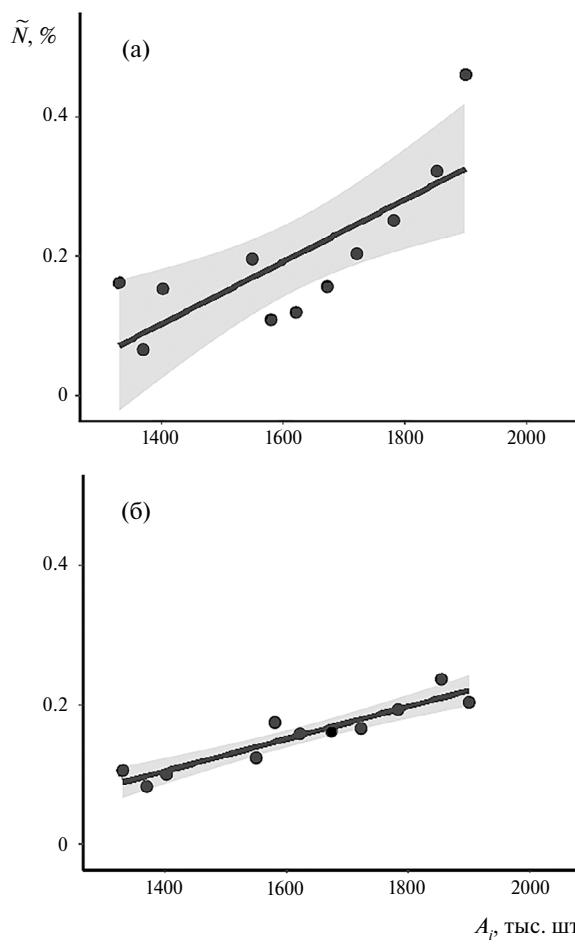


Рис. 6. Зависимость числа пострадавших в ДТП животных (в % от общей численности) от числа автомобилей (A_p): а – косуля ($y = -5.22e^{-1} + 4.47e^{-7}x$, $R^2 = 0.55$, $p < 0.001$); б – лось ($y = -2.19e^{-1} + 2.32e^{-7}x$, $R^2 = 0.86$, $p < 0.001$). Показаны исходные значения, линия регрессии и 95%-ный доверительный интервал.

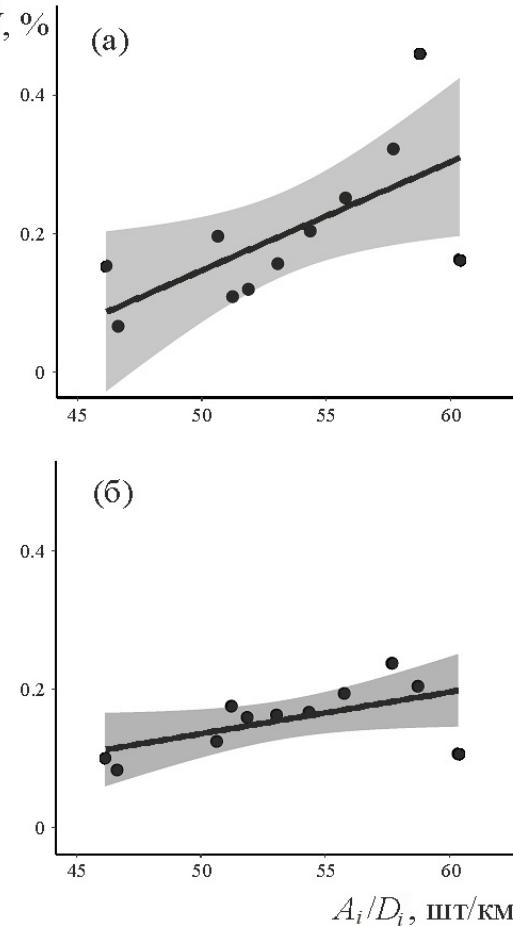


Рис. 7. Зависимость числа пострадавших в ДТП животных (в % от общей численности) от числа автомобилей, приходящихся на 1 км дороги (A_i/D_i): а – косуля ($y = -6.37e^{-1} + 1.57e^{-2}x$, $R^2 = 0.36$, $p = 0.03$); б – лось ($y = -1.66e^{-1} + 6.03e^{-3}x$, $R^2 = 0.27$, $p = 0.058$). Показаны исходные значения, линия регрессии и 95%-ный доверительный интервал.

Таблица 1. Скорости роста численности, числа ДТП с лосем и косулей и условной плотности автомобилей

Показатели, r	Лось	Косуля
Скорость роста численности, P_i	0.045	0.055
Скорость роста числа ДТП, N_i	0.135	0.178
Скорость роста условной плотности автомобилей, A_i/D_i	0.013	0.013

доля этого фактора в скорости роста ДТП с косулей можно оценить как 7%, с лосем – 10%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Число столкновений с дикими животными в Свердловской области за последние 11 лет выросло в 3.4 раза. Этот показатель в целом соответствует ранее представленным в литературе сведениям для других регионов. В Норвегии число ДТП с копытными млекопитающими выросло за период

с 1987 по 1993 гг. (8 лет) в 2.3 раза, а за последние 30–40 лет число лосей, погибших при столкновении с поездами и автомобилями, увеличилось в 10 раз [34]. В Швеции за период с 1970 по 1980 гг. количество столкновений с лосями увеличилось примерно в 6.6 раза (с 902 инцидентов до 5951) [35]. В другом исследовании показано [34], что в 1989–1993 гг. в этой стране число ДТП с косулей выросло с 15 000 до 50 000 инцидентов (т.е. в 3.3 раза), тогда как количество аварий с лосем оставалось на уровне 4000–5000 случаев.

Схожие темпы роста числа ДТП с кабаном и косулей (соответственно 3-кратный и 2.4-кратный рост за 10-летний период) приводят также T. Cserkecz и J. Farkas [36] для Венгрии. При этом многие авторы [7, 34, 36] упоминают о том, что увеличение числа происшествий с дикими животными было выше интенсивности роста их численности. Так, ежегодное количество инцидентов в Финляндии увеличивалось с ростом численности лосей и интенсивности трафика, а удвоение численности приводило к почти трехкратному увеличению числа ДТП [7]. В нашем случае численность лося за 11-летний период выросла в 1.6 раза, а число столкновений – в 3.1 раза, т.е. почти двукратно относительно прироста численности. С другой стороны, в Швеции (период с 1970 по 1999 гг.) темп увеличения числа столкновений совпадал с темпом роста численности как лося, так и косули [35]. В Свердловской области популяция косули за тот же период выросла в 1.6 раза, а число инцидентов на дорогах – в 4.5 раза, т.е. почти трехкратно относительно прироста численности.

Интересно было также сравнить скорости роста процессов увеличения численности животных и числа ДТП. В нашем случае скорость роста числа аварий превышала скорость роста численности в 3 раза у лося и в 3.2 раза у косули. На основе отношения скоростей роста вклад увеличения численности в рост числа ДТП можно ориентировочно оценить для лося в 33%, а для косули – в 31%. Влияние скорости увеличения плотности автомобилей на дорогах на динамику числа аварий, оцененное аналогичным образом, существенно меньше. Это позволяет предполагать, что на рассматриваемом промежутке времени увеличение числа ДТП было обусловлено в большей степени биологическими, а не антропогенными факторами. Отметим, что на фоне очень высоких корреляций между численностью животных и количеством инцидентов на дорогах вклады факторов, оцененные на основе скоростей роста, представляются невысокими. Это свидетельствует о большом числе других случайных и неслучайных факторов, действующих на локальном уровне в определении вероятности ДТП. К таким факторам можно отнести состояние дороги на конкретном участке, погодные условия, техническое состояние транспортного средства, поведение водителя. Влияние такого рода факторов не имеет существенного значения для анализа ситуации в выбранном нами пространственном региональном масштабе. Сделать точный вывод о вкладе изменения численности животных и трафика в увеличение числа аварий представляется невозможным, так как скорости роста исследованных индексов могут существенно

варьировать на разных временных промежутках, однако обращает на себя внимание то, что в целом наши оценки совпадают с тенденциями, описанными в литературе [7].

Отметим, что пандемия COVID-19 не привела к снижению числа ДТП с дикими животными в Свердловской области, наоборот, число происшествий резко возросло именно в 2020–2022 гг. Это существенно отличается от картины, наблюдавшейся в США, Европе, Южной Корее и Австралии, где в период пандемии число случаев ДТП с дикими животными снизилось на 19–79% [37].

Соотношение видов среди жертв ДТП резко сдвинуто в сторону крупных млекопитающих – лося, косули, кабана, медведя. Полагаем, что в нашем случае факт преимущественного столкновения с крупными животными – это смешенная оценка, так как данные других исследователей [38, 39], как и собственные наблюдения авторов, говорят о том, что число сбитых лисиц может быть сопоставимо, например, с таковым для косули. По данным [40], индексы числа ДТП для многих представителей хищных, грызунов и зайцеобразных на юго-западе штата Вирджиния (США) были выше, чем для белохвостого оленя.

Сезонная динамика числа инцидентов с оленями в Свердловской области в основном совпадает с результатами других исследователей. Максимальное число случаев фиксируется в мае–июне и минимальное – в январе–феврале [9, 12, 39, 41–43]. Подобная тенденция характерна также для хищных зверей [44] и некоторых птиц [40]. В то же время многие авторы (см. обзор [12]) отмечают, что наблюдается также осенний пик числа ДТП, который, впрочем, менее выражен по сравнению с весенне-летним.

В странах Фенноскандии (Финляндия, Швеция, Норвегия) максимум числа столкновений с лосями приходится на осенне-зимний период с небольшими различиями между странами [7]. W. Neumann et al. [45] изучали время пересечения дорог лосями и количество ДТП на севере Швеции и предположили, что осенне-зимний пик более вероятен из-за плохого освещения и дорожных условий, чем из-за увеличения перемещений лосей по дороге. Ограниченнная видимость влияет на способность водителя обнаруживать копытных, переходящих дорогу [46], а расстояние обнаружения лосей в темное время суток может составлять в среднем всего около 100 м [47].

Нами осенний пик не был выявлен ни для лося, ни для косули. Исключением является кабан, для которого максимальный индекс числа ДТП наблюдается осенью. Такой же осенний пик числа столкновений с дикими свиньями показан для Италии [43], Чехии [9], Хорватии [48] и штата Джорджия в США [49].

Наличие второго (осеннего) пика числа происшествий с оленями отмечено и в ряде регионов России [18, 21, 50], в том числе и в Свердловской области [23]. По нашим данным оказалось, что осенью и зимой число аварий снижается по сравнению с летними месяцами, несмотря на гон у копытных и сезонные миграции у лося. Это позволяет предполагать, что весенне-летний пик числа ДТП обусловлен не только повышением активности копытных, но и ростом транспортного потока в связи с увеличением светового дня и другими факторами. Еще одной причиной высокой активности животных в мае–июне могут быть весенние лесные пожары. В свою очередь малое число столкновений в январе–марте происходит в результате сезонного снижения как подвижности диких копытных, так и интенсивности транспортного потока.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленный нами рост числа ДТП с дикими копытными животными, скорость которого выше, чем скорости роста численности этих видов и числа автомобилей, свидетельствует о нарастании проблемы между интересами охотничьего хозяйства и развивающейся транспортной отрасли. Незначительный еще 10 лет назад конфликт в настоящее время приобретает существенные масштабы в Свердловской области – число столкновений с дикими животными в 2022 г. составило не менее 10% общего числа зарегистрированных ДТП с пострадавшими людьми. Ущерб популяциям животных относительно невелик – доли процента оцениваемой численности животных попадают в инциденты на дорогах. Ущерб для человека может быть выше – угроза здоровью и жизни участников дорожного движения, экономические затраты, связанные со страховыми выплатами, ремонтом транспортных средств и т.д.

Проблема дорожно-транспортных происшествий является частью проблемы сосуществования человека и биосферы, решение которой возможно только путем отыскания компромисса между техногенезом и сохранением основных свойств биосферы. Конкретное решение по поиску определенного баланса между числом столкновений с дикими животными

и развитием дорожной сети заключается в снижении количества таких происшествий. Из-за незначительной остроты проблемы ДТП в Свердловской области (в сравнении с Европой) возможные первоначальные пути решения будут заключаться в изучении направлений миграций и сезонных кочевок, строительстве экодуков и подземных переходов в местах пересечения животными транспортных магистралей. Исследования показали, что экодуки и подземные переходы с ограждением уменьшают число ДТП с дикими животными [51] и позволяют крупным видам копытных [52–55] и более мелким животным [55, 56] безопасно переходить дорогу. Использование таких мер, как дорожные указатели, все еще являются относительно экспериментальными, и их эффективность сомнительна [6, 57–59].

Считаем, что нам удалось показать не только связь, но и масштаб влияния исследованных факторов. Увеличение числа инцидентов с лосем и косулей в основном происходит в результате роста численности этих видов и в значительно меньшей степени – за счет увеличения плотности автомобилей на дорогах. При этом, несмотря на высокие корреляции между проанализированными параметрами и переменными, вклады как биологического, так и антропогенного факторов, основанные на оценках скоростей роста, оказались относительно небольшими.

Понимание причин ДТП с животными – обязательное условие для разработки мер их предотвращения. В будущем представляется оправданным продолжение накопления всесторонних данных о происходящих ДТП и глубокий анализ взаимодействий в системе “автотранспорт – дикие животные” с учетом динамики социально-экономических факторов и разнообразных форм поведения животных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ И БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках государственного задания № 122021000084-4. Авторы выражают искреннюю признательность сотрудникам и инспекторам Департамента по охране, контролю и регулированию использования животного мира Свердловской области за формирование базы данных по ДТП с дикими животными. Благодарим анонимных рецензентов за труд по рецензированию рукописи и советы по ее улучшению.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
2. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука, 2004. 619 с.
<http://www.mce.biophys.msu.ru/eng/books/publisher32000/book38256/>
3. Хански И. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 340 с.
4. Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A. et al. Biodiversity loss and its impact // Nature. 2012. V. 486. P. 59–67.
<https://doi.org/10.1038/nature11148>
5. Gunson K.E., Mountrakis G., Quackenbush L.J. Spatial wildlife-vehicle collision models: A review of current work and its application to transportation mitigation projects // J. Environ. Manag. 2011. V. 92. № 4. P. 1074–1082.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.027>
6. Jägerbrand A.K., Antonson H. Driving behaviour responses to a moose encounter, automatic speedcamera, wildlife warning sign and radio message determined in a factorial simulator study // Accid. Anal. Preven. 2016. V. 86. P. 229–238.
<https://doi.org/10.1016/j.aap.2015.11.004>
7. Niemi M., Rolandsen C.M., Neumann W. et al. Temporal patterns of moose-vehicle collisions with and without personal injuries // Accid. Anal. Preven. 2017. V. 98. P. 167–173.
<https://doi.org/10.1016/j.aap.2016.09.024>
8. Santos R.A., Mota-Ferreira M., Aguiar L.M. et al. Predicting wildlife road-crossing probability from roadkill data using occupancy-detection models // Sci. Total Environ. 2018. V. 642. P. 629–637.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.06.107>
9. Bartoňíčka T., Andrášik R., Dul'a M. et al. Identification of local factors causing clustering of animal-vehicle collisions // J. Wildl. Manag. 2018. V. 82. № 5. P. 940–947.
<https://doi.org/10.1002/jwmg.21467>
10. Bıl M., Andrášik R., Dul'a M., Sedoník J. On reliable identification of factors influencing wildlife-vehicle collisions along roads // J. Environ. Manag. 2019. V. 237. P. 297–304.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.02.076>
11. Bıl M., Kubeček J., Andrášik R. Ungulate-vehicle collision risk and traffic volume on roads // Eur. J. Wildl. Res. 2020. V. 66. № 59. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s10344-020-01397-8>
12. Pagany R. Wildlife-vehicle collisions – Influencing factors, data collection and research methods // Biol. Conserv. 2020. V. 251. P. 1–26.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108758>
13. Fernández-López J., Blanco-Aguiar J.A., Vicente J. et al. Can we model distribution of population abundance from wildlife-vehicles collision data? // Ecography. 2022. V. 2022. № 5. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1111/ecog.06113>
14. Gurumurthy K.M., Bansal P., Kockelman K.M. et al. Modelling animal-vehicle collision counts across large networks using a bayesian hierarchical model with time-varying parameters // Anal. Methods Accid. Res. 2022. V. 36. P. 1–19.
<https://doi.org/10.1016/j.amar.2022.100231>
15. Krukowicz T., Firlag K., Chrobot P. Spatiotemporal analysis of road crashes with animals in Poland // Sustainability. 2022. V. 14. № 3. P. 1–31.
<https://doi.org/10.3390/su14031253>
16. Perez-Guerra J., Gonzalez-Velez J., Murillo-Escobar J. et al. Prediction of areas with high risk of roadkill wildlife applying maximum entropy approach and environmental features: East Antioquia, Colombia // Landscape and Ecological Engineering. 2024. V. 20. P. 75–88.
<https://doi.org/10.1007/s11355-023-00581-7>
17. Laube P., Ratnaweera N., Wróbel A. et al. Analysing and predicting wildlife-vehicle collision hotspots for the Swiss Road Network // Landscape Ecology. 2023. V. 38. P. 1765–1783.
<https://doi.org/10.1007/s10980-023-01655-5>
18. Ирхина Е.С. Совершенствование системы природоохранных мероприятий на путях миграции лосей (на примере Ленинградской области): Вып. квалификац. работа магистра. СПб: СПбГУ, 2017. 50 с.
<https://core.ac.uk/download/pdf/217180794.pdf>
19. Селезнева А.В., Карав С.В. Решение проблемы дорожно-транспортных происшествий с участием диких животных // Научное обозрение. Педагогические науки. 2019. № 2–3. С. 78–82.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38214494>
20. Бобышев М.В., Чураев А.Ю., Спасик С.Е. Анализ причин дорожно-транспортных происшествий с участием лосей на территории Рузского района Московской области в 2015–2020 гг. // Вестник РГАЗУ. 2020. № 34 (39). С. 20–27.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=44244158>
21. Просеков А.Ю. Анализ дорожно-транспортных происшествий с участием косули и лося в Кузбассе // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: Мат-лы междунар. научно-практич. конф., приуроченной к 120-летию со дня рождения проф. В.Н. Скалона, в рамках XII междунар. научно-практич. конференции “Климат, экология, сельское хозяйство Евразии”. Ч. I. Молодежный, 2023. С. 195–200.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=54065075>

