

ISSN 0367-0597

Номер 3

Май - Июнь 2023



ЭКОЛОГИЯ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2023

Роль экононов как элементарных популяционно-ценотических групп в интеграции эволюционно-экологических процессов <i>А. Г. Васильев</i>	163
Закономерности лесовосстановительных сукцессий на заброшенных сельскохозяйственных землях Башкирского Предуралья <i>П. С. Широких, Н. И. Федоров, И. Р. Туктамышев, И. Г. Бикбаев, В. Б. Мартыненко</i>	179
Филогеография видов дуба в Крыму выявляет плейстоценовые рефугиумы и пути миграций <i>С. А. Семерикова, С. М. Подергина, А. Н. Ташев, В. Л. Семериков</i>	188
Температурный эффект на эмиссию CO ₂ ксилотрофными грибами и древесным дебрисом <i>Д. К. Диярова, В. Д. Владыкина, В. А. Мухин</i>	204
Новый метод определения календарного возраста растений <i>Heracleum sosnowskyi</i> и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуляциях вида на Севере <i>И. В. Далькэ, С. П. Маслова, С. Н. Плюснина, Е. С. Зрайченко, Ю. А. Бобров</i>	212
Реконструкция условий среды Приобья и Прииртышья по ископаемой фауне грызунов <i>С. Е. Голованов, Д. Г. Маликов</i>	220
Влияние гипомагнитных условий и изменения солености воды на продукционные и морфометрические показатели <i>Daphnia magna</i> Straus <i>А. А. Сизова, Д. А. Сизов, В. В. Крылов</i>	228
Влияние факторов окружающей среды на динамику зоопланктона соленого озера Кулундинское (Западная Сибирь) <i>Л. В. Веснина, Д. М. Безматерных</i>	235

УДК 574.3:575.21:576.12

РОЛЬ ЭКОНОВ КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИОННО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП В ИНТЕГРАЦИИ ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

© 2023 г. А. Г. Васильев*

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

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

Поступила в редакцию 31.10.2022 г.

После доработки 21.11.2022 г.

Принята к публикации 09.01.2023 г.

Предложена популяционно-ценотическая концепция экона — элементарной структурно-функциональной группы (СФГ) в ценопопуляции. Экон обладает бинарными свойствами, поскольку в реальном масштабе времени одновременно проявляется как часть ценопопуляции и как часть локального сообщества, т.е. выступает в роли элементарной популяционно-ценотической структуры, особи которой фенотипически однородны и параллельно выполняют определенные популяционные и ценотические функции. Рассмотрена роль экон в микро-, мезо- и макроэволюционных процессах, и на этой основе оценены возможные эволюционно-экологические интегративные механизмы быстрых микро- и макроэволюционных процессов в Антропоцене. Новая концепция экона позволяет интегрировать процессы микро-, мезо- и макроэволюции на основе недавно выявленных механизмов трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических изменений, параметризующих определенные перестройки морфогенеза. Поскольку все процессы (микро-, мезо- и макроэволюция) изменения экон в ценопопуляциях протекают в реальном времени, но с разной эффективностью, теоретически возможно приблизиться к прогнозированию наступления региональных биоценотических кризисов, сопоставляя морфогенетические реакции экон симпатрических видов сообществ на благоприятные и неблагоприятные условия развития, вызванные сочетанием климатогенных, антропогенных и биотических факторов.

Ключевые слова: экон, ценопопуляция, таксоцен, эпигенетика, морфогенез, микроэволюция, макроэволюция

DOI: 10.31857/S0367059723030083, **EDN:** FOQXRQ

Эволюционная экология зародилась еще в середине прошлого века [1–4], но собственно эволюционные аспекты экологии начали все больше привлекать внимание исследователей только в последние десятилетия [5–9]. Это обусловлено главным образом тем, что были обнаружены многочисленные примеры быстрых микроэволюционных изменений в исторически характерные времена [10–12], значительная часть которых обусловлена действием климатогенных [13] и антропогенных [14] факторов. Интерес к быстрым микроэволюционным изменениям усилился после открытия в последние десятилетия феномена эпигенетической наследственности — трансгенерационного наследования стресс-индуцированных изменений эпигенетических профилей ДНК, влияющих на перестройки морфогенеза [12, 15, 16]. Благодаря этому была сформирована концепция расширенного эволюционного синтеза — РЭС (Extended Evolutionary Synthesis — EES) [17–19], основанная на особом понимании роли эпигене-

тической наследственности в быстрых микроэволюционных процессах [20–22].

Напомним, что термины микроэволюция и макроэволюция связывают с именами А.Н. Северцова [23], Ю.А. Филипченко [24, 25] и Н.В. Тимофеева-Ресовского [26, 27], причем проблема соотношения микро- и макроэволюционных процессов, несмотря на почти вековое существование понятий, по-прежнему предмет постоянных дискуссий и пока еще далека от своего решения [7, 28–30]. Многие эволюционисты процессы микроэволюции традиционно относят исключительно к внутривидовым изменениям (в основном генетическим) на уровне популяций и более крупных внутривидовых группировок [3, 4, 22, 23, 27, 31, 32]. Принято считать, что макроэволюционные процессы имеют большую продолжительность во времени и связаны с эволюцией надвидовых таксонов [4, 33–39]. Как полагают многие авторы [40–44], макроэволюция не может быть сведена к простому пролонгированию про-

цесса микроэволюции и ее механизмов и должна иметь свои собственные законы и проявления. Известен и противоположный взгляд, когда утверждается, что механизмы микро- и макроэволюции во многом едины, различаясь лишь продолжительностью времен [4]. Следует отметить, что Е. Абухейф [45] считал необходимым выделить промежуточный уровень — мезоэволюционный процесс (мезоэволюцию), т.е. параллельные эволюционные изменения у близких видов. Термин мезоэволюция ранее предлагался и другими авторами [31, 46, 47], но Е. Абухейф понимает под ним особую ситуацию, связанную с развитием, генетическими и эпигенетическими механизмами, позволяющими близким по происхождению видам изменяться сходным образом, т.е. параллельно, используя те же развитийные механизмы и те же самые гены с главным эффектом в ответ на действие определенных изменений среды [45]. Полагаю, что понимание связи между микро- и макроэволюцией как эволюционно-экологическими процессами во многом определяется выявлением интеграционных взаимодействий между популяционным и ценопопуляционным уровнями организации биосистем [9, 48, 49].