22. Селезнева А.В., Григорьева Т.Ю. Оценка эффективности мероприятий по снижению количества ДТП с участием диких животных // European J. of Natural History. 2020. № 2. Р. 90–95.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42564365>
23. Конева О.В., Демидов Д.В. Состояние аварийности, связанной с наездом автотранспортных средств на диких животных по территории Свердловской области // Научное творчество молодежи – лесному комплексу России: Мат-лы XIX Всероссийской (национальной) научно-технич. конф. студентов и аспирантов. Ответственный за выпуск Малютина Л. В. Екатеринбург, 2023. С. 732–736.
24. Ермолова М.В., Трошина Е.И. Количество дорожно-транспортных происшествий с пострадавшими по субъектам Российской Федерации (Электронный ресурс). <https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/postrad.xls> (дата обращения 30.08.2023).
25. Neumann W., Ericsson G., Dettki H. et al. Difference in spatiotemporal patterns of wildlife road-crossings and wildlife-vehicle collisions // Biol. Conserv. 2012. V. 145. № 1. Р. 70–78.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.10.011>
26. Млекопитающие Свердловской области: Справочник-определитель / В.Н. Большаков и др. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 240 с.
27. Волкова И.Н. Проблемы и перспективы территориальной организации и территориального планирования региональной транспортной системы (на примере Свердловской области) // Вестник Удмуртского ун-та. Сер.: Биология и науки о Земле. 2022. Т. 32. Вып. 2. С. 192–203.
28. Трошина Е.И. Протяженность и характеристики автомобильных дорог общего пользования по субъектам Российской Федерации. https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/prot_avto_dor (дата обращения 30.08.2023).
29. Ермолова М.В., Жукова А.В. Наличие транспортных средств по Российской Федерации.
<https://rosstat.gov.ru/statistics/transport> (дата обращения 30.08.2023).
30. Витрина статистических данных: численность постоянного населения в среднем за год (Электронный ресурс). <https://showdata.gks.ru/report/278930/>
31. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
32. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. <https://www.R-project.org/>. (дата обращения 01.09.2023).
33. Signorell A., Aho K., Alfons A. et al. DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.23.
<https://andrisignorell.github.io/DescTools/> (дата обращения 01.09.2023).
34. Bruinderink Groot G.W.T.A., Hazebroek E. Ungulate traffic collisions in Europe // Conservation Bi-
ology. 1996. V. 10. № 4. Р. 1059–1067.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041059.x>
35. Seiler A. Trends and spatial patterns in ungulate-vehicle collisions in Sweden // Wildl. Biol. 2004. V. 10. № 4. Р. 301–313.
<https://doi.org/10.2981/wlb.2004.036>
36. Cserkecz T., Farkas J. Annual trends in the number of wildlife-vehicle collisions on the main linear transport corridors (highway and railway) of Hungary // North-West. J. Zool. 2015. V.11. № 1. Р. 41–50.
https://biozoojournals.ro/nwjz/content/v11n1/nwjz_141707_Cserkesz.pdf
37. Raymond S., Spencer M., Chadwick E.A. et al. The impact of the COVID-19 lockdowns on wildlife-vehicle collisions in the UK // J. Anim. Ecol. 2023. V. 92. Р. 1244–1255.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13913>
38. Grilo C., Koroleva E., Andrášik R. et al. Roadkill risk and population vulnerability in European birds and mammals // Front. Ecol. Environ. 2020. V. 18. № 6. Р. 323–328. <https://doi.org/10.1002/fee.2216>
39. Raymond S., Schwartz A.L.W., Thomas R.J. et al. Temporal patterns of wildlife roadkill in the UK // PLoS ONE. 2021. V. 16. № 10. Art. e0258083.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0258083>
40. Vance J.A., Smith W.H., Smith G.L. Species composition and temporal patterns of wildlife-vehicle collisions in southwest Virginia, USA // Human-Wildlife Interactions. 2018. V. 12. № 3.
<https://doi.org/10.26077/6a2c-cj16>
41. Lavsund S., Sandegren F. Moose-vehicle relations in Sweden: a review // Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose. 1991. V. 27. Р. 118–126. <https://www.alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/1109>
42. Madsen A.B., Strandgaard H., Prang A. Factors causing traffic killings of roe deer *Capreolus capreolus* in Denmark // Wildl. Biol. 2002. V. 8. № 1. Р. 55–61.
<https://doi.org/10.2981/wlb.2002.008>
43. Putzu N., Bonetto D., Civallero V. et al. Temporal patterns of ungulate-vehicle collisions in a subalpine Italian region // Ital. J. Zool. 2014. V. 81. № 3. Р. 463–470.
<https://doi.org/10.1080/11250003.2014.945974>
44. Grilo C., Bissonette J.A., Santos-Reis M. Spatial-temporal patterns in Mediterranean carnivore road casualties: Consequences for mitigation // Biol. Conserv. 2009. V. 142. № 2. Р. 301–313.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.026>
45. Neumann W., Ericsson G., Dettki H. et al. Difference in spatiotemporal patterns of wildlife road-crossings and wildlife-vehicle collisions // Biol. Conserv. 2012. V. 145. № 1. Р. 70–78.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.10.011>
46. Mastro L.L., Conover M.R., Frey S.N. Factors influencing a motorist's ability to detect deer at night //

- Landsc. Urban Plann. 2010. V. 94. № 3–4. P. 250–254.
<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2009.10.010>
47. Rodgers A.R., Robins P.J. Moose detection distances on highways at night // Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose. 2006. V. 42. P. 75–87.
<https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/389>
48. Vrkljan J., Hozjan D., Barić D. et al. Temporal patterns of vehicle collisions with roe deer and wild boar in the Dinaric Area // Croat. J. For. Eng. 2020. V. 41. № 2. P. 347–358.
<https://hrcak.srce.hr/240283>
49. Psiropoulos J.L., Howe E., Mayer J.J. et. al. Characterization of recent wild pig-vehicle collisions in Georgia, USA // Mamm. Res. 2024. V. 69. P. 131–144.
<https://doi.org/10.1007/s13364-023-00724-z>
50. Печатнова Е.В., Подрезова А.Ю. Выявление основных особенностей аварийности, связанной с наездами на животных // Вестник КемРИПК. 2019. № 1. С. 103–107.
https://www.elibrary.ru/download/elibrary_39158302_44134194.pdf
51. Shepherd B.J., Houck J., Lyon C. On the road again: A study valuing wildlife crossings for wetland mitigation on State Road 40 in Volusia County, Florida // Ecosphere. 2023. V. 14. № 6. Art. e4566.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.4566>
52. Clevenger A.P., Walther N. Factors influencing the effectiveness of wildlife underpasses in Banff National Park, Alberta, Canada // Conserv. Biol. 2000. V. 14. № 1. P. 47–56.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.00099-085.x>
53. Foster M.L., Humphrey S.R. Use of highway underpasses by Florida panthers and other wildlife // Wildl. Soc. Bull. 1995. V. 23. № 1. P. 95–100.
<https://www.jstor.org/stable/3783202>
54. Dodd N.L., Gagnon J.W., Manzo A.L. et. al. Video surveillance to assess highway underpass use by elk in Arizona // J. Wildl. Manag. 2007. V. 71. № 2. P. 637–645.
<https://doi.org/10.2193/2006-340>
55. Mata C., Hervas I., Herranz J. et al. Are motorway wildlife passages worth building? Vertebrate use of road-crossing structures on a Spanish motorway // J. Environ. Manag. 2008. V. 88. № 3. P. 407–415.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2007.03.014>
56. Dodd C.K., Barichivich W.J., Smith L.L. Effectiveness of a barrier wall and culverts in reducing wildlife mortality on a heavily traveled highway in Florida // Biol. Conserv. 2004. V. 118. № 5. P. 619–631.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.011>
57. Romin L.A., Bissonette J.A. Deer-vehicle collisions: status of state monitoring activities and mitigation efforts // Wildl. Soc. Bull. 1996. V. 24. № 2. P. 276–283.
<https://www.jstor.org/stable/3783118>
58. D'Angelo G.J., D'Angelo J.G., Gallagher G.R. et al. Evaluation of wildlife warning reflectors for altering white-tailed deer behavior along roadways // Wildl. Soc. Bull. 2006. V. 34. № 4. P. 1175–1183.
[https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2006\)34\[1175:EOWWRF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[1175:EOWWRF]2.0.CO;2)
59. Huijser M.P., McGowen P., Fuller J. et al. Wildlife-vehicle Collision Reduction Study. Report to U.S. Congress. U.S. Department of Transportation. Federal Highway Administration. 2007. Washington, D.C. p. 232.
<https://wafwa.org/wp-content/uploads/2021/04/2007-Report-to-Congress.pdf>

WILD ANIMALS AND VEHICLES – ANALYSIS OF DEVELOPMENT OF A CONFLICT: CASE OF SVERDLOVSK REGION

N. S. Korytin^{a,*}, N. I. Markov^a, A. K. Kuznetsov^b, I. Ye. Bergman^a

^aInstitute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Russia 620144 Ekaterinburg

^bDepartment for the Protection, Control and Regulation of the Use of Wildlife of the Sverdlovsk Region, Russia 620004 Ekaterinburg

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

Abstract —The dynamics of the number of road accidents with wild animals in the Sverdlovsk region for the period from 2012 to 2022 was analyzed. The species composition of the animals is sharply shifted towards pair-horned ungulates. The increase in the number of collisions with roe deer and moose is faster than the increase in the number of species by an average of 3.1 times. The seasonal peak of incidents occurs in May-July for moose and Siberian roe deer and in October for wild boar. A strong correlation was found between the number of road incidents, roe deer and moose numbers and vehicle density on roads. The rate of increase in animal populations is 31 and 33% (for roe deer and moose, respectively) of the rate of increase in the number of accidents, while the rate of increase in vehicle density on roads is 7.5–9.9%. It is suggested that the impact of animal population growth on the change in the number of accidents is higher than the impact of the change in traffic intensity.

Keywords: Wildlife-vehicle collisions, Siberian roe deer, moose, wild boar, Middle Ural, Sverdlovsk Region

УДК 599.742.41

БИВАРИАНТНОСТЬ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ СОБОЛЯ И ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ: ПОТОК ГЕНОВ ИЛИ ИНТРОГРЕССИЯ?

© 2024 г. В. Г. Монахов^a

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

Поступила в редакцию 08.06.2023 г.

После доработки 25.04.2024 г.

Принята к публикации 26.05.2024 г.

Выполнен сравнительный анализ размерной структуры 24 популяционных группировок соболя и лесной куницы по двум музейным пулам краинометрических данных: первый основан на комплексе из 17 стандартных признаков, а второй – на новом признаком Δ (“дельта”), предложенном нами для определения двух видов по черепу. Каждый пул содержит более 3 тыс. экз. Выявлены три группы признаков: четыре признака, по которым соболь всегда крупнее куницы; пять признаков, по которым куница в любой точке ареала превосходит соболя. Основная группа представлена 7 признаками с особым варьированием: в районах трансгрессии их значения больше у соболя, а в “чистых”, наоборот, – у лесной куницы. В районах гибридизации размерные параметры соболя увеличиваются, а у куницы, наоборот, уменьшаются, приводя к их частичной конвергенции. Каждый вид демонстрирует два варианта размерной структуры – один реализуется в аллопатрических группировках (у соболя размеры меньше), второй наблюдается в районах симпатрии (соболь, наоборот, крупнее), но сближение параметров неабсолютное – статистически значимые различия в размерах между видами сохраняются. Описанный феномен бивариантной размерной структуры, скорее всего, – результат ограниченной интровергессии в зоне симпатрии. Для признака Δ выявлен высокий, превышающий обычные значения в 3–4 раза, уровень межполовых различий: 28% – у куницы и 30.5% – у соболя. Куница по этому измерению превосходит соболя на 33–36%.

Ключевые слова: куница лесная, соболь, межвидовые сравнения, размеры черепа, феногеография, симпатрия, аллопатрия

DOI: 10.31857/S0367059724060069 EDN: VYISFL

Взаимоотношения видов в зонах совместного обитания – интересный и малоизученный аспект экологии. Особенно актуальны такие данные для видов-двойников, сходных по морфологии и образующих при скрещиваниях гибридные вариации. Сказанное в полной мере относится к двум представителям рода *Martes* – соболю и лесной кунице, которые на значительных пространствах Евразии образуют несколько зон наложения ареалов. Соболя и куницу, как имеющих значительное фенотипическое сходство [1, 2], считают видами-двойниками [3, 4]. Оба вида относятся к сестринской группе голарктических *Martes*, в которую входят также американская куница *Martes americana* и японская куница *Martes melampus* [5, 6]. Недавние исследования [7] подтвердили не только фенотипическое сходство, но и генетическую близость этих четырех видов.

Ряд вопросов формирования фенетического облика популяций соболя и лесной куницы Приуралья, зоны трансгрессии ареалов рассмо-

трены в работах [1, 8–10]. В частности, В.Н. Павлинин [1] изучил групповое проявление отдельных фенетических признаков и общих размеров черепа, мехового покрова, бакулума у двух этих видов в ряде районов Урала в сравнении с предыдущими исследованиями. С разной степенью тщательности фенетическую структуру видов изучали многие исследователи [5, 11–18]. Однако напрямую размерные характеристики двух видов никто не сравнивал, преобладал в основном фаунистический уклон. Решая вопрос сравнения характеристик двух видов, нельзя обойтись без межвидовых тестов в уральской зоне их совместного обитания. В связи с экспансиеи в последние десятилетия лесной куницы на восток таких зон может появиться больше, поэтому сравнение двух сестринских видов приобретает дополнительную актуальность. Важность вопросу добавляет и высокое практическое значение соболя и куницы как экспортного пушнопромыслового ресурса фауны России.

Нами был предложен [19] краинометрический признак Δ (расстояние от посторбитального сужения до линии между заглазничными отростками в сагиттальной плоскости), который позволяет хорошо (с точностью 97.5–99%) идентифицировать по черепам лесную куницу и соболя. При такой верификации для каждого черепа определяются величины трех измерений: ширины заглазничного сужения, лицевой длины и признака Δ . В процессе изучения мы обратили внимание на своеобразие формирования любой части черепа в онтогенезе двух видов. В частности, у них зафиксированы противоположные тренды соотношения заглазничной ширины и признака Δ [19, с. 1301].

Настоящая работа посвящена анализу трех измерений черепа [19], однако сравниваются и новые выборки. Основная задача – нахождение специфики варьирования возможно большего числа признаков у двух видов рода *Martes*, для чего дополнительно привлекли сведения из собственных видовых краинометрических баз данных. Кроме того, по результатам измерений пытаемся сравнить размерные параметры представителей двух видов в разных частях ареалов. При дальнейших сравнениях попытаемся выяснить, имеются ли различия в строении фронтальной части черепа (либо других признаков) у соболей и куниц в районах совместного (смешанного) обитания, где возможна их гибридизация, и в “чистых” районах ареала, где нахождение особей другого вида исключено. Исходя из типологической концепции вида за нулевую гипотезу приняли отсутствие фенотипических различий у особей в разных частях ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Краинометрический материал по соболю Баргузинского хребта (53° с.ш., 109° в.д.) и лесной кунице из окрестностей г. Мелеуз Башкортостана (52° с.ш., 56° в.д.), изученный ранее ([19]), в данном исследовании был значительно увеличен. Были привлечены новые выборки этих видов из популяций, которые расположены вдали от уральской зоны трансгрессии из районов, считавшихся взаимно “чистыми” от альтернативного вида. Это были соболи хребтов Сихотэ-Алинь (Красноармейский р-н Приморского края; 45° с.ш., 135° в.д.) и Западный Саян (Курагинский р-н Красноярского края; 54° с.ш., 95° в.д.); бассейнов р. Пур (64° с.ш., 77° в.д.) Пуровского и р. Таз (65° с.ш., 84° в.д.) Красноселькупского районов ЯНАО, а также р. Вах (Нижневартовский р-н ХМАО; 62° с.ш., 81 – 83° в.д.). Выборки лесной куницы собраны на территории Свердловской обл.: Ниж-

не-Сергинского (56° с.ш., 59° в.д.) и Талицкого (57° с.ш., 63° в.д.) р-нов, а также Алтайского края (51 – 53° с.ш., 81 – 85° в.д.). Количество материала по выборкам приведено в табл. 1 и 2, а их расположение – на рис. 1. Вместе с выборками предыдущего исследования ($n = 585$; [19]) они составили объединенный пул ($n = 1570$, в том числе 835 самцов) “чистых” выборок, где обитают зверьки одного из двух видов. Большинство из этих группировок находятся на расстоянии 400 км и более от ближайшего участка границы ареала альтернативного вида (перемещения меченых соболей и куниц на расстояния более 330 км в литературе не описаны). Отдельного комментария заслуживают две популяционные группировки, которые не отвечают данному условию.

В Талицком р-не Свердловской области охотники издавна добывают куниц, за исключением пяти фактов поимок соболей в 2009 и 2014 гг. [20, 21]. В последующие годы подобных случаев не отмечалось. Позднее было проведено генотипирование 14 зверьков из окрестностей г. Талицы – все они оказались куницами, без следов гибридизации [22]. Мы считаем, что куницы в этом районе обитают в “чистых” популяциях.

Другая популяция лесной куницы образовалась при естественном заселении пустовавших угодий Кулундинской степи и ленточных боров в Алтайском крае. К настоящему времени куница населяет и правобережную часть края, и частично Салаирский кряж. На данный момент нет сведений о контактах куницы с соболем, обитающим в Горном Алтае и Кузнецком Алатау [23], чему препятствуют долины рек Кондома, Чумыш, Бенжерек.

В качестве тестовых привлекли выборки двух видов из ряда районов Приуралья, где возможны случайные заходы другого вида, а также из тех, где виды обитают совместно. Выборки соболя были получены из Свердловской области: Ивдельский (61° с.ш., 61° в.д.) и Таборинский (58° с.ш., 65° в.д.) районы; Ямalo-Ненецкого и Ханты-Мансийского АО: Березовский (Ятрия, 62° с.ш., 64° в.д.), Кондинский (60° с.ш., 66° в.д.), Сургутский (Юган, 60° с.ш., 75° в.д.) районы; Тюменской области: Уватский район (59° с.ш., 70 – 72° в.д.). Выборки лесной куницы происходили из Пермского края: Красновишерский (Вишера, 61° с.ш., 59° в.д.) и Кунгурский (57° с.ш., 57° в.д.) районы; Свердловской области: Шалинский (57° с.ш., 59° в.д.), Ирбитский (57.6° с.ш., 62.7° в.д.) и Тавдинский (58° с.ш., 65° в.д.) районы, окрестности городов Невьянск, Н. Тагил, Кушва, Верхотурье (Урал,

58° с.ш., 60° в.д.); Тюменской обл.: Уватский (59° с.ш., 68° в.д.) и Тобольский (58° с.ш., 67.6° в.д.) районы. Суммарно они составили пул выборок ($n = 2078$, см. табл. 1 и 2, рис. 1), где два вида могут контактировать либо обитают совместно.

Коллекционный материал в итоге составил 3648 экз.: 2347 экз. соболя (в том числе 1156 самцов) и 1301 экз. лесной куницы (включая 699 самцов), хранится в музее ИЭРиЖ УрО РАН. Исходная номенклатура образцов музейная. Другой исследуемый здесь пул данных для локалитетов, описанных выше (за исключением двух по кунице, по которым не удалось найти репрезентативных выборок – Вишера и Тавда), привлечен из собственных видовых баз данных по 17 краинометрическим признакам двух модельных видов *Martes*. Объем этого пула данных

составил 3087 животных – 2349 экз. (1253 самца) соболей и 738 экз. куниц (415 самцов, см. табл. 1 и 2). В качестве размерных характеристик зверьков из изученных популяционных группировок в табл. 1 и 2 приводятся средневыборочные значения КБД и признака Δ . Расчеты средних значений всех 17 признаков для каждого из вариантов размерной структуры видов приведены в Приложении (табл. S1 и S2).

Измерения всех признаков выполнены штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, признака Δ – по методу, описанному в работе [19]. Общеупотребительные признаки брали только со взрослых животных. Возраст определяли согласно методике В.В. Тимофеева и В.Н. Надеева [24] по расположению височных линий и сформированности сагиттального гребня. Описательные статистики

Таблица 1. Состав изученных выборок лесной куницы и их краинометрические характеристики по локалитетам

№ выборки	Самцы			Самки		
	<i>n</i>	КБД (<i>n</i> = 415)	Δ (<i>n</i> = 699)	<i>n</i>	КБД (<i>n</i> = 323)	Δ (<i>n</i> = 602)
		$X \pm SE/min-max$	$X \pm SE/min-max$		$X \pm SE/min-max$	$X \pm SE/min-max$
1. Мелеуз	53/148	81.98 ± 0.17/ 79.2–85.2	8.64 ± 0.08/ 6.4–11.3	37/147	75.25 ± 0.24/ 71.8–78.3	6.81 ± 0.07/ 5.0–10.2
2. Талица	22/104	83.13 ± 0.32/ 79.3–85.6	8.48 ± 0.11/ 6.1–11.3	18/93	76.85 ± 0.39/ 73.8–79.9	6.62 ± 0.09/ 4.5–9.2
3. Нижние Серги	35/49	82.02 ± 0.24/ 78.5–84.1	7.89 ± 0.15/ 6.3–10.8	17/28	74.45 ± 0.22/ 73.2–76.0	6.31 ± 0.14/ 5.0–8.1
4. Алтай	114/84	84.57 ± 0.14/ 81.6–89.1	9.95 ± 0.11/ 7.5–12.3	84/50	77.50 ± 0.16/ 72.3–81.9	7.92 ± 0.13/ 6.0–10.0
5. Урал	21/31	82.76 ± 0.48/ 79.4–86.3	8.12 ± 0.19/ 5.9–9.8	16/19	76.45 ± 0.42/ 73.4–79.6	6.19 ± 0.19/ 4.3–8.2
6. Ирбит	26/65	82.98 ± 0.41/ 76.8–87.2	8.35 ± 0.12/ 6.2–10.7	25/71	77.14 ± 0.27/ 73.7–79.5	6.59 ± 0.11/ 4.2–9.1
7. Тобол	23/27	82.93 ± 0.37/ 79.8–86.8	8.31 ± 0.26/ 5.3–10.8	26/33	76.92 ± 0.33/ 73.1–80.2	6.77 ± 0.16/ 4.7–8.7
8. Шаля	49/76	80.62 ± 0.26/ 77.3–85.0	7.84 ± 0.11/ 5.9–10.5	47/79	74.75 ± 0.28/ 70.7–78.6	6.32 ± 0.10/ 4.3–8.2
9. Кунгур	32/32	80.42 ± 0.27/ 77.9–85.6	7.97 ± 0.14/ 6.1–9.3	23/18	73.77 ± 0.44/ 70.8–78.7	6.49 ± 0.23/ 4.4–7.9
10. Вишера	–/15	н.д.	7.87 ± 0.34/ 5.5–10.8	–/13	н.д.	6.34 ± 0.24/ 4.8–7.6
11. Тавда	–/11	н.д.	7.71 ± 0.40/ 4.5–9.1	–/14	н.д.	6.57 ± 0.34/ 4.6–9.1
12. Уват	40/57	85.44 ± 0.30/ 82.4–89.1	8.65 ± 0.18/ 5.7–11.1	30/37	78.90 ± 0.44/ 74.6–86.8	6.82 ± 0.19/ 4.0–8.8
Итого		82.96 ± 0.11/ 76.8–89.1	8.39 ± 0.05/ 4.5–12.2		76.38 ± 0.13/ 70.7–86.8	6.65 ± 0.04/ 4.2–10.2

Примечание. н.д. – нет данных. Здесь и далее: КБД – кондилобазальная длина черепа; курсивом выделены аллопатрические районы. В колонке «*n*» в числителе объем пробы для КБД (*n* = 738), в знаменателе – для признака Δ (*n* = 1301)

Таблица 2. Состав изученных выборок соболя и их краниометрические характеристики по локалитетам

№ выборки	Самцы			Самки		
	n	КБД (n = 1253)	Δ (n = 1156)	n	КБД (n = 1096)	Δ (n = 1191)
		X ± SE /min–max	X ± SE /min–max		X ± SE /min–max	X ± SE /min–max
13. Баргузин	96/133	80.73 ± 0.17/ 73.9–85.2	5.31 ± 0.07/ 3.00–8.30	99/157	73.96 ± 0.17/ 69.1–78.3	4.10 ± 0.05/ 2.50–6.10
14. Сихотэ-Алинь	193/47	77.82 ± 0.12/ 73.8–82.1	5.91 ± 0.12/ 3.80–7.50	153/38	71.36 ± 0.12/ 68.6–75.8	4.39 ± 0.09/ 3.30–5.50
15. Западные Саяны	191/171	81.82 ± 0.13/ 76.9–86.6	6.01 ± 0.08/ 3.60–9.10	162/127	74.77 ± 0.12/ 70.2–78.9	4.61 ± 0.07/ 2.40–6.80
16. Пур	20/11	84.09 ± 0.34/ 81.3–86.5	7.13 ± 0.16/ 6.1–8.0	15/10	78.25 ± 0.37/ 75.8–80.5	5.41 ± 0.17/ 4.60–6.50
17. Вах	205/45	82.56 ± 0.12/ 78.1–86.9	6.23 ± 0.15/ 4.5–8.7	159/49	75.61 ± 0.14/ 71.1–79.8	4.73 ± 0.10/ 3.50–6.50
18. Таз	41/43	83.45 ± 0.28/ 79.4–86.9	6.95 ± 0.14/ 5.00–10.40	31/36	75.95 ± 0.20/ 74.0–78.6	5.28 ± 0.14/ 3.90–7.00
19. Ивдель	53/32	85.74 ± 0.18/ 80.2–89.6	6.60 ± 0.18/ 4.6–9.3	46/31	78.59 ± 0.16/ 73.1–83.4	5.05 ± 0.17/ 3.00–7.30
20. Конда	52/20	85.98 ± 0.24/ 79.6–90.0	7.77 ± 0.25/ 5.3–10.2	52/8	78.85 ± 0.23/ 73.7–82.0	6.15 ± 0.25/ 4.90–7.30
21. Табор	33/48	85.90 ± 0.42/ 80.9–91.9	7.21 ± 0.19/ 4.9–10.4	28/36	77.95 ± 0.39/ 72.9–81.5	5.68 ± 0.17/ 4.00–7.80
22. Ятрия	25/37	85.32 ± 0.32/ 82.3–88.9	6.71 ± 0.21/ 4.20–9.20	27/31	78.21 ± 0.34/ 73.9–81.2	5.36 ± 0.14/ 3.50–6.80
23. Уват	183/389	84.78 ± 0.14/ 77.6–90.3	6.60 ± 0.06/ 4.0–10.0	163/435	77.72 ± 0.11/ 73.4–81.6	5.04 ± 0.04/ 2.9–8.3
24. Юган	161/180	84.45 ± 0.14/ 75.9–88.5	6.48 ± 0.08/ 4.1–10.6	161/233	77.47 ± 0.13/ 72.6–84.2	5.03 ± 0.05/ 3.3–7.2
Итого		82.78 ± 0.09/ 73.8–91.6	6.37 ± 0.04/ 3.0–10.6		75.97 ± 0.08/ 68.6–84.2	4.88 ± 0.02/ 2.4–8.3

Примечание. В колонке «n» в числителе объем пробы для КБД (n = 2349), в знаменателе – для признака Δ (n = 2347).

получены в пакете Microsoft Works 9. Статистические сравнения выборочных средних выполнены с применением критерия Стьюдента [25], при котором число степеней свободы определяется по формуле:

$$k = N_1 + N_2 - 2,$$

где N_1 и N_2 – объемы сравниваемых выборок. Для выявления общих тенденций и закономерностей динамики, а также межгрупповых сравнений по пулу из 17 признаков использовали значение первой главной компоненты (1ГК) факторного анализа (пакет Statistica 8).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вначале были изучены данные по комплексу краниометрических признаков двух видов. Провели процедуры факторного анализа для всего комплекса

из 17 признаков для самцов и самок. По результатам расчетов выявили, что 1ГК значимо коррелирует со всеми 17 признаками и включает 88.1% объясняемой дисперсии, а 2ГК – лишь 7.9% (табл. 3). Таким образом, для характеристики общих размеров животных в группировках мы были вправе использовать собственное значение (factor score) 1ГК для самцов и самок [26]. Полученные значения 1ГК дают представление об общих размерах черепа во всех изученных выборках (табл. 4). Ожидаемо, что наименьшие размеры свойственны соболю Сихотэ-Алиня и куница Кунгура, а самыми крупными являются соболя Конды и Таборинского р-на и куницы Увата и Алтая. Часть признаков имеют в 1ГК нагрузки менее 0.9 – это длина слухового барабана (8), наибольшая ширина черепа (10), ширина хоан (12) и ширина слухового барабана (15). Признаки 8 и 15 также имеют высокие факторные нагрузки во 2ГК.

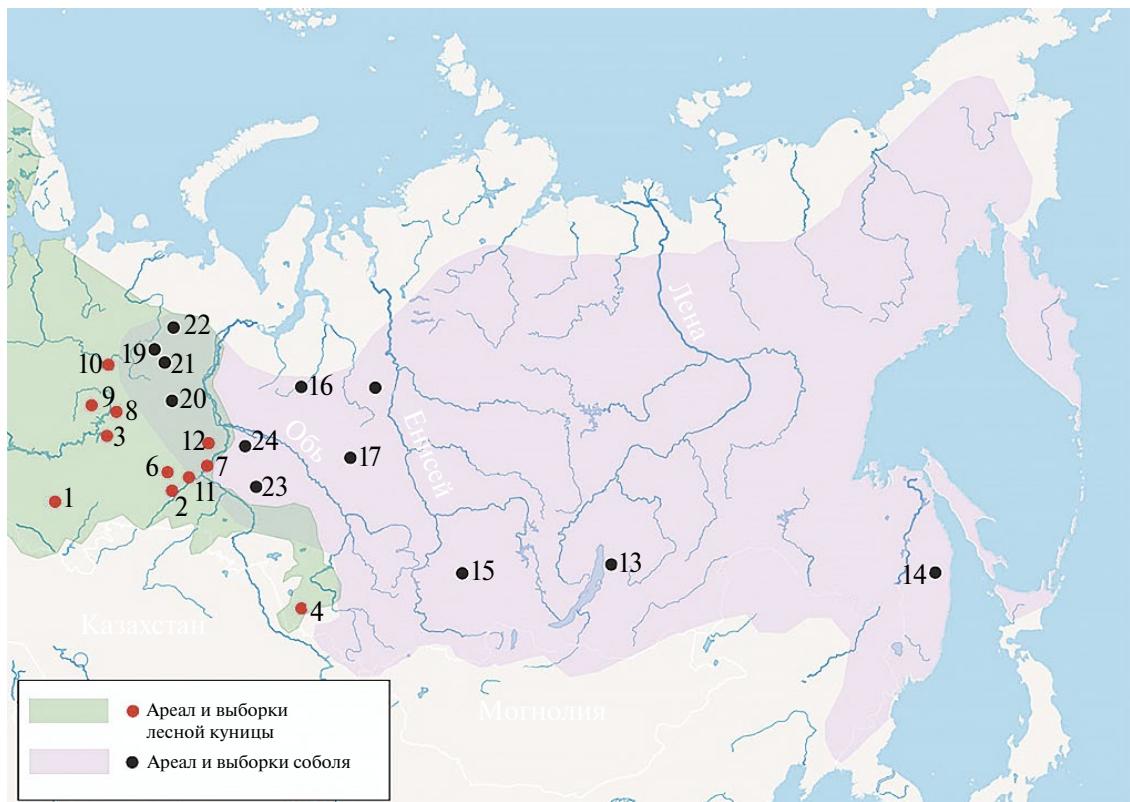


Рис. 1. Происхождение изученных выборок лесной куницы и соболя (схема – по: <https://www.iucnredlist.org/>). Номера выборок указаны в табл. 1 и 2.

На основании полученных данных можно ответить на следующий вопрос: какой из этих видов имеет более крупные размеры? Анализ средних характеристик по 17 признакам позволяет заключить, что самцы куницы крупнее по 9 признакам, самцы соболя – по 4, а по 4 признакам различия незначимы, по самкам – 12, 4 и 1 признаки соответственно (см. табл. 3). Соболь больше по следующим признакам: длина и ширина *bullae*, ширина мозговой капсулы и ширина мышцелков (признаки 8, 9, 11, 15). Обращает на себя внимание тот факт, что наибольшие различия (1.7–1.8 мм) в абсолютном выражении (см. табл. 3) фиксируются по признаку лицевой длины (5), немного уступает ему признак 6 (длина зубного ряда, 1.3–1.4 мм). Довольно сильны, около 1 мм, различия в пользу куницы в длине ряда коренных (7) и высоте в области межглазничного сужения (17).

Далее были проведены сопоставления средних размерных характеристик между группами “чистых” популяций (см. табл. 4) и из районов совместного обитания двух видов. Заметим, что на разделение ареала на участки по факту совместного или раздельного обитания соболя и куницы указывал еще В.Н. Павлинин [1] и привел ряд примеров нахождения признаков соболя у куниц из “чистых” районов обитания. Выявленные нами средние значения признаков показали, что в “чи-

стых” местообитаниях присутствуют мелкие соболи и крупные куницы, а в районах гибридизации, наоборот, мелкие куницы и крупные соболи.

Для выявления более подробной картины размерных соотношений рассмотрели значения каждого из 17 признаков в этих группировках. На рис. 2 представлены выявленные различия между одинаковыми половыми группами в указанных местообитаниях двух видов. Во всех случаях разности оказались статистически значимыми ($p < 0.01$), за исключением трех случаев, когда различия были близки к 0 (эти точки помечены на рис. 2 знаком «х», $p > 0.05$). Основная масса признаков в “чистых” и гибридных группировках проявляет противоположное варьирование (см. рис. 2), однако по промерам 5–7, 12, 17 куница превосходит соболя во всех сравнениях, а по признакам 8 и 15, наоборот, уступает.

Затем особенности размерной структуры двух видов были более подробно рассмотрены на примере 24 локалитетов с анализом трех параметров: лицевой длины, заглазничной ширины и признака Δ ($n = 3648$). Варьирование последнего признака у самцов и самок в изученных группировках отражено в табл. 1 и 2. Средние величины этого признака у куницы значительно превосходят показатели

Таблица 3. Факторные нагрузки ГК и различия в размерах черепа между соболем и лесной куницей

Краниометрические признаки	Факторные нагрузки		Различия между соболем и куницей, мм	
	1ГК	2ГК	между самцами	между самками
1. Основная длина	-0.993	-0.060	-0.30**	-0.62
2. Кондилобазальная длина	-0.992	-0.067	-0.18*	-0.42
3. Наибольшая длина	-0.995	-0.027	-0.58	-0.90
4. Длина мозговой части	-0.993	-0.072	-0.11*	0.01*
5. Лицевая длина	-0.917	0.353	-1.76	-1.82
6. Длина зубного ряда	-0.951	0.295	-1.41	-1.37
7. Длина ряда коренных зубов	-0.942	0.300	-0.98	-0.99
8. Длина слухового барабана	-0.852	-0.484	0.67	0.37
9. Ширина мозговой капсулы	-0.967	-0.129	0.18	0.15**
10. Наибольшая (мastoидная) ширина	-0.895	-0.237	0.02*	-0.19**
11. Ширина мышцелков	-0.935	-0.285	0.35	0.12
12. Ширина хоан	-0.884	0.388	-0.32	-0.34
13. Ширина между скуловыми отверстиями	-0.990	-0.049	-0.08*	-0.12
14. Ширина резцов	-0.940	0.235	-0.28	-0.32
15. Ширина слухового барабана	-0.787	-0.589	0.47	0.36
16. Наибольшая высота черепа	-0.955	0.029	-0.33	-0.30
17. Высота в области межглазничного сужения	-0.937	0.293	-0.96	-0.93

Примечание. Уровни значимости различий: * $p > 0.05$; ** $p < 0.05$; полужирный курсив – $p < 0.01$.