Термин ценопопуляция первоначально использовали в ботанической практике [50–52], обозначая ценопопуляционный фрагмент популяции конкретного вида, являющийся частью локального биоценоза. Мы предложили применять термин ценопопуляция и для относительно малоподвижных и оседлых видов животных, например некоторых видов насекомых, грызунов и насекомоядных млекопитающих [53, 54]. Особи, входящие в состав ценопопуляций, различаются по возрасту, полу, принадлежности к сезонным поколениям, фазам метаморфоза, функциональным морфам и другим структурно-функциональным группам (СФГ). Исходя даже только из этого, представляется, что ценопопуляция не может быть наименьшей элементарной группой на стыке популяционных и ценопопуляционных процессов в биоценозах. Внутри ценопопуляций функционируют элементарные СФГ — универсальные группы однородных особей, одновременно (параллельно) выполняющие определенные популяционные и ценопопуляционные функции. Возникает необходимость в терминологическом обозначении подобных структур. На роль такой элементарной СФГ, выполняющей одновременно внутривидовую и ценопопуляционную функции, вполне подходит **экон**.

Понятие **экон** (есоне) было предложено Г. Хитуолом [55], но изначально трактовалось им весьма широко — от внутривидовых группировок до близких видов. Данный термин, по-видимому, из-за широкого его толкования привел к разночтениям и не был принят современниками. Однако в XXI в. “экон” с упоминанием его автора

вновь был включен в научный обиход П.В. Озерским [56, 57], а позднее И.А. Вислобоковой [58].

Цель данного обзора — попытка концептуально рассмотреть роль экон в микро-, мезо- и макроэволюционных процессах и на этой основе оценить возможные эволюционно-экологические интегративные механизмы быстрых микро- и макроэволюционных процессов в свете прогнозируемых в Антропоцене [14, 59, 60] региональных биоценологических кризисов [41, 61–64].

ЭКОН КАК СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГРУППА (СФГ) ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ

Понятие “экон” использовал П.В. Озерский в своей концепции экологической ниши, приведя определение термина, данное Г. Хитуолом [55] для характеристики “вида или какого-либо компонента вида (как-то: стадии жизненного цикла, возрастного класса, морфы или пола), члены которого имеют один и тот же характер использования ресурсов и одни и те же нишевые характеристики, при этом отличаясь от других таких компонентов или видов” (55, р. 18; цит. по [65], с. 5). По П.В. Озерскому [56, 66] экон — элементарная популяционная структура — часть особей популяции, имеющих специфичные фенотип и нишу. Следует согласиться с П.В. Озерским, что термин экон можно использовать не столько для видов, сколько главным образом для характеристики структурированности и разнообразия конкретной популяции. По сути “эканы” как часть ценопопуляции соответствуют той или иной СФГ (см. выше).

Недавно И.А. Вислобокова [58], упомянув работу Г. Хитуола [55], предложила иную концепцию экона, рассматривая его в качестве элементарной фундаментальной единицы эволюционирующего палеобиосферного пространства-времени, т.е. понимая экон как эволюционное единство вида и его экологической ниши. Автор этой концепции справедливо считает, что “виды не внедряются в экологические ниши и не переходят в другие ниши (как иногда предполагается), а меняются вместе с нишей” ([58], с. 8). Такое понимание вида и его экологической ниши ранее высказывалось и другими авторами.

Подчеркнем, однако, что по И.А. Вислобоковой термин ниша вида в целом соответствует понятию фундаментальной ниши (ФН), причем феномен реализованной ниши (РН) она упрощает, утверждая, что “В природе фундаментальной нише соответствует реализованная ниша” ([58], с. 8). В нашем понимании РН вида не является полным соответствием ФН, она крайне динамична, изменчива, может существенно отличаться по характеристикам даже в соседних смежных локалитетах и тем

более в разных частях ареала вида, зависит от локальных факторов биотического окружения, антропогенного и климатогенного влияния. Изменения и модификационные флуктуации адаптивных параметров РН далеко не всегда ведут к эволюционным перестройкам, но иногда при длительных климатических и ландшафтных трендах могут обеспечить накопленный ортогенетический эффект эволюции (вид тогда действительно изменится вместе с нишей).

В данном обзоре мы не будем рассматривать историю представлений об экологической нише (ЭН), которые кочуют из одной сводки в другую, а также прошлые и современные теории ЭН, поскольку эти аспекты хорошо представлены в публикациях. Недавно мы также рассмотрели их в специальном обзоре [67]. Напомню лишь, что Дж. Гриннелл [68], еще в начале XX в. предложивший понятие ЭН как специфичного местообитания, ввел этот термин “для обозначения основной единицы распределения, в пределах которой данный вид удерживают его структурные и инстинктивные ограничения ...; на одной и той же территории не может быть двух видов, которые долго занимали бы совершенно идентичную экологическую нишу” ([68], цит. по [69], с. 120). Пространственная трактовка ЭН по Гриннеллу зародила стойкое представление о незанятой или “свободной нише” [70, 71]. При этом часто ошибочно считают, что другой вид может занять свободную нишу. До сих пор идут споры о том, является ли ЭН свойством вида или ценоза, поскольку вне популяции и сообщества ниши не актуальны (см. [72]).

Традиционно экологическая ниша отражает свойства, возможности, требования и реакции вида, являясь категорией, обусловленной самим видом, а не характеристикой среды обитания [58, 65, 67, 73–75]. Свободные ниши не существуют, а имеются условия и свободные ресурсы, которые виды могут освоить при формировании у них необходимых адаптаций, т.е. реализованных ниш. Исчезновение или вымирание вида неизбежно приводит к исчезновению в сообществе его атрибута – ниши. Ценоз “предоставляет” ценопопуляциям синтопных видов “экологические лицензии” (ЭЛ) – потенциально доступные местообитания, включающие необходимые условия и ресурсы, которые действительно могут быть свободными или частично используются другими видами, способными их освоить. Исходно термин ЭЛ предложил К. Гюнтер [76], но его более содержательную трактовку позднее дали В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатов [73, 77]: ЭЛ успешно решает коллизию потенциально “свободной ниши”, заменив ее “свободной лицензией”, служит потенциально доступной или “свободной” частью среды обитания, которую может освоить (занять) уже существующая или формирующаяся эко-

логическая ниша вида. В эволюционно-экологическом смысле видообразование как начальный элементарный акт макроэволюции связано с преобразованием всей экосистемы, т.е. новый вид либо должен физически вытеснить вид-конкурент, либо сформировать новую измененную нишу [77]. Поэтому роль сообщества в видообразовании очень велика [41].

“Концепция экона” по И.А. Вислобоковой [58] существенно отличается от первичного толкования термина его создателем Г. Хитуолом и другими авторами. Ее “экон” представляет собой попытку ввести в палеобиологию и неонтологию особую дополнительную трактовку ЭН видов как элементарных палеобиологических и палеогеографических эволюирующих единиц, одновременно испытывающих как давление окружающей абиотической и биотической среды, так и оказывающих на нее активное воздействие. Мы полагаем, что такая привязка термина “экон” допустима, но, на наш взгляд, она не рациональна, поскольку понятия “фила” и “фратрия” уже подразумевают выполнение тех же функций элементарных палеобиологических единиц эволюционного процесса. Если учитывать правильную позицию И.А. Вислобоковой о неразрывном единстве вида и его экологической ниши, которая сходна с точкой зрения ряда других авторов [67, 73, 77], то экон здесь, вероятно, становится избыточным термином.

Полагаю, что термин “вид” в таком понимании единого целого с его экологической нишей и ареалом остается традиционным и вполне операциональным понятием для экологии, палеоэкологии и палеогеографии и не требует замены на “экон”. При этом, безусловно, структура экон у каждого вида специфична. Во всех ценопопуляциях вида разнообразие СФГ (экон) обычно представлено сходным набором. Каждый экон специализирован, т.е. выполняет определенные функции как внутри популяции, так и в группе ценопопуляций симпатрических видов сообщества. В этом смысле каждый экон на уровне вида как общая для него структурно-функциональная единица в известном смысле универсален. Однако в разных локалитетах (биотопах), которые населяет вид, конкретный экон будет проявлять некоторые особенности (внутривидовую изменчивость) уже по той причине, что нет двух абсолютно одинаковых в экологическом отношении участков земного шара, поэтому требования к ЭН в каждом локалитете неизбежно будут различными. Расширить понятие экон до уровня вида возможно лишь теоретически, но при этом он сразу перестанет быть экон, а станет бывшим экон, который получил ЭЛ, стал экоморфой/биоморфой, а потом и видом, распространив свои новые “видовые” черты на особей всех конспецифичных популяций. При этом одновременно будет сформирована иная популяционно-

ценотическая структура эконо для нового вида и сообщества.

В русле эволюционных макроэкологических представлений толкование вида-экона, предложенное И.А. Вислобоковой [58], крайне интересно, но допустимо лишь на уровне, близком к роду или трибе в рамках собственно макротаксона и его эволюции. Последнее требует создания особой терминологии для этих филетических уровней, которые выше внутривидового. В качестве таких понятий предлагаю ввести на уровне вида **эйдокон**, который соответствует виду-экону И.А. Вислобоковой, а на уровне макротаксона можно рассматривать **макроэкон**. Полагаю, однако, что исходное понятие экона Г. Хитуола [55] в основном соответствует иерархическому уровню ниже вида. При этом действительно оно имеет ключевое значение для понимания механизмов как микро-, так и мезо- и макроэволюционных процессов. Собственно это мы и постараемся далее обосновать.

Экон в составе популяции близок к понятию “биотип” В.Л. Иоганнсена [78, 79], т.е. внутривидовой (внутрипопуляционной) группе наследственно близких особей со сходной физиологической и/или морфофункциональной реакцией на одни и те же факторы среды. Биотип исходно не был связан с характеристикой сходства ниш представляющих его особей, но это содержание косвенно вытекает из определения термина. Поэтому “экон” Хитуола в морфофизиологическом отношении синонимичен “биотипу” Иоганнсена и тоже пригоден для анализа внутрипопуляционного морфофункционального разнообразия. В то же время применение термина “экон” для группы видов со сходной экологической функцией, как предлагал Г. Хитуол, не представляется перспективным, так как “таксоцен” [7, 80, 81] лучше отражает суть явления.