Таблица 4. Значения 1ГК для самцов и самок соболя и лесной куницы

<i>Martes zibellina</i>	Самцы	Самки	<i>Martes martes</i>	Самцы	Самки
Баргузин	0.28	-1.48	Мелеуз	0.79	-1.00
Сихотэ-Алинь	-0.39	-2.15	Талица	0.96	-0.69
Западные Саяны	0.65	-1.19	Нижние Серги	0.66	-1.11
Пур	1.05	-0.69	Алтай	1.50	-0.35
Vax	0.69	-1.07	Урал	0.68	-0.78
Taz	0.77	-1.10	Ирбит	0.82	-0.69
Ивдель	1.35	-0.50	Тобол	0.80	-0.79
Конда	1.54	-0.32	Шаля	0.31	-1.22
Таборы	1.56	-0.47	Кунгур	0.22	-1.46
Ятрия	1.26	-0.50	Уват	1.40	-0.30
Уват	1.21	-0.64			
Юган	1.12	-0.75			

соболя: у самцов – на 31.7%, а у самок – на 36.3%. По материалам предыдущей работы [19] в “чистых” группировках эти различия в пользу куницы были еще значительнее: 53.3% – у самцов и 62% – у самок. В табл. 5 приведены видовые средние для самцов и самок (по материалам данного сообщения) межполовые различия по признаку Δ : у куницы – 28%, у соболя – 30.5%. Во всех случаях показатели куницы значимо превосходят параметры для соболя ($p < 0.00001$). Выявлены различия в размерах

соболя и куницы в “чистых” и гибридных районах ареала – диаграммы рассеяния (рис. 3) для двух признаков наглядно демонстрируют сближение параметров размерной структуры между соболем и лесной куницей в районах трансгрессии.

ОБСУЖДЕНИЕ

Оба вида в пределах своих ареалов показывают значительную изменчивость в размерах, поэтому

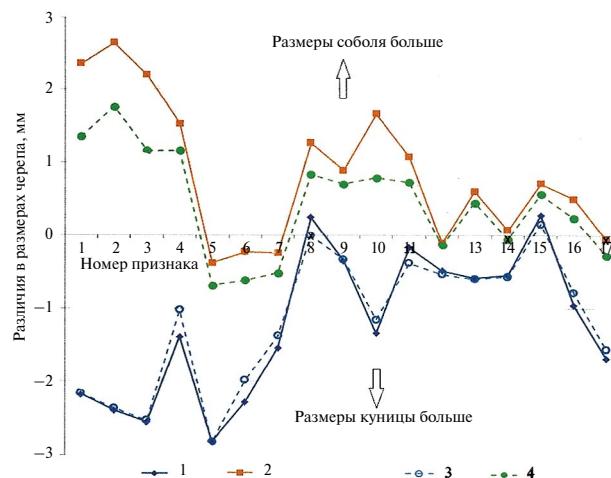


Рис. 2. Различия между соболем и лесной куницей в “чистых” (1, 3) и районах трансгрессии (2, 4) группировках видов по 17 краинометрическим признакам: 1, 2 – самцы; 3, 4 – самки.

не лишним считаем уточнить – кто же крупнее: соболь или куница? По литературным данным [27], средневыборочные показатели КБД в ареале соболя варьируют от 77.82 мм на хр. Сихотэ-Алинь до 88.25 мм на Алтае, а у лесной куницы – от 80.42 мм в Пермском крае [28] до 88.00 мм на юге Швеции [15] и 87.8 мм на о-ве Мальборка [29]. На территории России самая крупная кавказская – у самцов КБД равна 85.47 мм [30]. По нашим неопубликованным данным, КБД ($X \pm SE$) самцов лесной куницы России 82.41 ± 0.08 мм (взрослые животные, $n = 795$), самок – 75.92 ± 0.08 мм ($n = 661$), соболя – 82.77 ± 0.04 мм ($n = 4839$) и 75.79 ± 0.04 мм ($n = 4306$) соответственно. Изученные в настоящей работе выборки обоих видов можно по размерам

отнести к мелким и средним животным, поскольку они не достигают максимальных параметров, зафиксированных для этих видов.

При составлении таксономических сводок и определителей [5, 12–14, 16, 17, 24, 27, 31–36], межвидовых сравнениях с каменной куницей [15, 18, 30, 37] и гибридом кидасом [8, 38] или при изучении внутривидовой изменчивости [29, 39–44] исследователи рассматривали размеры соболя и лесной куницы по отдельности, никто не сравнивал их между собой. Ближе всех к этому вопросу подошел В.Н. Павлинин [1], который изучал комплекс признаков соболя и лесной куницы в связи с проблемой гибридизации. В частности, выборку из 17 кидасов он сравнил с выборками тобольского соболя и шалинскими, князепетровскими, башкирскими и тобольскими куницами [1, с. 63–65] по 7 промерам черепа. По этим данным можно заключить, что соболь крупнее куниц, а самая мелкая из них – шалинская. Также он пришел к заключению, что размеры кидаса крупнее, чем куницы, и приближаются к размерам соболя [1].

Подобные сведения для печорских *Martes* приводит Н.М. Полежаев ($n = 57$, [17]) в обзоре фауны млекопитающих Республики Коми. Согласно его данным, по большинству размерных признаков самым крупным является соболь, а самым мелким – куница, кидас занимает промежуточное положение. Выводы обоих авторов похожи, однако первый из них располагал более значительными выборками (около 250 экз.). Эти исследователи не подтвердили бытовавшее мнение, что кидас

Таблица 5. Средние величины трех краинометрических признаков у лесной куницы и соболя, мм

Признак	Лесная куница ($n = 1301$)		Соболь ($n = 2347$)	
	Самцы ($n = 699$)	Самки ($n = 602$)	Самцы ($n = 1156$)	Самки ($n = 1191$)
	$X \pm SE /$ min–max			
Δ	$8.51 \pm 0.05 /$ 4.5–12.3	$6.65 \pm 0.04 /$ 4.0–10.2	$6.37 \pm 0.04 /$ 3.0–10.6	$4.88 \pm 0.02 /$ 2.4–8.3
Заглазничная ширина	$18.34 \pm 0.05 /$ 13.0–22.2	$17.54 \pm 0.05 /$ 13.6–20.7	$16.18 \pm 0.04 /$ 11.8–19.6	$15.80 \pm 0.04 /$ 11.0–19.3
Лицевая длина	$37.27 \pm 0.05 /$ 33.4–41.4	$34.15 \pm 0.05 /$ 30.4–39.3	$36.00 \pm 0.04 /$ 29.6–40.4	$32.79 \pm 0.04 /$ 28.5–39.2
Районы аллопатрии ($n = 1544$)				
Δ	8.79 ± 0.06	6.78 ± 0.05	5.93 ± 0.05	4.49 ± 0.04
Лицевая длина	37.44 ± 0.06	34.31 ± 0.07	35.04 ± 0.07	31.86 ± 0.07
Районы симпатрии ($n = 2078$)				
Δ	8.17 ± 0.06	6.52 ± 0.06	6.65 ± 0.04	5.09 ± 0.03
Лицевая длина	37.05 ± 0.07	34.00 ± 0.07	36.62 ± 0.05	33.30 ± 0.04

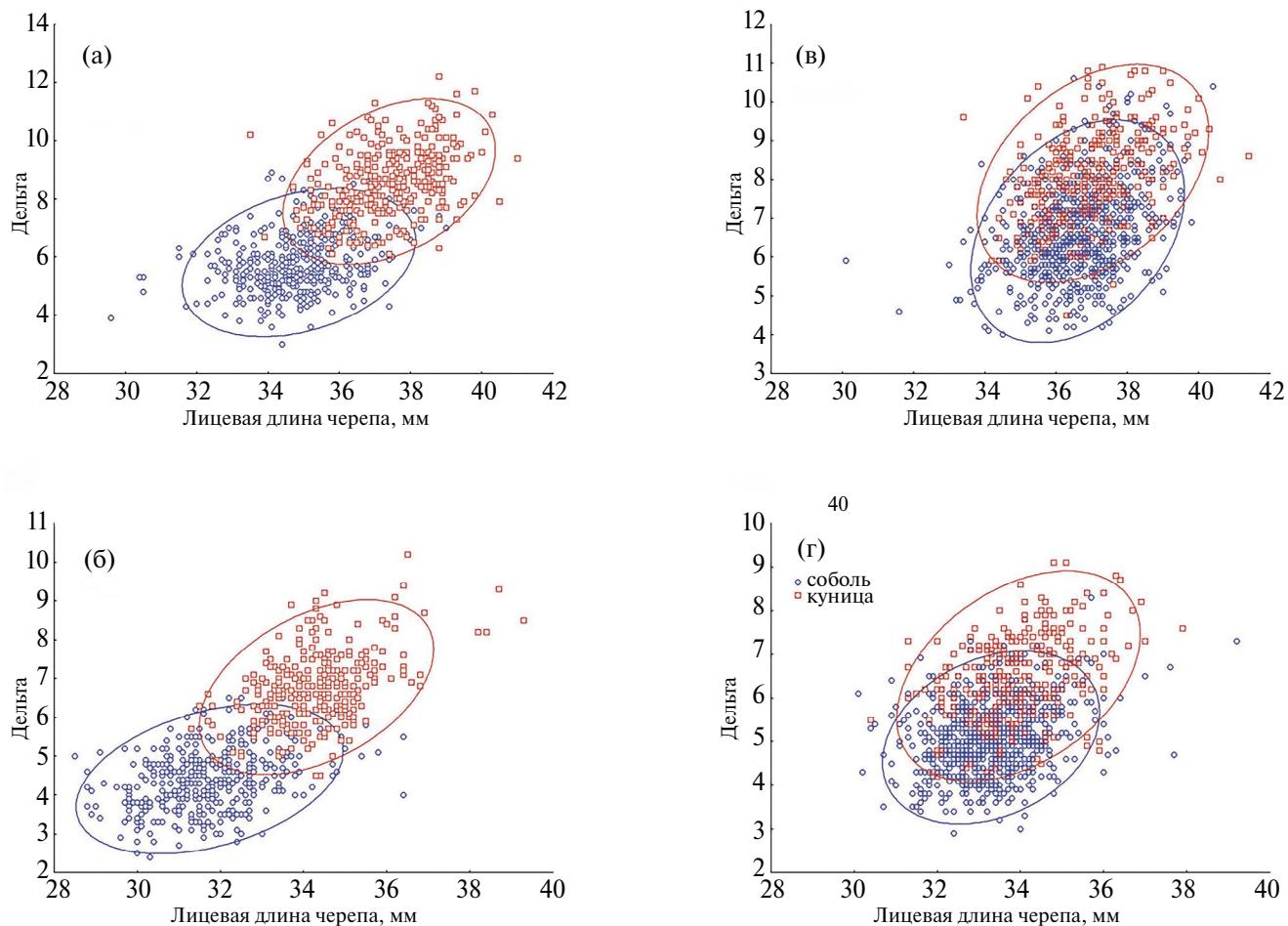


Рис. 3. Размеры (мм) самцов (а, в) и самок (б, г) соболя и лесной куницы в “чистых” (слева) районах и районах трансгрессии (справа) ареалов. Чёрные точки – центроиды, эллипсами обозначен 90%-ный доверительный интервал.

крупнее куницы и соболя. На примере этого же района ареала, окрестностей Печоро-Илычского заповедника, Л.С. Пишулина с соавт. [45] провели анализ размеров 83 экз. соболя, лесной куницы и кидаса с использованием 40 краинометрических признаков и многомерной статистики. В целом их результаты подтвердили выводы предыдущих авторов о том, что гибридная группа занимает промежуточное положение между исходными видовыми.

По итогам анализа 3087 экз. животных получены результаты, подводящие к интересным и даже неожиданным выводам. Так, по итогам анализа пул данных по 17 краинометрическим признакам мы обратили внимание на величины факторных нагрузок для каждого из них. Основная масса признаков (1–7, 9, 11, 13, 14, 16, 17) имеют факторные нагрузки выше 0.9, но варьируют по-разному. В гибридных районах признаки 1–4, 11, 13, 16 имеют большие значения у соболя, а в “чистых” – наоборот, у лесной куницы (см. табл. 3,

рис. 2), причем во всех случаях с высоким уровнем статистической значимости ($p < 0.00001$). По двум признакам (ширина мозговой капсулы и ширина мышцелков – 9 и 11) соболь превосходит куницу (см. табл. 3), а по двум признакам куница уступает соболю – это длина и ширина слухового барабана (8 и 15). Они характеризуются наименьшими факторными нагрузками на 1ГК, но проявляются в 2ГК с $r \approx 0.5$. Напомним, что величина и расположение слуховых барабанов – один из диагностических признаков при разделении лесной куницы и соболя [44], значит, наши результаты согласуются с предшествующими знаниями.

Также обратим внимание на группу признаков, которые представлены во 2ГК с нагрузками 0.2–0.4, – признаки 5–7, 12, 17. Оказалось, что это параметры, по которым, наоборот, куница в любой точке ареала превосходит соболя (см. табл. 3, рис. 2). Более того, эти признаки являются характеристиками размеров верхней челюсти и лобно-межглазничного отдела во всех

трех плоскостях черепа. Этот неожиданный факт подтверждается тем, что именно по данным параметрам черепа, за исключением ширины хоан, виды довольно хорошо дифференцированы и демонстрируют наибольшие абсолютные различия (1–2 мм, см. табл. 3, рис. 2) с высокими уровнями статистической значимости ($p < 0.00001$). Отметим, что эти результаты подтвердили вывод С.Л. Пищулиной с соавт. [45] касательно двух признаков, морфологически дифференцирующих куницу и соболя,— длина ряда коренных (5) и высота в области межглазничного сужения (17). Для других признаков, общих в указанном выше и нашем исследовании (2, 4 и 10), диагностическая значимость не подтвердилась. Заметим, что признак 4 (а соответственно и признак 5) мы измеряли по методике В.В. Тимофеева и В.Н. Надеева [24], а С.Л. Пищулина с соавт. [45] — по Г.А. Новикову [46].

Внутри зоны трансгрессии и вне ее видны различные соотношения размерных характеристик двух видов по интегральному показателю, значению 1ГК, что иллюстрирует рис. 4: в районах гибридизации размерные параметры соболя увеличиваются, а куницы, наоборот, уменьшаются, т.е. в районах совместного обитания происходит усреднение сближение размерной структуры двух видов. Налицо эффект конвергенции показателей, ранее уже продемонстрированный диаграммой на рис. 3.

Анализ размерных соотношений двух видов *Martes* мы продолжили на примере трех признаков, включая новый промер Δ . Средневидовые значения признаков из табл. 5 позволяют оценить межполовые различия (половой диморфизм) у двух видов. Оказалось, что по лицевой длине самцы крупнее самок на 9–10%. Нормальное соотноше-

ние размеров между полами характерно как для куницы [40], так и для соболя [47], однако по признаку Δ превышение самцов над самками в разы выше: у куницы — 28%, у соболя — 30.5%. В нашем предыдущем исследовании этих признаков [19] подобные показатели были примерно такими же: у куницы — 21.1–25.8%, у соболя — 28–28.8% по признаку Δ и от 6.2 до 9.8% по лицевой длине. Можно заключить, что формирование любой конструкции в онтогенезе соболя и куницы проходит по-разному.

Если вычислить межвидовые различия по каждому из признаков табл. 5 (между однополыми выборками), то получим еще большие разности: куница превосходит соболя по признаку Δ на 1.77–2.14 мм (32.2–36.3%). Аналогичные межвидовые разности фиксируются по заглазничной ширине (11–12%) и лицевой длине (3.7–4.1%), т.е. проявляются более умеренно, но в пользу куницы, что позволяет говорить о различных закономерностях в индивидуальном развитии и формировании лицевого отдела черепа у куницы и соболя. Эти различия, видимо, также лежат в основе процессов, приводящих к дифференцировке размерной структуры (они отражены на рис. 3 и 4). В районах раздельного обитания такие процессы действуют в полную силу: разница между видами достигает по лицевой длине 2.4–2.45 мм, по признаку — 2.29–2.85 мм. В районах совместного обитания различия значительно меньше — 0.43–0.7 мм и 1.43–1.52 мм соответственно. Снова приходим к заключению об эффекте конвергенции размерной структуры в районах трансгрессии ареалов двух видов и заметном ее расхождении в районах, свободных от альтернативного вида, которую не смог ранее обнаружить Н.Н. Граков [48, 49].

Таким образом, можно сделать вывод о существовании двух вариантов размерной структуры у каждого из изученных видов. Один вариант реализуется в аллопатрических популяционных группировках при отсутствии альтернативного вида: а₁) соболь демонстрирует мелкие общие размеры (в евклидовой метрике, min/Me/max): самцы 0.39/0.33/1.05, самки —2.15/—1.42/—0.69; б₁) лесная куница крупнее —0.66/1.08/1.50 и —1.11/—0.78/—0.35 соответственно (средние величины см. рис. 4). Второй вариант наблюдается в районах симпатрии, где виды обитают совместно: а₂) соболь: самцы 1.12/1.39/1.56, самки —0.75/—0.54/—0.32; б₂) куница: самцы 0.22/0.81/1.40; самки —1.46/—0.88/—0.30. По вариантам а₁ и б₁ куница превосходит соболя по медиане на 0.64–0.75, по вариантам а₂ и б₂ соболь крупнее куницы на 0.34–0.58.

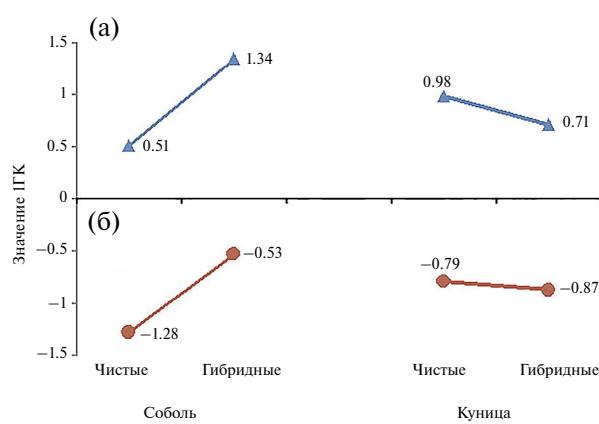


Рис. 4. Средние значения 1ГК для самцов (а) и самок (б) соболя и лесной куницы в “чистых” районах и районах трансгрессии ареалов.

Расчеты средних значений 17 признаков для каждого из вариантов размерной структуры видов приведены в Приложении (см. табл. S1 и S2). Согласно этим данным, кондилобазальная длина самцов по вариантам составила ($X \pm SE$, мм): $a_1 - 81.02 \pm 0.10$ и $b_1 - 83.42 \pm 0.13$, $a_2 - 85.07 \pm 0.08$ и $b_2 - 82.43 \pm 0.19$. По всем 17 признакам у самцов и самок соболь в гибридных районах был значимо крупнее, чем в "чистых" ($p < 0.00001$). Куница же, наоборот, в "чистых" районах значимо крупнее, чем в гибридных: по самцам в 15 сравнениях $p < 0.00001$, в одном $p = 0.013$, по самкам в 7 случаях высоко значимо ($p < 0.00001$), в двух $p < 0.01$ и в двух $p < 0.05$, т.е. сближение фенооблика (размеров) все-таки не абсолютное – статистически значимые различия в размерах между видами сохраняются.

В результате чего образовалась такая бивариантность размерной структуры у этих модельных видов? Возможна ли разнонаправленная коррекция размеров животных в районах трансгрессии (увеличение у соболя и уменьшение у куницы)? Соболь и лесная куница известны как виды давно [11, 35, 50, 51]. Однако при описаниях соболя упоминался и гибрид с куницей – кидас, которого считали более крупной формой, чем два исходных вида, и существование которого отрицал В.Н. Павлинин [1], возможно, из-за его относительной редкости в добыче охотников. Ранее исследователи [8, 17, 38, 45] отмечали слабую морфологическую дифференцированность кидаса и в сумме общую "промежуточность" его фенооблика.

Некоторые авторы считают соболя и лесную куницу конспецификами [3, 4]. Исходя из этой посылки, скрещивание таких форм должно происходить беспрепятственно, с прямым обменом генами между ними в давно существующих зонах наложения ареалов. Тогда в них и соседних с ними районах не должно существовать подвидовых группировок, имеющих значительные различия в фенотипе, в частности в размерах черепа. К тому же в результате опытов скрещивания как на заре соболеводства [52], так и в 1970-х гг. [48] установлено, что гибридизация лесной куницы и соболя весьма затруднена. Об этом свидетельствует и сравнительная редкость добычи гибридных особей охотниками, что признавал не только В.Н. Павлинин [1], но и Н.Н. Граков [53].

Реальное существование кидаса доказано не только опытами по скрещиванию, но и генетическими методами [22, 54, 55] путем анализа микросателлитных локусов яДНК. Гибридные особи этими авторами обнаружены также среди

животных, исходно считавшихся "нормальными" видами. Главным выводом здесь стало существование в зоне симпатрии ограниченной генетической интроверсии. Н.Н. Граков [49] считал, что даже существование гибридов второго поколения купируется процессами репродуктивной изоляции: самки гибридов плодовиты, но приносят приплод только от куницы-самца. Поэтому экспансия куницы на восток, в область распространения соболя, маловероятна. В зонах симпатрии могут наблюаться, кроме типичных, и переходные экологические формы животных, причем последние могут быть как сильно дивергированными, с четкими отличиями, так и промежуточными [56, 57], в разном их сочетании, как в случае кидаса.

Видовая самостоятельность, наблюдаемая у двух модельных видов *Martes*, кроме репродуктивной изоляции, может проявляться также и при подборе пар [58], как, например, в известном случае с черной и серой воронами [59]. Еще один похожий пример демонстрирует кабарга [60], образуя зону симпатрии между сибирским и расширявшим ареал дальневосточным подвидами, где гибридные особи имеют средние размеры черепа по отношению к свободно скрещивающимся исходным формам. Однако здесь, как и в случае с барсуком [61], взаимодействуют подвиды. Изученные нами лесная куница и соболь по выводам недавних исследований [34, 55, 62–64] сохраняют генетическую изоляцию и, несомненно, являются самостоятельными видами. Поэтому феномен бивариантной размерной структуры, описанный здесь, скорее всего, результат ограниченной интроверсии в зоне симпатрии. В результате данного исследования нулевая гипотеза не была подтверждена: выявлены статистически значимые различия размерной структуры лесной куницы и соболя в аллопатрических популяциях и районах, где виды обитают совместно.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000084-4.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования с участием людей или животных в качестве испытуемых. Для анализа использованы коллекционные материалы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павлинин В.Н. Тобольский соболь. Свердловск: УФАН СССР, 1963. 112 с.
2. Clark T.W., Anderson E., Douglas C., Strickland M. *Martes americana* // Mammalian Species. 1987. V. 289. P. 1–8.
3. Hagmeier E.M. Variation and relationships in North American marten // Canadian Field Naturalist. 1961. V. 75. P. 122–138.
4. Гусев О.К. Восстановление соболя в СССР // Природа. 1971. № 11. С. 68–74.
5. Anderson E. Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae) // Acta Zoologica Fennica. 1970. V. 130. P. 1–132.
6. Jiangzuo Q., Gimranov D., Liu J. et al. A new fossil marten from Jinyuan Cave, northeastern China reveals the origin of the Holarctic marten group // Quaternary International. 2021. V. 591. P. 7–58.
7. Law C.J., Slater G.J., Mehta R.S. Lineage diversity and size disparity in Musteloidea: testing patterns of adaptive radiation using molecular and fossil-based methods // Syst. Biol. 2018. V. 67. P. 127–144.
8. Юргенсон П.Б. Кидас – гибрид соболя и куницы // Труды Печоро-Илычского заповедника. 1947. Вып. 5. С. 145–178.
9. Юргенсон П.Б. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М., 1956. С. 33–71.
10. Язан Ю. П. О морфологии и экологии куницы, соболя и кидаса Печорской тайги // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 8. С. 1241–1245.
11. Огнев С.И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М., Л.: ГОИЗ, 1931. Т. 2. 776 с.
12. Кузнецов Б.А. Географическая изменчивость соболов и куниц фауны СССР // Труды Моск. зоотехн. ин-та. 1941. Т. 1. С. 113–133.
13. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.
14. Ansorge H. Biologische Daten des Baumarders, *Martes martes* (L., 1758) aus der Oberlausitz // Natura Lusatica 1988. № 10. P. 3–14.
15. Reig S. Morphological variability of *Martes martes* and *Martes foina* in Europe. PhD Thesis, Mammal Research Institute, Białowieża, Poland, 1989. 128 p.
16. Stubbe M. *Martes martes* (Linneé, 1758) // Handbuch der Säugetiere Europas / Eds. Stubbe M., Krapp F. Aula Verlag, Wiesbaden, Germany, 1993. P. 374–426.
17. Полежаев Н.М. *Martes martes* Linnaeus 1758 – Куница лесная // Фауна Европейского Северо-Востока России. 1988. Т. 2(2). С. 104–123.
18. Altuna J. Distinción craneal entre la Marta (*Martes martes*) y la Foina (*M. foina*) (Mammalia) // MU-NIBE Sociedad de Ciencias Naturales ARANZADI, San Sebastián. 1973. V. 25. № 1. P. 33–38.
19. Монахов В.Г. Видоспецифичность строения фронтальной части черепа у соболя (*Martes zibellina*) и куницы лесной (*Martes martes*) // Зоол. журн. 2020. Т. 99. № 11. С. 1298–1306.
DOI: 10.31857/S0044513420080073
20. Монахов В.Г. О случаях добычи соболей за пределами ареала на юге Свердловской области зимой 2009/2010 гг. // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 11. С. 1394–1397.
21. Монахов В. Г. Соболи (*Martes zibellina*, Carnivora, Mustelidae) за пределами ареала на Среднем Урале: факты за период 2014–2016 гг. // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 2. С. 224–229.
DOI: 10.7868/S0044513418020101
22. Modorov M., Monakhov V., Mikryukov V. et al. Microsatellite multiplex assay for sable (*Martes zibellina*) and pine marten (*Martes martes*) // Mammal Research. 2020. V. 65. № 4. P. 855–862.
23. Батурина Е. По страницам газеты “Природа Алтая”. Лесная куница. 2 июня 2020. https://prirodasibiri.ru/show_new.php?id_new=26751 (дата обращения: 8.11.2023).
24. Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболь. М.: Заготиздат, 1955. 404 с.
25. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 350 с.
26. Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с.
27. Монахов В.Г. Динамика размерной и фенетической структуры соболя в ареале. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, Банк культурной информации, 2006. 202 с.
28. Monakhov V.G., Monakhova G. Diversifikation der Schädelgrößen des Baumarders (*Martes martes*) im seinem Areal // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung. 2014. V. 39. P. 241–248.
29. Lopez-Martin J.M., Ruiz-Olmo J., Padro I. Comparison of skull measurements and sexual dimorphism between the Minorcan pine marten (*Martes martes minoricensis*) and the Iberian pine marten (*M. m. martes*): a case of insularity // Mammalian Biology. 2006. V. 71. P. 13–24.
30. Рябов Л.С. Некоторые возрастные особенности морфологии кавказских лесных куниц // Зоол. журн. 1962. Т. 41. Вып. 1. С. 1731–1737.
31. Мальдженайте С.А. Куницеобразные хищники Литовской ССР, их биология, численность и хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1963. 26 с.

32. Абеленцев В.И. Куница лісова *Martes martes* L. // Фауна України. Київ: Наукова думка, 1968. Т. 1. Вып. 3. С. 91–128.
33. Ansorge H. Craniometric variation and nonmetric skull divergence between populations of the Pine marten, *Martes martes* // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz. 1992. V. 66. № 7. Р. 9–24.
34. Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицын А.А. Соболь. Вятка: ВНИИОЗ, 2013. 336 с.
35. Ognev S.I. A systematical review of the Russian sables / J. of Mammalogy. 1925. V. 6. P. 276–280.
36. Alcover J.A., Delibes M., Gosálbez J., Nadal J. *Martes martes* Linnaeus, 1758 a les Balears // Miscel·lània Zoològica. 1986. V. 10. P. 323–333.
37. Gerasimov S. Specific peculiarities and sexual dimorphism of the cranial meristics of *Martes martes* L. and *Martes foina* Exrl. (Mammalia, Mustelidae) from Bulgaria // Acta Zoologica Bulgarica. 1983. V. 22. P. 9–25.
38. Пономарев А.Л. Кидас // Бюлл. МОИП. 1946. Т. 51. № 4–5. С. 79–83.
39. Павлинин В.Н. Заметки по морфологии уральских лесных куниц // Труды Уральск. отдел. МОИП. 1959. Вып. 2. С. 23–42.
40. Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia, Mustelidae) // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1974. Т. 79. Вып. 6. С. 23–35.
41. Данилов П.И., Туманов И.Л. Куны Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.
42. Монахов Г.И. Географическая изменчивость и таксономическая структура соболя фауны СССР // Труды ВНИИОЗ. 1976. Вып. 26. С. 54–86.
43. Павлинов И. Я. Возрастные изменения черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia: Mustelidae) в позднем постнатальном периоде развития // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 33–50.
44. Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Географическая изменчивость и внутривидовая систематика соболя (*Martes zibellina* L.) на территории СССР // Млекопитающие: Исследования по фауне Сов. Союза. М., 1979. Т. 18. С. 241–256.
45. Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Рожнов В.В. Сравнительно-краинометрическая характеристика соболя, лесной куницы и кидаса Северного Урала // Животный мир горных территорий. М.: КМК, 2009. С. 412–416.
46. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М., Л.: АН СССР, 1956. 294 с.
47. Монахов В.Г. Возрастные изменения размерного полового диморфизма у соболя в природе и неволе // Онтогенез. 2012. № 4. С. 287–298.
48. Граков Н.Н. О видовой самостоятельности лесной куницы и соболя // Сб. научн.-техн. инф. ВНИИ-ОЗ. 1974. Вып. 46. С. 11–14.
49. Граков Н.Н. Лесная куница. М.: Наука, 1981. 107 с.
50. Radde G. Reisen im Süden von Ost-Sibirien in den Jahren 1855–1859, incl. B. 1. Die Säugetierfauna. 1862. St. Petersburg: Buchdruckerei der K. Akademie der Wissenschaften. 327 р.
51. Сабанеев Л.П. Соболь и соболиный промысел. М.: Типография В. Готье, 1875. 72 с.
52. Портнова А.Т. Размножение кидуса // Кролико-водство и звероводство. 1941. № 6. С. 22–23.
53. Граков Н.Н. О гибридизации соболя и лесной куницы // Сб. научн.-техн. инф. ВНИИОЗ (Охота, пушнина, дичь). 1969. Вып. 26. С. 8–15.
54. Рожнов В.В., Мещерский И.Г., Пищулина С.Л., Симакин Л.В. Генетический анализ популяций соболя и лесной куницы в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 553–557.
55. Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Рожнов В.В. О соотношении фенотипа и генотипа соболя и лесной куницы в зоне симпатрии на Северном Урале // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. 2013. С. 23–26.
56. Даревский И.С. Скальные ящерицы Кавказа (Систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*). Л.: Наука, 1967. 214 с.
57. Стекольников А.А. Внутривидовая изменчивость и симпатрия близкородственных видов клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* (Acar: Trombiculidae) // Паразитология. 2003. Т. 37. Вып. 4. С. 281–297.
58. Мюнцинг А. Генетические исследования. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. 487 с.
59. Poelstra J.W., Vijay N., Bossu C.M. et al. The genomic landscape underlying phenotypic integrity in the face of gene flow in crows // Science. 2014. V. 344. P. 1410–1414.
60. Приходько В.И. Межвидовая симпатрия у ка-барги, *Moschus moschiferus* L. (Moschidae, Cetartiodactyla) // Бюлл. МОИП. Отд. биологии. 2018. Т. 123. Вып. 5. С. 3–9.
61. Абрамов А.В., Пузаченко А.Ю. Симпатическое распространение и гибридизация палеарктических барсуков рода *Meles* // Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация): Мат-лы конф. М., 2010. С. 2–3.
62. Grakov N.N. Kidus – a hybrid of the sable and the pine marten // Lutreola. 1994. V. 3. P. 1–4.
63. Рожнов В.В., Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В. О соотношении фенотипа и генотипа соболя и лесной куницы в зоне симпатрии на Северном Урале // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. 2013. № 3. С. 23–26.
64. Monakhov V. *Martes martes* (Carnivora, Mustelidae) // Mammalian species. 2022. V. 54(1022). P. 1–22.

BIVARIANCE IN THE SIZE STRUCTURE OF SABLE AND PINE MARTEN POPULATIONS: GENE FLOW OR INTROGRESSION?

V. G. Monakhov^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Russia 620144
Ekaterinburg*

Abstract – A comparative analysis of the size structure of 24 population groups of sable and pine marten is performed using two museum pools of craniometric data: the first is based on a set of 17 standard features, and the second is based on a new feature Δ (“delta”), proposed by us to determine the two species by the skull. Each pool contains more than 3 thousand specimens. Three groups of features have been identified: four features by which the sable is always larger than the marten; five features by which the marten surpasses the sable at any point of the range; the main group is represented by 7 features with special variation: in transgression areas their values are higher for sable, and in “pure” areas, on the contrary, for pine marten. In hybridization areas, the size parameters of sable increase, and, on the contrary, for marten decrease, leading to their partial convergence. Each species demonstrates two variants of the size structure: one is realized in allopatric groups (the sable has smaller sizes), the second is observed in sympatry areas (the sable, on the contrary, is larger), but the convergence of the parameters is not absolute – statistically significant differences in size between the species are preserved. The described phenomenon of bivariant size structure is most likely the result of limited introgression in the sympatry zone. For the Δ trait, a high level of intersexual differences was revealed, exceeding the usual values by 3–4 times: 28% in the marten and 30.5% in the sable. In this dimension, the marten exceeds the sable by 33–36%.

Keywords: pine marten, sable, interspecific comparisons, skull size, phenogeography, sympathy, allopatry

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ В ТЕЧЕНИЕ ПОСТДИАПАУЗНОГО РАЗВИТИЯ БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ

© 2024 г. И. А. Солонкин^a, *, Е. Ю. Захарова^a, А. О. Шкурихин^a

^a Институт экологии растений и животных УрО РАН,

Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: igorsolonkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.12.2023 г.

После доработки 30.08.2024 г.

Принята к публикации 02.09.2024 г.

Изучено влияние температуры воздуха и количества осадков в течение постдиапаузного развития преимагинальных стадий, а также размеров крыльев на встречаемость отклонений от нормального жилкования у имаго боярышницы *Aporia crataegi*. Проанализированы выборки, собранные в 2013–2022 гг. в природной популяции на юге Свердловской области. Показано, что встречаемость нарушений жилкования крыльев зависит от погодных условий во время развития гусениц и куколок весной и от размеров имаго. Некоторые варианты чаще встречаются в годы с холодной и дождливой весной, в то время как проявление других не зависит от погодных условий. Одни варианты нарушений жилкования чаще возникают у мелких имаго, другие, – наоборот, у крупных. Полученные результаты свидетельствуют о разной степени канализованности и чувствительности процессов развития жилок крыльев боярышницы к влиянию факторов окружающей среды.

Ключевые слова: изменчивость, канализованность развития, крыло, нарушения жилкования, чешуекрылые, боярышница

DOI: 10.31857/S0367059724060072 **EDN:** VYHDNK

Рост и морфогенез в настоящее время рассматриваются как самостоятельные, хотя и тесно связанные друг с другом процессы [1, 2]. Рост и размер насекомых зависят от внешних условий, особенно от питания личинок и температуры окружающей среды во время развития. В то же время морфогенез и дифференцировка традиционно считаются устойчивыми процессами, относительно независимыми от внешних факторов [1, 3–5]. Например, известно, что нехватка пищи в конце последнего личиночного возраста угнетает рост крыльев у табачного бражника *Manduca sexta* L., 1763 (Lepidoptera: Sphingidae) и нимфалиды *Junonia coenia* Hübner, 1822 (Lepidoptera: Nymphalidae), но не оказывает заметного эффекта на развитие жилок и крылового рисунка [6]. Однако наличие регуляторных взаимосвязей, координирующих процессы роста и развития, позволяет ожидать, что условия окружающей среды могут влиять не только на размер, но и на другие аспекты морфологии имаго. К настоящему времени накоплено множество примеров такого влияния. Хорошо известно явление адаптивного поли-

фенизма, когда в зависимости от условий окружающей среды развивается одна из нескольких адаптивных морф [7–9]. Адаптивная пластичность особенно характерна для таких морфологических признаков, как форма крыла [10–12] и крыловая рисунок [7, 13–15]. Детально исследовано воздействие на организмы экстремальных условий, которое часто приводит к дестабилизации морфогенеза и реализации множественных отклонений от фенотипической нормы – фенодевиаций и морфозов [16–20]. Влияние неэкстремальных условий окружающей среды на морфологические признаки, пластичность которых не имеет очевидного адаптивного значения, изучено значительно слабее. В частности, остается неизвестным, влияют ли погодные условия во время преимагинального развития на жилкование крыльев имаго.