Комплекс таксономически близких видов со сходными экологическими функциями в сообществе предложено рассматривать как особый тип гильдии — таксоцен [7, 80, 82, 83]. Термин таксоцен применен А. Ходоровски [82], а затем подхвачен Дж. Хатчинсоном [83], которому принадлежит следующее определение таксоцена: “Это все группы видов и представители надвидовых таксонов, встречающиеся в данной ассоциации” ([83], с. 231). Такое определение не было строгим, поэтому термин иногда трактовали лишь как список видов данной местности. Однако речь в данном случае вовсе не идет о сравнении таксономических списков видов, что ранее справедливо критиковали [41, 84], а о сходной экологической роли их ценопопуляций в сообществе [7, 53, 80]. По моим представлениям, локальный таксоцен — это группа таксономически близких симпатрических видов экологической гильдии, населяющих локальный

биоценоз, а не все члены сообщества. Локальные таксоцены представлены синтопными ценопопуляциями родственных симпатрических видов (принадлежащих одному и тому же роду или в крайнем случае близким семействам) со сходными ценотическими функциями (ценотической специализацией) и относительно близкими экологическими нишами. Подчеркнем, что сходство ниш при этом не может быть существенным, поскольку любые виды по определению не могут иметь идентичные ЭН, а близкие виды, напротив, часто имеют различающиеся ниши для того, чтобы избежать конкуренции. Поскольку локальный таксоцен проявляет себя не только как фрагмент сообщества, но и выступает как его функциональная единица [69], он может служить несколько упрощенной моделью локального сообщества [7, 53]. В качестве примера таксоцена можно рассматривать синтопное население таксономически близких видов землероек рода *Sorex* [53, 85, 86].

Итак, для характеристики на внутривидовом уровне структурно-функциональной группы (СФГ) особей вида со сходными морфофункциональной реакцией и экологической нишей потенциально приемлемы термины экон и биотип, а на ценотическом — экон и таксоцен, т.е. понятие экон характеризует сразу два аспекта. В нашем понимании представители экона выполняют бинарную функцию: с одной стороны являются определенной СФГ в составе ценопопуляции, а с другой выполняют определенную ценотическую функцию данного вида, входя как его структурно-функциональный элемент в состав локального многовидового сообщества. Другими словами, экон одновременно, причем в реальном масштабе времени, функционирует и как часть ценопопуляции, и как часть локального сообщества, т.е. выступает в роли элементарной популяционно-ценотической структуры.

ФЕНОМ, ФЕНОТИП И ЭКОН

Термин феном первоначально был применен Б. Дэвисом [87] еще в середине XX в. и рассматривался как сумма общих экстрагенетических и нерепродуктивных частей клетки. В его трактовке феном — материальная основа фенотипа. Феномика сегодня — особое направление молекулярной генетики на стыке с биологией развития, нацеленное на систематическое изучение изменчивости фенотипов в полногеномном масштабе (genome-wide scale) [88]. Можно полагать, что феномика в дальнейшем будет направлена на анализ генетической и эпигенетической природы морфогенетической изменчивости и собственно становления фенома, относимого к тому или иному фенотипу.

Нечеткое изначальное толкование фенома позволяет попытаться дать ему новое определе-

ние. Феном — совокупность всех свойств особи, преобразующихся в онтогенезе от зиготы до сенильного состояния, включая субклеточные, клеточные, тканевые, органные, морфофизиологические и этологические особенности, которые служат необходимыми биоресурсами для поддержания ее жизни и участия в размножении [67]. С одной стороны, феном — это вероятностная копия единой для популяции эпигенетической поливариантной модели развития [89], а с другой — исторически формирующийся многофункциональный “биоинструмент”, выполняющий в популяции и сообществе необходимые экологические функции, главным образом трофические, репродуктивные и средообразующие (= средопреобразующие).

В свете эпигенетических представлений, предполагающих системное целостное становление фенома, фенотип — результат проявления одного из альтернативных путей развития, ведущих к формированию в популяции определенного в морфофункциональном отношении класса сходных феномов. Фенотип по В. Иогансену [90, 91], скорее, групповая, чем индивидуальная характеристика. Поэтому по отношению к конкретному индивидууму (феному) фенотип должен рассматриваться как многомерный критерий его классификации: отнесения фенома данной особи к тому или иному классу сходных феномов. Такой класс конструктивно и функционально близких феномов и является реализованным в процессе развития фенотипом. Внутри фенотипических классов (= фенотипов) феномы особей в значительной степени сходны, но морфофункционально отличаются от особей других подобных классов. Каждый фенотип как класс структурно и функционально сходных феномов может рассматриваться в качестве характеристики естественной структурно-функциональной группы (СФГ) внутри ценопопуляции или популяции. Каждая такая группа, или СФГ, выполняет определенные функции по поддержанию целостности и устойчивости популяции. Ранее Г.В. Оленев [92] предложил альтернативные типы онтогенеза в популяциях грызунов, связанные с ускорением и замедлением развития и созревания зверьков, относить к разным физиолого-функциональным группам (ФФГ). Фактически ФФГ — пример СФГ в виде экоморф, подразделенных по скорости и продолжительности протекания их онтогенеза. Представители каждой СФГ популяции будут, благодаря сходству феномов, иметь и сходные экологические ниши. Соответственно у каждой СФГ вместе с определенной изменчивостью феномов проявятся и специфические свойства их экологических ниш, а также выполняемых ими популяционных и ценоотических функций. Поэтому фенотип как класс сходных феномов на соответствующем эта-

пе онтогенеза характеризует особей, составляющих определенный экон.