Отклонения от нормального жилкования (дополнительные разветвления жилок, лишние жилки, частичное или полное исчезновение присущих в норме жилок) известны у многих насекомых, в том числе у активно летающих видов

[21–30]. Некоторые исследователи предполагают, что нарушения жилкования формируются вследствие случайных ошибок развития и могут служить маркерами его дестабилизации [31–34]. Данные других авторов указывают на неслучайный характер проявления этих отклонений и свидетельствуют о том, что некоторые из них возникают в результате реализации относительно устойчивых альтернативных путей морфогенеза [26, 28, 35].

В данной работе мы анализируем влияние погодных условий (температуры воздуха и количества осадков) во время развития преимагинальных стадий боярышницы *Aporia crataegi* (L., 1758) (Lepidoptera: Pieridae) на встречаемость отклонений от нормального жилкования крыльев. Рост гусениц чешуекрылых в периоды между линьками близок к экспоненциальному, в результате чего большую часть своей массы они набирают в течение последнего личиночного возраста [36, 37]. Развитие крыльев из имагинальных дисков, как правило, начинается в последнем личиночном возрасте и продолжается на стадиях предкуколки и куколки [38]. Поэтому мы не рассматриваем погодные условия во время развития гусениц боярышницы младших (I–III) возрастов, и сосредоточиваемся на температуре воздуха и количестве осадков во время постдиапаузного развития гусениц старших возрастов (IV–V) и куколок.

Влияние факторов окружающей среды на возникновение нарушений жилкования может быть как прямым, так и опосредованным через воздействие на рост крыла. Ранее было показано [39], что у боярышницы размеры крыльев зависят от температуры воздуха во время развития гусениц и куколок весной. В связи с этим мы оцениваем взаимосвязь между проявлением нарушений жилкования и размерами крыльев.

Таблица 1. Объем проанализированных выборок и характеристика погодных условий во время развития преимагинальных стадий боярышницы весной в окр. дер. Фомино (2013–2022 гг.)

Год	Самцы	Самки	Температура, °C	Количество осадков, мм/день
2013	264	271	12.9	2.4
2014	286	231	15.0	0.6
2015	359	366	14.4	2.5
2016	223	185	12.4	0.9
2017	526	285	11.5	1.6
2018	359	197	11.7	1.4
2019	521	369	13.9	1.5
2020	425	265	14.1	0.5
2021	407	380	13.6	0.4
2022	281	365	12.0	2.2

Мы проверяли две гипотезы: 1) встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы зависит от размера крыльев; 2) встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы зависит от погодных условий во время развития преимагинальных стадий весной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор и камеральная обработка материала. В работе использованы выборки имаго боярышницы, собранные в 2013–2022 гг. в окр. дер. Фомино (Свердловская область, Сысертский р-н, 56°36' с.ш., 61°03' в.д.). Район сбора материала расположен на территории Зауральской складчатой возвышенности, в таежной зоне, подзоне предлесостепенных сосново-березовых лесов [40]. Имаго отлавливали на протяжении всего периода лёта генерации. Объем проанализированных выборок приведен в табл. 1.

Крылья имаго препарировали и фотографировали с вентральной стороны фотоаппаратом Canon Eos 600D, высота и угол наклона которого были фиксированы с помощью штатива. Площадь переднего крыла измеряли, расставляя метки (landmarks) по контуру левого переднего крыла в программе tpsDig 2.32 [41]. Схема установки меток приведена на рис. 1. Площадь крыла рассчитывали в программе tpsUtil 1.81 [42] как площадь поверхности, ограниченную метками. Если левое переднее крыло отсутствовало или было повреждено, то метки расставляли на правом переднем крыле.

Учет нарушений жилкования. Нарушения жилкования искали, просматривая отпрепарированные крылья боярышницы с вентральной стороны под микроскопом МБС-10 (увеличение ×8). Нарушения учитывали отдельно на каждой жилке

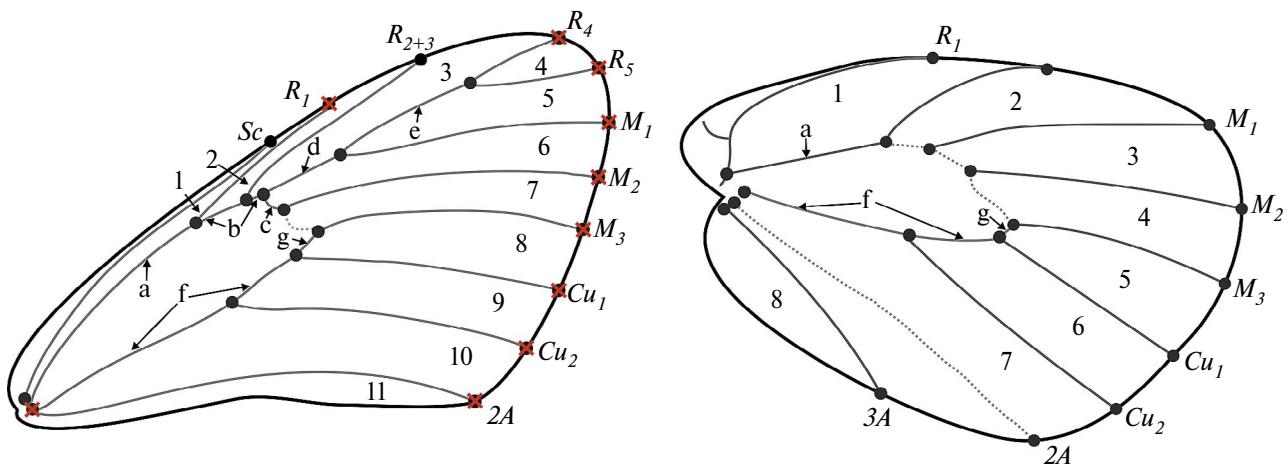


Рис. 1. Схема расстановки меток и поиска нарушений жилкования на крыльях боярышницы. Черными точками обозначены границы анализируемых жилок, красными крестиками – места расстановки меток, арабскими цифрами – номера ячеек крыла. Прерывистыми линиями выделены жилки, исключенные из анализа. Строчными буквами обозначены отдельные участки жилок: а – радиальный ствол (R_{stem}); б – дистальная часть радиального ствола ($R_1-M_1+R_{(4+5)}$); в – жилка $M_2-M_1+R_{(4+5)}$; г – жилка $M_1+R_{(4+5)}$; д – жилка $M_1+R_{(4+5)}$; е – жилка $R_{(4+5)}$; ф – кубитальный ствол (Cu_{stem}); г – дистальная часть кубитального ствола (Cu_1-M_3).

и в каждой ячейке крыла. Некоторые жилки были исключены из анализа (на рис. 1 они показаны прерывистой линией). В частности, жилку $2A$ заднего крыла пришлось исключить, поскольку она слабо выражена с вентральной стороны. Кроме того, мы не учитывали изменчивость слабо развитых поперечных жилок, замыкающих дискальную ячейку (между жилками M_2 и M_3), на переднем и заднем крыльях.

Нарушениями считали все возможные отклонения от нормального для боярышницы жилкования крыльев. В соответствии с ранее разработанной классификацией [28, 35] большинство нарушений жилкования были отнесены к четырем основным типам: I – дополнительное разветвление присутствующей в норме жилки (рис. 2а–в); II – дополнительная жилка, расположенная посреди ячейки крыла (рис. 2г); III – частичная или полная редукция присутствующей в норме жилки (рис. 2д); IV – частичное слияние двух присутствующих в норме жилок (рис. 2е). В отдельный тип (V) нами выделены нарушения, предположительно связанные с неполным срастанием медиальной жилки M_1 и радиальной $R_{(4+5)}$. В первичном жилковании куколок эти жилки отделены друг от друга (рис. 3а). В дальнейшем при формировании дискальной ячейки медиальный ствол редуцируется, и жилка M_1 на части своего протяжения соединяется с жилкой $R_{(4+5)}$, образуя в норме жилку $M_1+R_{(4+5)}$ (рис. 2б). В некоторых случаях срастание этих жилок происходит не полностью (жилка $M_1+R_{(4+5)}$ оказывается частично разделенной, рис. 3в, е), неправильно (частично сохраняется жилка, со-

единяющая M_1 с M_2 , рис. 3г, ж) или отсутствует (рис. 3д, з).

Дополнительные разветвления жилок (тип I) отличаются значительным разнообразием. В связи с этим они были разделены на подтипы по признаку направления дополнительной ветви. Дополнительной считали ту ветвь, которая выражена слабее и по расположению не соответствует присутствующей в норме жилке (см. рис. 2а, б). Разветвления, у которых дополнительная ветвь направлена к переднему (костальному) краю крыла, были отнесены к подтипу 1 (см. рис. 2а), а разветвления, у которых дополнительная ветвь направлена к заднему (анальному) краю крыла, – к подтипу 2 (см. рис. 2б). Случаи, когда две ветви расположены симметрично и одинаково развиты, были объединены в подтип 3 (см. рис. 2в).

Нарушение жилкования определенного типа и подтипа, расположенное в конкретном месте (на жилке или в ячейке) крыла, далее мы будем называть вариантом нарушения жилкования.

Некоторые варианты нарушений были исключены из дальнейшего анализа, поскольку в ряде случаев их было сложно отличить от состояния нормы. Так, мы не учитывали случаи редукции жилок $M_2-M_1+R_{(4+5)}$ на переднем и R_1 на заднем крыльях. Кроме того, мы не рассматривали небольшие выросты, расположенные на поперечных жилках и обращенные внутрь дискальной ячейки, и расположенные внутри дискальной ячейки дополнительные жилки.

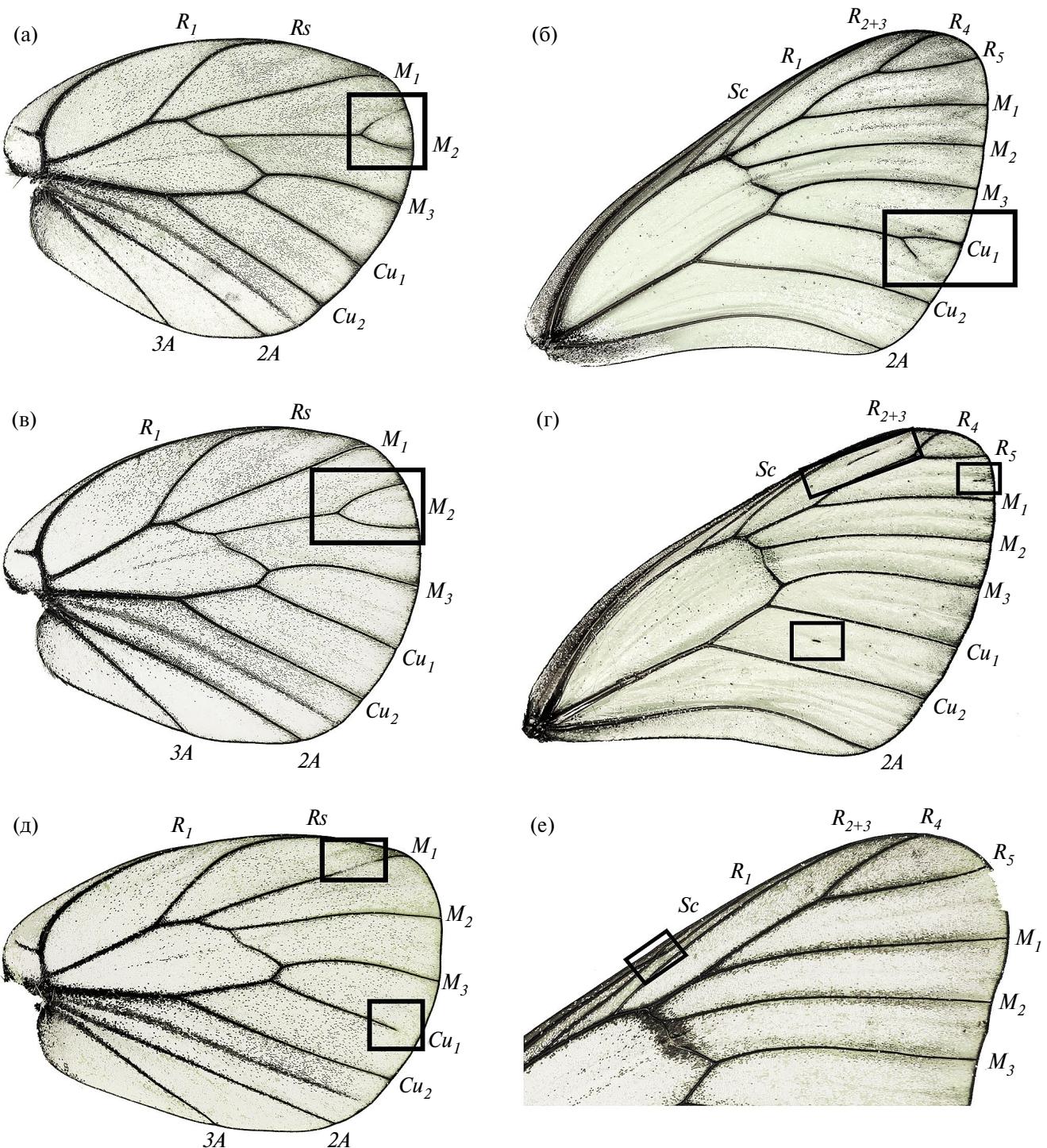


Рис. 2. Основные типы нарушения жилкования крыльев боярышницы: а–в – дополнительные разветвления жилок (тип I): а – дополнительная ветвь направлена к переднему краю крыла, б – дополнительная ветвь направлена к заднему краю крыла, в – обе ветви разветвления развиты одинаково, среди них нельзя выделить основную и дополнительную; г – дополнительные жилки, расположенные внутри ячеек крыла (тип II); д – случаи редукции присутствующих в норме жилок (тип III); е – слияние присутствующих в норме жилок (тип IV). Прямоугольники указывают на местоположение соответствующих нарушений жилкования.

В соответствии с изложенной выше методикой можно выделить 165 вариантов нарушений жилкования крыльев, из которых в анализируемых выборках было обнаружено 103.

Характеристика погодных условий. Среднюю температуру и среднее количество осадков рассчитывали по данным метеостанции г. Екатеринбурга ($56^{\circ}50'$ с.ш., $60^{\circ}38'$ в.д., в 36 км к северо-западу

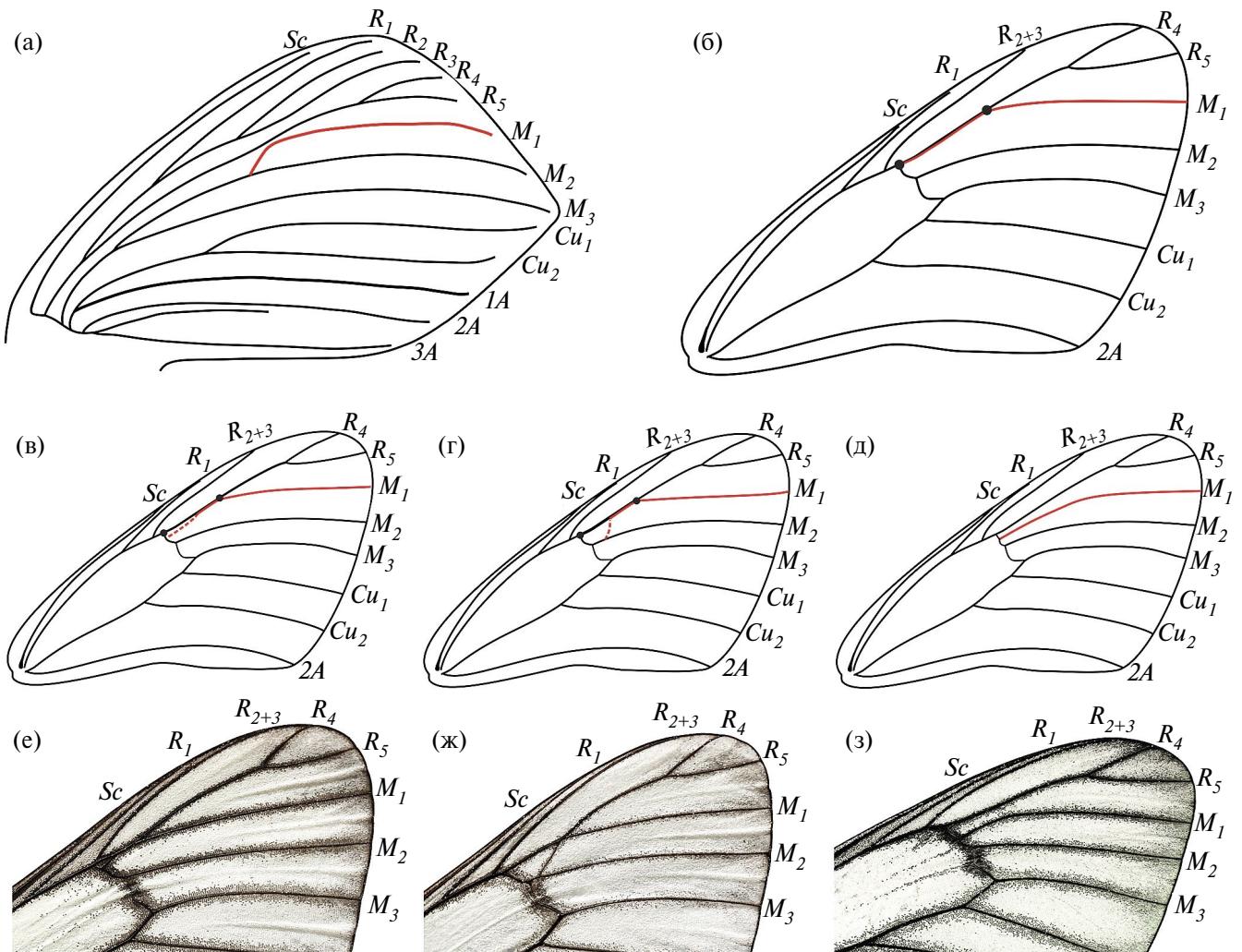


Рис. 3. Нарушения жилкования крыльев боярышницы, связанные с неполным срастанием медиальной жилки M_1 и радиальной $R_{(4+5)}$ (тип V): а – жилкование крыльев белянок на стадии куколки [61]: жилка M_1 (выделена красным) не срослась с жилкой $R_{(4+5)}$ и отходит от медиального ствола; б – нормальное жилкование имаго боярышницы: жилки M_1 и $R_{(4+5)}$ образуют единую жилку $M_1 + R_{(4+5)}$ (ее границы обозначены черными точками); в–д – схематичные изображения нарушений жилкования, связанных с неполным срастанием жилок M_1 и $R_{(4+5)}$; е–з – примеры соответствующих нарушений жилкования.