ПОПУЛЯЦИОННО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЭКОНОВ

Системные ценоотические отношения обеспечивают сложнейший иерархически многоуровневый и многовидовой баланс между требованиями к устойчивому сохранению и воспроизводству биологических сообществ, с одной стороны, и структурой и функцией феномов их видовых представителей, с другой. Это исторически длительный итеративный процесс взаимной подгонки (коэволюции), который управляется в первую очередь ценоотическими отношениями и зависит от климатических флуктуаций и антропогенных факторов. Каждый вид “стремится” добывать ресурсы более эффективно, что выражается в изменении его строения и функционирования и векторизует дальнейшие направления исторических изменений его фенома. Другими словами, вид “стремится”, изменяя свою первичную экологическую нишу [67] — феном, выйти из-под жесткого ценоотического контроля. Если виду такое “удается”, то он уже может очень быстро измениться, а в иных случаях даже стать видом с высоким макроэволюционным (арогенетическим) потенциалом [49, 95, 96]. Высокая скорость изменений фенома потенциально вероятна при ослаблении нивелирующего ценоотического давления.

Термин “экон” не привязан к иерархии надорганизменных систем и в этом универсальном смысле также может быть крайне полезен. Он одновременно может рассматриваться в качестве элементарной групповой ниши (= субниши), имеющей определенную экоморфологическую выраженность для особей данной внутривидовой (внутрипопуляционной) группы [56, 66], и как структурно-функциональный элемент организации ценоза (= таксоцена). П.В. Озерский [75] также предложил термин “ценоэкон”: “ценоэкконы — подразделения ценопопуляций, составленные экологически сходными друг с другом особями” (с. 20). Автор термина предназначил его применение в первую очередь для построения консортивных связей на популяционном уровне. В нашем понимании ценоэкон представляется, по-видимому, избыточным понятием и уточнением, поскольку сам “экон” уже является одновременно и “ценоэкконом”, выполняя не только популяционную, но и одновременно ценоотическую функции. Поэтому экон интересен именно тем, что представляет собой пограничную элементарную СФГ, существующую в реальном времени и пространстве между двумя уровнями организации биосистем — популяционным и ценоотическим.

По моим представлениям, экон (= СФГ) является элементом популяционно-ценоотических

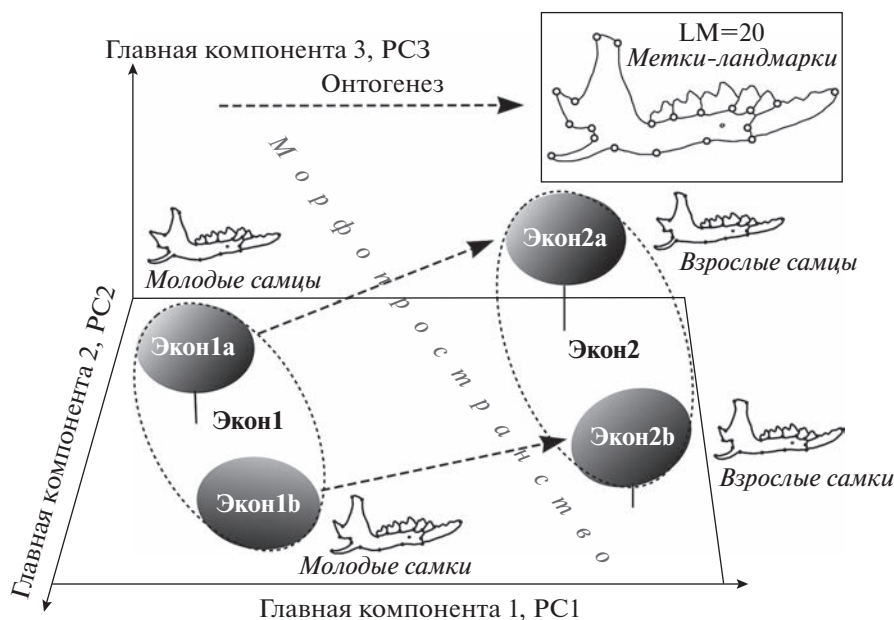


Рис. 1. Гипотетическое размещение эллипсоидов рассеивания ординат четырех экон — структурно-функциональных групп (с учетом их онтогенетических изменений) для ценопопуляции одного из видов землероек рода *Sorex* в общем морфопространстве трех первых главных компонент PC1–PC3: 1 — экон молодых особей, 2 — экон взрослых особей; а — субэкон самцов, b — субэкон самок.

взаимодействий и выступает как элементарная единица ценопопуляции и сообщества в одном “лице”. В структуре популяции и сообщества (таксоцена) экон занимает определенное место, выполняет фиксированный набор функций и представлен особями, имеющими сходные феномы, соответствующие данному популяционно-ценотическому фрагменту. В этом смысле экон является связующим звеном (мостом) между ценопопуляцией и сообществом. В таком бинарном толковании мы стремимся расширить понятие экон на два уровня биологической иерархии — популяционный и ценотический: внутри ценопопуляции экон фактически представлен как СФГ (= биотип), а на ценотическом уровне — часть видового компонента таксоцена (“ценоэкон” Озерского).

Экон отражает структурно-функциональное сходство данной группы особей популяции (ценопопуляции), но одни и те же особи на разных этапах онтогенеза и соответственно морфогенеза могут принадлежать разным эконам и выполнять разные функции в сообществе. Например, головастики и вышедшие после метаморфоза лягушки принадлежат разным эконам, выполняя разные синэкологические функции и имея существенные различия экологических ниш. То же можно сказать о личинках и имаго насекомых [56]. При этом исходный экон временно исчезает, а на основе тех же самых длящихся феномов (особей) формируется новый экон с определенными свойствами [56].