от окр. дер. Фомино) [43] за время постдиапаузного развития боярышницы (см. табл. 1). Согласно литературным данным [44–48], реактивация гусениц боярышницы после осенне-зимней диапаузы происходит при установлении среднесуточной температуры 6–9 °C. Началом постдиапаузного развития считали период со среднесуточной температурой выше 8 °C длительностью не менее 4 дней и отделенный от следующего такого периода промежутком не более 4 дней. Окончанием постдиапаузного развития считали день вылета первых имаго.

Статистический анализ данных. У 43% обследованных имаго обнаружили хотя бы одно отклонение от нормального жилкования. Как правило, нарушения встречались в небольшом количестве,

и их число на одной особи не превышало 14. Только одно имаго из 6565 проанализированных имело необычно большое число нарушений (42) и в связи с этим было исключено из дальнейшего анализа.

Анализ данных проводили с помощью аппарата обобщенных линейных моделей со смешанными эффектами (generalized linear mixed models, GLMM), реализованного в пакете “glmmTMB” [49]. Для анализа суммарной встречаемости всех нарушений жилкования построили полную модель, в которую были включены следующие предикторы: пол, температура воздуха и количество осадков во время развития гусениц и куколок весной, площадь переднего крыла имаго и их взаимодействия второго и третьего порядков. Год взятия выборки учитывали как случайный

фактор. Континуальные предикторы предварительно стандартизировали [50].

Для моделирования дискретных количественных величин могут использоваться разные статистические распределения. При выборе оптимального распределения строили следующие модели: с распределением Пуассона, обобщенным распределением Пуассона, отрицательным биномиальным распределением с линейной зависимостью дисперсии от среднего и отрицательным биномиальным распределением с квадратичной зависимостью дисперсии от среднего. Для каждой модели рассчитывали значение информационного критерия Акаике (AIC) [51, 52]. Лучшей (имеющей минимальную величину AIC) оказалась модель с обобщенным распределением Пуассона.

Затем проводили упрощение полной модели с выбранным типом распределения путем пошагового удаления взаимодействий третьего порядка. Параметры сравниваемых моделей оценивали методом максимального правдоподобия. Лучшей считали модель, величина AIC которой была минимальной. Параметры полученной таким образом итоговой модели оценивали методом ограниченно-го максимального правдоподобия (*restricted maximum likelihood*). Диагностику модели проводили путем анализа рандомизированных квантильных остатков с помощью пакета “DHARMA” [53]. Значимость регрессионных коэффициентов рассчитывали с помощью z-теста Вальда, их доверительные интервалы определяли по методу Вальда. Оценки регрессионных коэффициентов отдельно для самцов и самок были получены с помощью пакета “emmeans” [54].

Ранее было показано [35], что разные нарушения жилкования крыльев боярышницы существенно отличаются по закономерностям своего проявления. В связи с этим мы проанализировали не только суммарную встречаемость всех нарушений жилкования, но и встречаемость отдельных вариантов. Для дальнейшего анализа выбрали 20 наиболее часто встречающихся вариантов, которые в совокупности составляют более 82% всех обнаруженных нарушений.

Для анализа встречаемости отдельных вариантов нарушений жилкования была построена полная модель, которая включала следующие предикторы: пол, вариант нарушения жилкования, температура воздуха и количество осадков во время развития преимагинальных стадий весной, площадь переднего крыла имаго, а также их взаимодействия

второго и третьего порядков. В качестве случайных факторов в модель были включены год взятия выборки и особь. Затем проводили выбор оптимального распределения и пошаговое упрощение модели в соответствии с описанной выше методикой. Лучшей (имеющей минимальную величину AIC) оказалась модель, использующая негативное биномиальное распределение с линейной зависимостью дисперсии от среднего.

Оценку и диагностику итоговой модели проводили так же, как и в случае анализа суммарной встречаемости всех нарушений жилкования. Значимость влияния предикторов оценивали с помощью теста χ^2 Вальда (аналог дисперсионного анализа для обобщенных линейных моделей), реализованного в пакете “car” [55]. Регрессионные коэффициенты и их доверительные интервалы отдельно для каждого варианта нарушений были получены с помощью пакета “emmeans” [54]. Значимость регрессионных коэффициентов проверяли с учетом поправки на множественность сравнений Бенджамини–Хохберга.

Статистический анализ выполняли в программной среде R [56].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суммарная встречаемость всех нарушений жилкования статистически значимо зависит как от погодных условий (температуры воздуха и количества осадков) во время развития преимагинальных стадий весной, так и от площади переднего крыла (табл. 2). Отклонения от нормального жилкования чаще встречаются у самок с мелкими крыльями, у самцов эта закономерность отсутствует (см. табл. 2 и рис. 4а). Нарушения встречаются чаще в годы с холодной весной (эта закономерность значима только у самок, а у самцов присутствует в виде статистически незначимой тенденции) и с большим количеством осадков (рис. 4б, в).

Все анализируемые предикторы (температура воздуха, количество осадков и площадь переднего крыла) статистически значимо влияют на встречаемость отдельных вариантов нарушений (табл. 3).

Разные варианты нарушений по-разному зависят от площади переднего крыла (рис. 5а). Дополнительные жилки в ячейках № 3, 4, 8, 9 переднего крыла и в ячейке № 1 заднего крыла чаще встречаются у самцов и самок с мелкими крыльями (в выборках самцов эта тенденция выражена слабее и в ряде случаев статистически

Таблица 2. Результаты анализа (GLMM) суммарной встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы

Предиктор	Регрессионный коэффициент и 95%-ные доверительные интервалы (нижний – верхний)	Статистика z	p
Свободный член	-0.30 (-0.46...-0.14)	-3.62	<0.001
Пол (самцы)	0.11 (0.02–0.21)	2.44	0.015
Температура (самки)	-0.18 (-0.32...-0.04)	-2.59	0.010
Температура (самцы)	-0.11 (-0.24–0.02)	-1.65	0.100
Количество осадков (самки)	0.23 (0.05–0.40)	2.52	0.012
Количество осадков (самцы)	0.21 (0.04–0.38)	2.38	0.017
Площадь переднего крыла (самки)	-0.07 (-0.14...-0.01)	-2.41	0.016
Площадь переднего крыла (самцы)	0.04 (-0.02–0.11)	1.25	0.213
Пол × температура	0.07 (-0.01–0.15)	1.68	0.094
Пол × количество осадков	-0.03 (-0.13–0.07)	-0.55	0.581
Пол × площадь переднего крыла	0.11 (0.03–0.20)	2.60	0.009
Температура × количество осадков	-0.03 (-0.20–0.14)	-0.30	0.764
Температура × площадь переднего крыла	0.04 (0.00–0.08)	2.17	0.030
Количество осадков × площадь переднего крыла	-0.02 (-0.07–0.03)	-0.68	0.498
Пол × температура × количество осадков	0.13 (0.03–0.22)	2.62	0.009
Температура × количество осадков × площадь переднего крыла	0.08 (0.03–0.13)	3.14	0.002

Таблица 3. Результаты анализа (GLMM, тест χ^2 Вальда) встречаемости отдельных вариантов нарушений жилкования крыльев боярышницы

Предиктор	χ^2 Вальда	df	p
Свободный член	2055.06	1	<0.001
Вариант нарушения жилкования	1266.40	19	<0.001
Пол	4.94	1	0.026
Температура	10.18	1	0.001
Количество осадков	6.77	1	0.009
Площадь переднего крыла	5.12	1	0.024
Вариант нарушения жилкования × пол	157.94	19	<0.001
Вариант нарушения жилкования × температура	92.65	19	<0.001
Вариант нарушения жилкования × количество осадков	82.18	19	<0.001
Вариант нарушения жилкования × площадь переднего крыла	132.22	19	<0.001
Пол × температура	3.86	1	0.049
Пол × количество осадков	1.10	1	0.294
Пол × площадь переднего крыла	0.27	1	0.601
Температура × количество осадков	0.63	1	0.428
Температура × площадь переднего крыла	0.45	1	0.501
Количество осадков × площадь переднего крыла	0.49	1	0.485

Таблица 3. Окончание

Предиктор	χ^2 Вальда	df	p
Вариант нарушения жилкования \times пол \times количество осадков	49.33	19	<0.001
Вариант нарушения жилкования \times пол \times площадь переднего крыла	46.64	19	<0.001
Вариант нарушения жилкования \times температура \times количество осадков	66.04	19	<0.001
Пол \times температура \times количество осадков	3.08	1	0.079
Температура \times количество осадков \times площадь переднего крыла	8.04	1	0.005

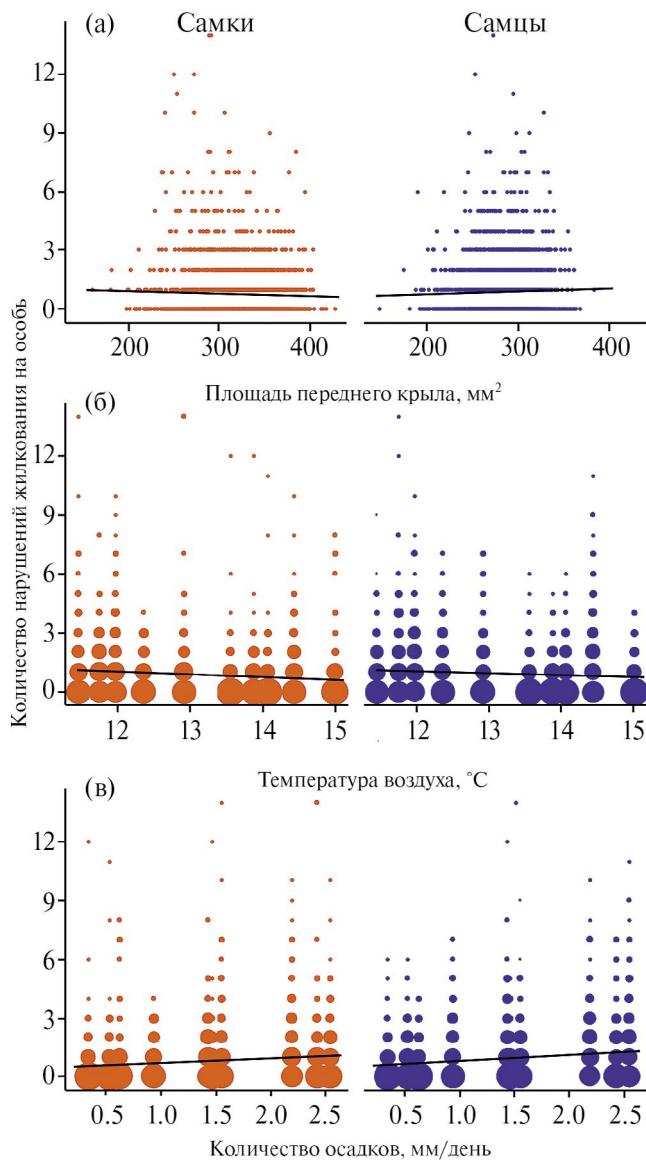


Рис. 4. Встречаемость нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от площади переднего крыла (а), температуры воздуха (б) и количества осадков (в) во время развития преимагинальных стадий весной. На двух нижних графиках размер кругов пропорционален доле особей с данным количеством нарушений жилкования в выборке за год. Самцы обозначены синим цветом, самки – красным.

незначима). Дополнительные жилки в ячейке № 10 и дополнительные разветвления жилки Cu_1 переднего крыла чаще встречаются у крупных самок, дополнительные разветвления жилки $3A$ заднего крыла и случаи неполного слияния жилок M_1 и $R_{(4+5)}$ переднего крыла – у крупных самцов. Встречаемость остальных нарушений жилкования не зависит от размера крыла.

Дополнительные разветвления жилок $R_1 - M_1 + R_{(4+5)}$, $M_2 - M_1 + R_{(4+5)}$ и Cu_1 переднего крыла, дополнительные жилки в ячейках № 4 переднего крыла и № 3 заднего крыла, случаи редукции жилки M_1 заднего крыла и неполного слияния жилок M_1 и $R_{(4+5)}$ переднего крыла встречаются чаще в годы с холодной весной (рис. 5б). Такая же, но статистически незначимая тенденция характерна для дополнительных жилок, расположенных в ячейках № 3 и № 9 переднего крыла и в ячейке № 1 заднего крыла (выражена только у самок). Встречаемость остальных нарушений не зависит от температуры воздуха во время постдиапаузного развития.

Количество осадков не оказывает статистически значимого влияния на встречаемость большинства вариантов нарушения жилкования. Исключение составляют дополнительные разветвления жилок $R_1 - M_1 + R_{(4+5)}$ и Cu_1 переднего крыла, жилки M_2 заднего крыла; дополнительные жилки в ячейке № 3 заднего крыла (последние два варианта – только у самок), а также случаи неполного слияния жилок M_1 и $R_{(4+5)}$ (только у самцов). Все эти варианты отклонений встречаются значительно чаще в годы с дождливой весной (рис. 5в). Сходная тенденция на границе статистической значимости характерна для дополнительных разветвлений жилки M_3 переднего крыла и дополнительных жилок в ячейке № 1 заднего крыла (выражена только у самцов).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают гипотезу о том, что у боярышницы вероятность возникновения некоторых нарушений жилкования зависит от размера крыльев. Большинство вариантов дополнительных жилок встречается преимущественно

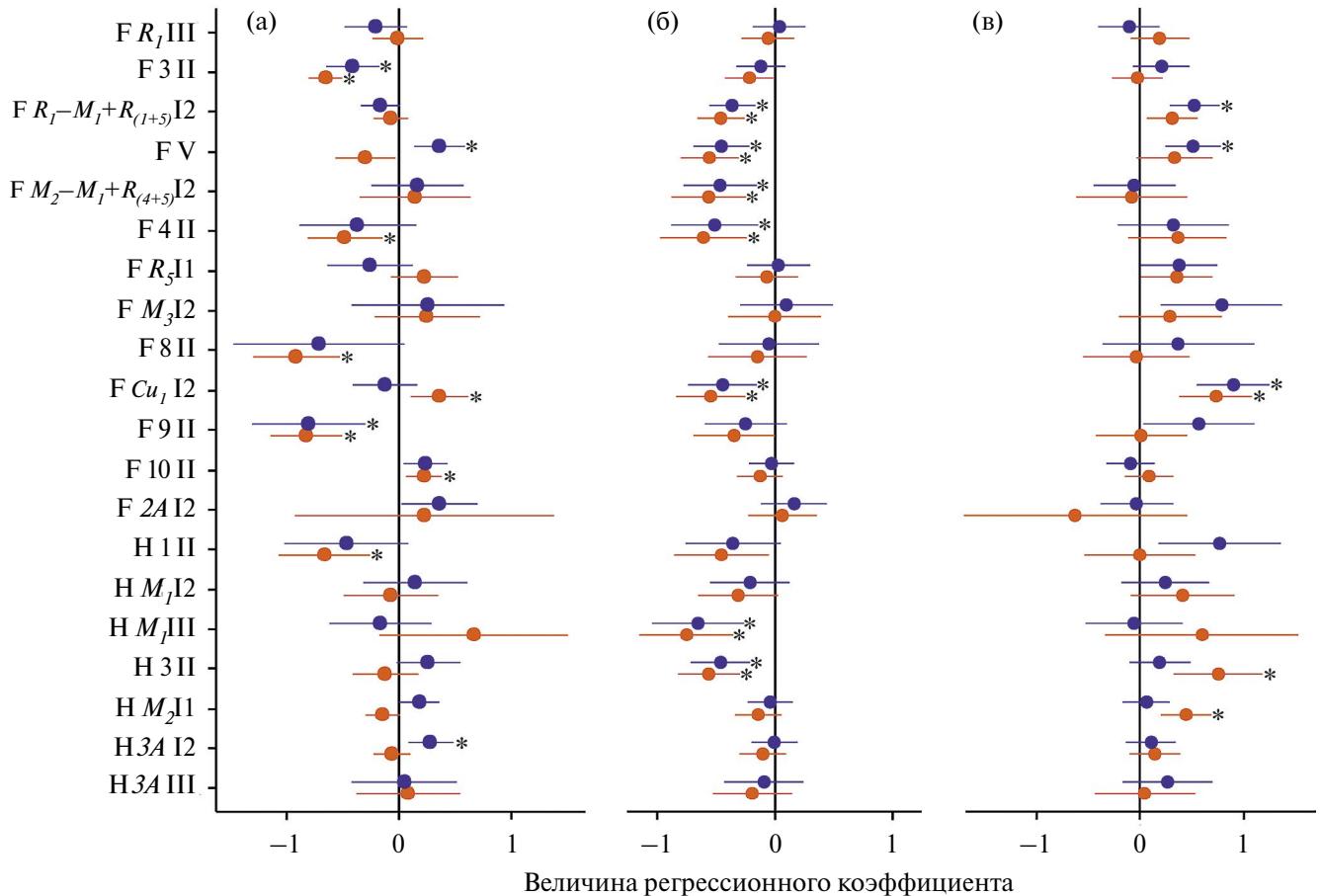


Рис. 5. Регрессионные коэффициенты ($\pm 95\%$ -ные доверительные интервалы), характеризующие влияние площади переднего крыла (а), температуры воздуха (б) и количества осадков (в) во время постдиапаузного развития боярышницы на встречаемость отдельных вариантов нарушений жилкования крыльев. Названия вариантов нарушений жилкования: F – переднее крыло, H – заднее; номера ячеек и названия жилок приведены в соответствии с рис. 1. Римскими цифрами (I–V) обозначен тип нарушения жилкования, арабскими (1–3) – подтип. Самцы обозначены синим, самки – красным; * – регрессионные коэффициенты значимо ($p < 0.05$) отличаются от нуля с учетом поправки Бенджамина–Хохберга.