В ценопопуляции землероек рода *Sorex* примерами представителей разных экон являются молодые (сеголетки) самцы и самки, а также зимовавшие (взрослые) самцы и самки (см. рис. 1). Каждый из этих четырех экон выполняет в ценопопуляции и сообществе свои функции. Очевидно, что экон, например молодых самцов и самок, после зимовки преобразуются в экон взрослых самцов и самок, но в весенне-летний период экон молодых самцов и самок текущего года рождения длительно сосуществуют с эконными взрослых (зимовавших) самцов и самок прошлого года рождения из поколения родителей. Мы рассматриваем самцов и самок одной возрастной когорты как разные экон, однако они представляют собой функциональное единство относительно других возрастных групп ценопопуляции, т.е. могут быть формально отнесены к одному общему экону как его части — **субэконы**. В фазе репродукции половые различия нарастают и могут усилить функциональные различия, обусловленные особенностями ЭН самцов и самок. Однако при эволюционных преобразованиях оба пола, как правило, проявляют расчетанные общие тенденции, позволяющие их рассматривать как изменения одного общего экон.

Соответственно один из альтернативных путей развития, который привел к формированию исходного экон, а затем к появлению нового, на следующем этапе онтогенеза реализуется в виде группы похожих феномов, имеющих общий фенотип. При размножении благодаря феномену

эпигенетического трансгенерационного наследования [15, 22, 97, 98] этот путь развития, ведущий к данному фенотипу, в той или иной степени сохранится в эпигенетической системе популяции и сможет вновь осуществиться при ситуационном повторении условий. Особи, формирующие соответствующий экон, имеют сходную синэкологическую субнишу (см. [56]), но в развитии отношения относятся к эпигенетическому субкреоду [89], под которым мы понимаем один из возможных альтернативных вариантов главного пути развития особи (вида) — “креода” (по К.Х. Уолдингтону [99, 100]).

Креод и субкреоды зарегулированы эпигенетической системой пороговых ограничений, рекурсивно задающей весь веер допустимых программ и подпрограмм развития [89, 101]. Отдельный субкреод ведет к формированию сходных индивидуальных феноменов и является одним из возможных путей вероятностной реализации единой поливариантной программы развития особей популяции — “популяционного онтогенеза” [89]. Если мы рассматриваем экон как СФГ (или биотип), то все особи данной группы, т.е. близкие в наследственном отношении и проявляющие сходные или одинаковые физиологические и морфогенетические реакции на определенные условия среды, имеют не только сходные свойства генома и эпигенома, но и определенный фенотип — сходную фенотипическую реакцию (жизненную траекторию развития).

В этой связи особый интерес представляет интенсивно развивающаяся в последнее десятилетие эволюционно-экологическая проблематика, опирающаяся на представления о внутривидовой изменчивости жизненных циклов (life-history variability) и синдромов темпа (ритма) жизни — (pace-of-life syndrome — POLS) [93, 94]. Предполагается, что внутри популяции существует определенный потенциальный спектр жизненных циклов — жизненных траекторий, которые могут различаться по времени наступления онтогенетических этапов и проявлению эколого-функциональных особенностей, позволяющих особям данной популяции быстро адаптироваться к изменяющимся условиям среды. Ранее мы уже привели [92] пример “онтогенетических морф” грызунов с разной скоростью и продолжительностью жизни — ФФГ. Определенные жизненные траектории [93, 94], приводящие на разных этапах онтогенеза к формированию фенотипически определенных экон в составе ценопопуляции, обеспечивают не только ее устойчивость, но и за счет диффузной коэволюции при взаимодействии с ценопопуляциями других видов сообщества итеративно отшлифовывают и усиливают устойчивость его функционирования в целом.

В свете недавних открытий в эпигенетике [22, 97] следует ожидать, что наряду с молекулярно-генетической изменчивостью особей, входящих в экон, у них имеется возможность мобильно преобразовывать и трансгенерационно наследовать измененные эпигенетические профили (метилирование ДНК, перестройка мобильных элементов генома и др.), обуславливающие реализацию исторически накопленных популяцией определенных жизненных траекторий как потенциальных адаптивных модификаций. Сказанное выше о природе экона хорошо соотносится с представлениями о варьировании жизненных циклов особей и способствует их дальнейшему теоретическому развитию.

ЭКОН И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Если рассматривать роль экон в микроэволюционных перестройках популяций и ценопопуляций, то она главным образом сведется к изменению выполнения структурно-функциональной роли данной группы особей по поддержанию устойчивости их популяционной группировки в изменяющихся условиях. Каждый экон выполняет в ценопопуляции определенную роль по обеспечению ее функционирования. Изменения, происходящие в экон при микроэволюционных перестройках в ценопопуляции и/или популяции, могут в первую очередь затрагивать протекание их морфогенеза, включая изменения размеров, формы и конструкции отдельных морфоструктур — меронов (по С.В. Мейену). Изменение морфогенеза главным образом обусловлено изменением “нормальных” условий обитания, включая изменение климатогенных, трофических и топических факторов (ресурсов). В последнем случае к топическим факторам следует отнести свойство и размеры традиционно пригодных для обитания вида мест (биотопов), а также разнообразие микробиотопов (микросред) — microhabitats [102].

После катастрофических природных воздействий (засуха, наводнение, пожар, ураган, ветровал, вулканические процессы и проч.) может исчезнуть значительная часть пригодных для обитания вида биотопов, а на их месте появятся малоприспособленные или даже в основном не пригодные для жизни участки. В таких случаях для вида возможны пять основных сценариев реагирования: 1 — ничего не изменять, продолжать некоторое время жить в изменившейся неблагоприятной среде, испытывая сильный стресс, и постепенно вымереть; 2 — уйти на поиски новых пригодных территорий; 3 — снизив численность, заняв и использовать оставшиеся пригодные участки (микрорефугиумы), ожидая их восстановления; 4 — освоить за счет изменения поведения новые ранее недоступные ресурсы, но существовать в неблагоприятных условиях; 5 — пере-

строить морфогенез в направлении, позволяющем сформировать морфоструктуры, дающие возможность использовать иные природные ресурсы (удлинить клюв, увеличить размеры, изменить пропорции тела и проч.), что позволит снизить стресс и приспособиться к новой среде.