у мелких имаго. Ранее было показано [35], что для таких нарушений характерно совместное и симметричное проявление на одной особи. Можно предположить, что формирование дополнительных жилок в ячейках крыла у мелких имаго связано с недостаточным питанием гусениц. Известно, что нормальный рост и развитие крыльев чешуекрылых определяются балансом гормонов – инсулиноподобного фактора роста и экдизона. Инсулиноподобный пептид стимулирует синтез белка преимущественно в ячейках крыла, в то время как экдизон и в жилках, и между ними [57]. Дефицит питательных веществ приводит к снижению выработки инсулина [6]. Возможно, что низкая концентрация инсулина недостаточна для нормального развития участков между жилками и способствует формированию дополнительных жилок посреди ячеек крыла.

Некоторые нарушения жилкования, наоборот, чаще встречаются у крупных имаго. Известно, что у боярышницы крупные имаго вылетают раньше и растут быстрее мелких [58]. Предполагается, что высокая скорость роста может сопровождаться дестабилизацией процессов развития [59, 60], что и приводит к увеличению вероятности возникновения нарушений жилкования у крупных имаго. Однако, согласно полученным результатам, к дестабилизирующему эффекту скорости роста чувствительно развитие лишь некоторых жилок. Например, два таких нарушения (дополнительные жилки в ячейке № 10 и случаи неполного слияния жилок M_1 и $R_{(4+5)}$ переднего крыла) являютсяrudimentами куколочного жилкования (см. рис. 3а) [61]. Их проявление может быть обусловлено неполным завершением процессов развития жилкования крыла у крупных быстро растущих особей.

Гипотеза о зависимости встречаемости нарушений жилкования от погодных условий во время постдиапаузного развития также подтвердилась. Известно, что погодные условия влияют на размеры крыльев чешуекрылых [62–64]. В частности, у боярышницы крылья крупнее в годы с теплой весной [39]. Мы предполагали, что погодные условия влияют на вероятность формирования нарушений жилкования крыльев не прямо, а опосредованно – через изменение темпов и продолжительности роста. Однако в таком случае изменчивость количества нарушений жилкования полностью объяснялась бы изменчивостью размеров крыла, а влияние погодных условий было бы незначимым. Поскольку полученные результаты это не подтверждают, то влияние погодных условий на встречаемость нарушений жилкования не сводится к изменчивости размеров крыла.

Морфогенез и дифференцировка жилок крыла рассматриваются как относительно устойчивые и независимые от воздействия внешних факторов (т.е. канализованные) процессы [4, 6]. Многочисленные примеры влияния условий окружающей среды на форму крыла, крыловой рисунок и другие морфологические признаки чешуекрылых в большинстве случаев касаются устойчивых модификаций, сформированных отбором [7, 8, 10, 14, 65 и др.]. Формирование нарушений жилкования крыла едва ли может быть адаптивной реакцией на изменение условий развития. Более вероятно, что высокая частота проявления нарушений является результатом относительно низкой канализованности процессов морфогенеза и дифференцировки жилок крыла у боярышницы. Низкая канализованность развития, как правило, характерна для признаков, слабо влияющих на приспособленность [66]. По-видимому, нарушения жилкования крыльев не оказывают значительного эффекта на приспособленность имаго боярышницы. На это указывает сравнительно высокая частота встречаемости отклонений от нормального жилкования в природных популяциях боярышницы.

В годы с холодной и дождливой весной не происходит общей дестабилизации процессов морфогенеза жилок: отдельные варианты нарушений жилкования крыльев встречаются чаще, в то время как проявление других не зависит от погодных условий. Ранее мы показали [28, 35], что на разных жилках у боярышницы устойчиво реализуются определенные варианты отклонений от нормального жилкования. Таким образом, процессы развития разных жилок относительно самостоятельны

и в разной степени чувствительны к воздействию экологических факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тестируемые в нашей работе гипотезы о влиянии погодных условий во время постдиапаузного развития преимагинальных стадий и размеров крыла на встречаемость нарушений жилкования крыльев у боярышницы подтвердились. Хотя считается, что морфогенез и дифференцировка жилок крыльев насекомых относительно устойчивы и независимы от воздействия внешних факторов, полученные результаты свидетельствуют о сравнительно низкой канализованности этих процессов у исследованного вида. При этом развитие отдельных жилок оказалось в разной степени чувствительно к влиянию погодных условий и по-разному зависело от размеров крыла. Остается неизвестным и требует дальнейшего изучения вопрос, насколько широко такая неадаптивная или нейтральная пластичность жилкования распространена среди активно ле-тающих насекомых.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000091-2). Дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор и анализ беспозвоночных проводился с одобрения комиссии по биоэтике Института экологии растений и животных УрО РАН (протокол № 14 от 12.05.2023).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mirth C.K., Shingleton A.W. Coordinating development: how do animals integrate plastic and robust developmental processes? // Front. Cell Dev. Biol. 2019. V. 7. Art. 8.
2. Alves A.N., Oliveira M.M., Koyama T. et al. Ecdysone coordinates plastic growth with robust pattern in the developing wing // eLife. 2022. V. 11. Art. e72666.

3. Nijhout H.F., Grunert L.W. The cellular and physiological mechanism of wing-body scaling in *Manduca sexta* // Science. 2010. V. 330. № 6011. P. 1693–1695.
4. Chauhan N., Shrivastava N.K., Agrawal N., Shakarad M.N. Wing patterning in faster developing *Drosophila* is associated with high ecdysone titer and wingless expression // Mech. Dev. 2020. V. 163. Art. 103626.
5. Mirth C.K., Saunders T.E., Amourda C. Growing up in a changing world: environmental regulation of development in insects // Annu. Rev. Entomol. 2021. V. 66. P. 81–99.
6. McKenna K.Z., Tao D., Nijhout H.F. Exploring the role of insulin signaling in relative growth: a case study on wing-body scaling in Lepidoptera // Integr. Comp. Biol. 2019. V. 59. № 5. P. 1324–1337.
7. Brakefield P.M., Frankino W.A. Polyphenisms in Lepidoptera: Multidisciplinary approaches to studies of evolution and development // Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences / Eds. Whitman D.W., Ananthakrishnan T. N. Enfield: Science Publ., 2009. P. 337–368.
8. Simpson S.J., Sword G.A., Lo N. Polyphenism in insects // Curr. Biol. 2011. V. 21. № 18. P. R738–R749.
9. Richard G., Jaquiéry J., Le Trionnaire G. Contribution of epigenetic mechanisms in the regulation of environmentally-induced polyphenism in insects // Insects. 2021. V. 12. № 7. Art. 649.
10. Frazier M.R., Harrison J.F., Kirkton S.D., Roberts S.P. Cold rearing improves cold-flight performance in *Drosophila* via changes in wing morphology // J. Exp. Biol. 2008. V. 211. № 13. P. 2116–2122.
11. Fraimout A., Jacquemart P., Villarroel B. et al. Phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* wing to developmental temperature: implications for flight // J. Exp. Biol. 2018. V. 221. № 13. Art. jeb166868.
12. Rohner P.T., Roy J., Schäfer M.A. et al. Does thermal plasticity align with local adaptation? An interspecific comparison of wing morphology in sepsid flies // J. Evolution. Biol. 2019. V. 32. № 5. P. 463–475.
13. Solensky M.J., Larkin E. Temperature-induced variation in larval coloration in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) // Ann. Entomol. Soc. Am. 2003. V. 96. № 3. P. 211–216.
14. Stoehr A.M., Goux H. Seasonal phenotypic plasticity of wing melanisation in the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) // Ecol. Entomol. 2008. V. 33. № 1. P. 137–143.
15. Sourakov A. Temperature-dependent phenotypic plasticity in wing pattern of *Uteheisa ornatrix bella* (Erebidae, Arctiinae) // Trop. Lepid. Res. 2015. V. 25. № 1. P. 34–45.
16. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 452 с.
17. Vermeulen A.C. Elaborating chironomid deformities as bioindicators of toxic sediment stress: the potential application of mixture toxicity concepts // Ann. Zool. Fennici. 1995. V. 32. P. 265–285.
18. Imasheva A.G., Loeschke V., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Effects of extreme temperatures on phenotypic variation and developmental stability in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila buzzatii* // Biol. J. Linn. Soc. 1997. V. 61. № 1. P. 117–126.
19. Polak M., Tomkins J.L. Developmental instability as phenodeviance in a secondary sexual trait increases sharply with thermal stress // J. Evolution. Biol. 2012. V. 25. № 2. P. 277–287.
20. Zhu X., Xu X., Zhou S. et al. Low temperature exposure (20°C) during the sealed brood stage induces abnormal venation of honey bee wings // J. Apicult. Res. 2018. V. 57. № 3. P. 458–465.
21. Yablokov A.V., Eatyn V.J., Pritikina L.N. Variability of wing venation of the dragonfly // Beitrage zur Entomologie. 1970. V. 5. № 6. P. 503–526.
22. Орлов Л.М. Жилкование крыла златоглазки *Chrysopa adspersa* Wesm. (Chrysopidae, Neuroptera) как модель микроэволюционных исследований // Журн. общ. биол. 1975. Т. 35. № 6. С. 902–913.
23. Фролов А.Н. Влияние характера питания на изменчивость жилкования крыла у бабочек кукурузного мотылька // Экология. 1983. Т. 14. № 1. С. 87–88.
24. Козлов М.В. Функциональная морфология крыльев и изменчивость их жилкования у низших чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigidae – Tischeriidae) // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. № 2. С. 238–247.
25. Perfil'eva K.S. Wing venation anomalies in sexual individuals of ants (Hymenoptera, Formicidae) with different strategies of mating behavior // Entomol. Rev. 2000. V. 80. № 9. С. 1181–1188.
26. Lopuch S., Toflski A. The relationship between asymmetry, size and unusual venation in honey bees (*Apis mellifera*) // Bull. Entomol. Res. 2016. V. 106. № 3. P. 304–313.
27. Eligül H., Koca A.Ö., Kandemir İ. Forewing deformations in Turkish honey bee populations // Uludag Bee Journal. 2017. V. 17. № 2. P. 72–81.
28. Солонкин И.А., Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О., Ослана Т.С. Классификация и закономерности проявления нарушений жилкования крыльев белянок (Lepidoptera: Pieridae) на примере боярышницы *Aporia crataegi* L. // Евразиатский энтомол. журн. 2017. Т. 16. № 6. С. 579–589.
29. Gülmek Y. Teratology in the solitary wasp family Sphecidae (Insecta: Hymenoptera) // Biologia. 2019. V. 74. № 10. P. 1349–1357.
30. Can İ. Wing venation abnormalities in the solitary wasp family Crabronidae (Insecta: Hymenoptera) // J. Entomol. Res. Soc. 2022. V. 24. № 2. P. 219–232.
31. Ross K.G., Robertson J.L. Developmental stability, heterozygosity, and fitness in two introduced fire ants

- (*Solenopsis invicta* and *S. richteri*) and their hybrid // Heredity. 1990. V. 64. № 1. P. 93–103.
32. Clarke G.M. Patterns of developmental stability of *Chrysopa perla* L. (Neuroptera: Chrysopidae) in response to environmental pollution // Environ. Entomol. 1993. V. 22. № 6. P. 1362–1366.
33. Smith D.R., Crespi B.J., Bookstein F.L. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization // J. Evolution. Biol. 1997. V. 10. № 4. P. 551–574.
34. Padró J., Carreira V., Corio C. et al. Host alkaloids differentially affect developmental stability and wing vein canalization in cactophilic *Drosophila buzzatii* // J. Evolution. Biol. 2014. V. 27. № 12. P. 2781–2797.
35. Solonkin I.A., Zakharova E.Yu., Shkurikhin A.O. Wing venation abnormalities in the black-veined white *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae): insight in terms of modern phenetics // Entomol. Rev. 2021. V. 101. № 6. P. 778–791.
36. Tammaru T., Esperk T. Growth allometry of immature insects: larvae do not grow exponentially // Funct. Ecol. 2007. V. 21. № 6. P. 1099–1105.
37. Grunert L.W., Clarke J.W., Ahuja C. et al. A quantitative analysis of growth and size regulation in *Manduca sexta*: the physiological basis of variation in size and age at metamorphosis // PLOS One. 2015. V. 10. № 5. Art. e0127988.
38. Nijhout H.F., Cinderella M., Grunert L.W. The development of wing shape in Lepidoptera: mitotic density, not orientation, is the primary determinant of shape // Evol. Dev. 2014. V. 16. № 2. P. 68–77.
39. Solonkin I.A., Shkurikhin A.O., Oslina T.S., Zakharova E.Y. Changes in the body size of black-veined white, *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae), recorded in a natural population in response to different spring weather conditions and at different phases of an outbreak // Eur. J. Entomol. 2021. V. 118. P. 214–224.
40. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: Гошицкий, 2013. 610 с.
41. Rohlf F.J. TpsDig Version 2.32. 2021. URL: <http://sb-morphometrics.org>
42. Rohlf F.J. TpsUtil Version 1.81. 2021. URL: <http://sb-morphometrics.org>
43. Погода и климат. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=28440>
44. Blunck H., Wilbert H. Der Baumweißling *Aporia crataegi* (L.) (Lep., Pieridae) und sein Massenwechsel // Zeitschrift für angewandte Entomologie. 1962. V. 50. № 1/4. P. 166–221.
45. Тураев Н.С. Паразиты и их роль в подавлении массового размножения боярышницы // Труды Свердловского СХИ. 1964. Т. 11. С. 331–335.
46. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР / Ред. Ильинский А.И., Тропин И.В. М.: Лесная промышленность, 1965. 524 с.
47. Бабенко З.С. Насекомые-фитофаги плодовых и ягодных растений лесной зоны Приобья. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1982. 270 с.
48. Осипенко Т.И. Листогрызущие чешуекрылые-вредители яблони (листовертки, боярышница) и биологическое обоснование мер борьбы с ними в условиях Центральной степи Украины: Автoref. дис... канд. биол. наук. Умань, 1984. 15 с.
49. Brooks M.E., Kristensen K., van Benthem K.J. et al. glmmTMB: balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling // The R Journal. 2017. V. 9. № 2. P. 378–400.
50. Schielzeth H. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients // Methods Ecol. Evol. 2010. V. 1. № 2. P. 103–113.
51. Ver Hoef J.M., Boveng P.L. Quasi-Poisson vs. negative binomial regression: how should we model overdispersed count data? // Ecology. 2007. V. 88. № 11. P. 2766–2772.
52. Lindén A., Mäntyniemi S. Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data // Ecology. 2011. V. 92. № 7. P. 1414–1421.
53. Hartig F. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.6. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
54. Lenth R.V. Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.8.8. 2023. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
55. Fox J., Weisberg S. An R Companion to Applied Regression. 2019. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
56. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. 2023. URL: <https://www.R-project.org/>
57. Nijhout H.F., Laub E., Grunert L.W. Hormonal control of growth in the wing imaginal disks of *Junonia coenia*: the relative contributions of insulin and ecdysone // Development. 2018. V. 145. № 6. Art. dev160101.
58. Шкурихин А.О., Захарова Е.Ю., Ослина Т.С., Солонкин И.А. Изменчивость морфофизиологических признаков самцов и самок *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в зависимости от времени вылета имаго // Экология. 2018. № 4. С. 325–330. [Shkurikhin A.O., Zakharova E.Y., Oslina T.S., Solonkin I.A. Variation in morphophysiological traits of male and female *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) depending on the timing of adult emergence // Russ. J. of Ecology. 2018. V. 49. № 4. P. 356–361]. DOI: 10.1134/S1067413618040124
59. Arendt J.D. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa // Quart. Rev. Biol. 1997. V. 72. № 2. P. 149–177.

60. De Block M., Campero M., Stoks R. Developmental costs of rapid growth in a damselfly // *Ecol. Entomol.* 2008. V. 33. № 2. P. 313–318.
61. Yata O. Comparative morphology of the pupal forewing tracheation in some Japanese species of the family Pieridae (Lepidoptera) // *Kontyû*. 1981. V. 49. № 2. P. 245–257.
62. Fischer K., Karl I. Exploring plastic and genetic responses to temperature variation using copper butterflies // *Clim. Res.* 2010. V. 43. № 1/2. P. 17–30.
63. Gibbs M., Wiklund C., Van Dyck H. Temperature, rainfall and butterfly morphology: does life history theory match the observed pattern? // *Ecography*. 2011. V. 34. № 2. P. 336–344.
64. Wilson R.J., Brooks S.J., Fenberg P.B. The influence of ecological and life history factors on ectothermic temperature–size responses: Analysis of three Lycaenidae butterflies (Lepidoptera) // *Ecol. Evol.* 2019. V. 9. № 18. P. 10305–10316.
65. Whitman D.W., Agrawal A.A. What is phenotypic plasticity and why is it important // *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences* / Eds. Whitman D.W., Ananthakrishnan T. N. Enfield: Science Publ., 2009. P. 1–63.
66. Stearns S.C., Kaiser M., Kawecki T.J. The differential genetic and environmental canalization of fitness components in *Drosophila melanogaster* // *J. Evolution. Biol.* 1995. V. 8. № 5. P. 539–557.

EFFECT OF WEATHER CONDITIONS DURING POST-DIAPAUSE DEVELOPMENT OF BLACK-VEINED WHITE *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) ON THE VARIATION OF WING VENATION

I. A. Solonkin^a, *, E. Yu. Zakharova^a, A. O. Shkurikhin^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
Russia 620144 Ekaterinburg
e-mail: igorsolonkin@yandex.ru

Abstract – The work studied the effects of air temperature and precipitation during the post-diapause development of pre-imaginal stages, as well as wing size, on the occurrence of deviations from normal wing venation in *Aporia crataegi*. Samples collected from a natural population in the southern Sverdlovsk region from 2013 to 2022 were analyzed. The occurrence of wing venation abnormalities was shown to be depend on weather conditions during the development of larvae and pupae in spring, as well as the size of the adults. Some variants were more frequent in years with cold and rainy springs, while the occurrence of others was not dependent on the weather. Certain wing venation abnormalities were more common in small adults, while others were more common in larger individuals. The results obtained indicate a variable degree of canalization and sensitivity of wing vein development in *Aporia crataegi* to the effects of environmental factors.

Keywords: variation, developmental canalization, wing, venation abnormalities, Lepidoptera, black-veined white