Экон конкретного вида может на первом этапе при хроническом климатогенном процессе, например общем потеплении климата, изменить морфогенез благодаря исторически сложившемуся пулу модификаций (“извлечь” имеющийся у большинства особей необходимый в данных условиях вариант модификации развития). По мере дальнейшего изменения климата на основе данной модификации при творческой поддержке отбора будет постепенно формироваться серия промежуточных вариантов модификаций морфогенеза, наведенных стресс-индуцированными эпигенетическими перестройками. В определенный момент при направленном изменении среды нормальная регуляция развития может быть нарушена (исчерпаются все основные субкреоды), и в ответ на это возрастет хаотический поиск организмами подходящего пути развития, что приведет к множественным абберациям, морфозам и уродствам (по И.И. Шмальгаузену). Вполне вероятно, что те или иные абберантные пути развития окажутся адекватными новой среде и при содействии отбора произойдет процесс изменения прежней нормы развития и синтеза (“накатывания”) новой нормы по ключевой модели М.А. Шишкина [103] в рамках его теории эпигенетической эволюции (ЭТЭ).

В соответствии с ЭТЭ необратимость эпигенетических изменений должна быть обусловлена тем, что преобразование конкретного пути — траектории развития (в нашем понимании — субкреода) — неизбежно повлияет на другие пути (деформирует их в той или иной степени), что не позволит в дальнейшем вернуться к исходному состоянию эпигенетической системы. Поэтому эпигенетические перестройки в дальнейшем не смогут стать обратимыми из-за множественности произошедших в системе изменений. Потенциально доступные модификации, т.е. уже имеющиеся в пуле, исторически сложившемся у популяции/вида, при наступлении провоцирующих их экологических условий не смогут в точности воспроизвестись в феноме, как было при их становлении. В этом смысле модификационный ответ может быть приблизительным, но будет способен проявиться не единично, а массово у многих представителей данной популяции/вида, что позволит обеспечить его быструю селективную “доводку” до требуемого состояния, если изменение будет полезным популяции и усилено отбором.

Такая модель во многом напоминает гипотетический механизм работы принципа “органического

или совпадающего отбора” Д.М. Болдуина — К.Л. Моргана — Г.Ф. Осборна, независимо сформулированного тремя авторами в 1896 г. Согласно этому принципу модификации (Д.М. Болдуин [104] называл их аккомодации) — основа для формирования новых эволюционных изменений. Механизм органического или совпадающего отбора, названный позднее “эффектом Болдуина” (“Baldwin Effect”), состоит в замене модификаций сходными по фенотипическому выражению наследственными изменениями. Брайан Халл [105], один из основателей направления эволюционной биологии развития “Evo-Devo”, посвятил эффекту Болдуина обзорную статью, в которой подчеркнул серьезность аргументов в его пользу в свете современных представлений о природе фенотипической пластичности.

Каждая траектория развития ведет к определенному фенотипическому состоянию — серии сходных по размерам, форме, структуре и функциям феномов. Каждая особь может реализовать почти любую траекторию развития, но с определенной вероятностью, заданной эпигенетическим ландшафтом популяции [89, 101]. Субкреоды реализуются в феноме обычно с меньшей вероятностью, чем основной креод [89]. Эпигенетический ландшафт популяции [101] определяет для каждой особи основной набор инвариантных траекторий развития. В то же время в пределах одного и того же фенотипа могут реализоваться новшества и различия между феномами, обусловленные соматическими эффектами и стресс-индуцированными изменениями эпигенома.

Микроэволюционная перестройка на уровне экона должна затронуть не только сам экон и ценопопуляцию, в которой он реализуется, но и всю популяцию (обычно серию ценопопуляций одного вида). Популяционная развитийная система в итоге микроэволюционной перестройки морфогенеза приобретет потенциальную возможность в условиях определенного биоценоза, т.е. в ценопопуляции, населяющей конкретный биотоп, реализовать в форме определенной изменчивости (в понимании Ч. Дарвина) новую модификацию как фенотип или набор близких фенотипов, соответствующих экону. Приобретенные черты фенотипа только тогда станут микроэволюционными событием, когда их потенциально смогут воспроизводить в феноме при определенных условиях все особи конкретного экона в данной популяции. Другими словами, пока эпигенетическая система популяции не встроит новую модификацию развития в общий пул потенциальных модификаций, микроэволюционный процесс еще не завершен.

Экон, являясь одновременно ценотической структурно-функциональной единицей — ценоэконом [75], конкретного локального сообщества,

занимающего определенный биотоп (фацию), прямо или косвенно воспринимает со стороны сообщества регуляторный сигнал о необходимости переключения на использование того или иного избыточного для него ресурса. После успешных перестроек морфогенеза и поведения, позволяющих частично использовать новый для ценопопуляции ресурс, экон тем самым “пошлет” сообществу запрос на получение экологической лицензии [77] — потенциального “права” в дальнейшем выполнять в ценозе новую функцию, расширив свою экологическую нишу. Приобретенная таким образом новая модификация фенома будет постепенно накапливаться в ценопопуляциях данного биотопа, распространяясь в популяции как инвариант возможности переключить развитие любой ее особи, онтогенез которой протекает в конкретном типе биоценоза. После встраивания этой морфогенетической траектории в систему “популяционно-онтогенеза” [89, 101] при творческой поддержке отбора она фиксируется в модификационном пуле популяции, выполняющем функцию “мобилизационного резерва” изменчивости.

Подобные морфогенетические изменения могут сравнительно быстро возникнуть при эпигенетической перестройке и дальнейшем их трансгенерационном наследовании [15, 97]. Таким путем (пока гипотетическим) на основе экона могут формироваться новые морфогенетические особенности популяции в ответ на первоначальные абиотические или ценотические сигналы. Фиксация стимулированных абиотической средой и ценозом изменений в развительной системе особей всей популяции будет означать осуществление микроэволюционных изменений — изменение отношения популяции к новому набору средовых ресурсов и условий (см. С.С. Шварц [4]). Очевидно, что данная перестройка “морфониши” [67] неизбежно определенным образом изменит фундаментальную и реализованную экологические ниши особей популяции. В свою очередь это может обеспечить повышение численности преобразованной популяции и усилить роль вида в сообществе. Последнее потенциально способно привести к эзогенетическим (в понимании В.В. Жерихина [41]) филоценогенетическим изменениям. Перестройка морфогенеза ценопопуляции одного вида может затем стимулировать ответные изменения у другого (или других), т.е. привести к их взаимным микроэволюционным и одновременно диффузным коэволюционным изменениям [10] макроэволюционного характера.

Описанный выше гипотетический случай адаптивного изменения морфогенеза и/или поведения, дающего в качестве модификации преимущество особям конкретного биоценоза по сравнению с особями, развивавшимися в другом типе биоценоза, может оказаться преадаптивным при освоении популяцией иных условий обита-

ния во времени и/или в пространстве. В дальнейшем в новых аналогичных условиях данная модификация может стать основой для дальнейших адаптивных морфогенетических преобразований в определенном направлении, параллельно канализируя как микроэволюционный процесс, так и начальные этапы филоценогенеза (как специогенеза по В.В. Жерихину [41]).

Быстрые микроэволюционные события могут осуществиться в течение нескольких десятилетий [10, 106] и происходить при начальном освоении видом новых условий, когда целевое сообщество, в которое проникла его форпостная популяция, еще не успело зарегулировать динамику численности вида и его ценотическую роль. В условиях жесткой ценотической регуляции быстрые изменения, вероятно, затруднены или невозможны. При отсутствии жесткой регуляции со стороны биотического сообщества domesticiрованные виды при искусственном отборе способны очень быстро изменять свои видовые морфофизиологические характеристики и формировать множество пород, диапазон разнообразия которых значительно превосходит диапазон межвидовых различий [107].

Подобные быстрые микроэволюционные изменения произошли с форпостными популяциями ондатры при ее интродукции на территории бывшего СССР в 30–60-е годы XX в. [106]. Мы установили, что значимые морфологические различия между северными и южными популяциями ондатры в Западной Сибири возникли через одно-два десятилетия после начала интродукции (из одной популяции), а за полувековой период времени произошли параллельные однонаправленные морфофункциональные изменения и у южных, и у северных ондатр (см. [106]). Первые (популяционные) изменения были связаны, скорее всего, с модификационными перестройками морфогенеза в условиях южного и северного регионов Западной Сибири, их дальнейшей подгонкой к местным условиям и фиксацией достигнутого за счет отбора результата. Вторые указывают на постепенное встраивание вида в новую ценотическую обстановку и сопровождаются направленными параллельными изменениями морфогенеза. Анализ межгрупповой изменчивости формы кормодобывающей структуры — мандибулы ондатры, отражающей популяционные “микро-” и ценотические “макроэволюционные” аспекты изменений морфогенеза, выявил их разную направленность в общем морфопространстве [106]. Поэтому можно полагать, что сначала произошли популяционные трансформации (микроэволюционного характера), а затем (почти одновременно) и ценотически обусловленные параллельные для северных и южных ондатр изменения морфогенеза (макроэволюционного характера).

Следовательно, одноименные эконы в ценопопуляциях ондатры на севере и юге на первом этапе интродукции при ослабленном контроле со стороны местных сообществ почти одновременно приобрели разные морфогенетические особенности, изменившие функциональные трофические возможности животных. Фактически произошло быстрое разнонаправленное изменение морфогенеза в южных и северных популяциях на основе имевшегося в “исторической памяти” вида пула (спектра) потенциальных модификаций. Фиксация этих модификаций отражает популяционный аспект изменения экон в их пойменных интразональных группировках, а дальнейший многолетний процесс параллельных морфогенетических изменений на севере и юге — ценотический аспект направленного морфофункционального преобразования экон.

ЭКОН И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

С.С. Шварц был убежден в том, что макроэволюция, как и микроэволюция, определяется и регулируется экологическими причинами. Он считал также, что нет оснований для противопоставления микро- и макроэволюции, поскольку “...Эволюция — единый процесс прогрессирующего освоения организмами арены жизни” ([3], с. 168). Далее он уточнил, что “эволюция — это единый процесс прогрессивного приспособления организмов к среде, заключающийся в совершенствовании использования жизненных ресурсов с наименьшими затратами энергии и в прогрессивной экспансии Жизни по территории и акватории Земли” ([3], с. 169). Тем самым речь шла об эволюционной перестройке экологических ниш, которые являются атрибутами особей, популяций и видов, а следовательно, преобразуются и при микроэволюционном процессе, и при мезо- и макроэволюционных изменениях. Эти обстоятельства не исключают разные масштабы времени и особые экологические законы при осуществлении двух эволюционных процессов — микро- и макроэволюции, которые во многом диктуются сообществами при формировании видов и таксоценов. Похожие выводы, хотя и на основе несколько иных исходных представлений, ранее сделал Д. Эрвин [42]. Сложность проблемы, кроме сказанного выше, состоит еще и в том, что процессы микроэволюции в первую очередь затрагивают быстрые популяционные изменения морфогенеза конкретных видов, а мезо- и макроэволюционные трансформации, вероятно, осуществляются в процессе более длительных коэволюционных взаимодействий между видовыми компонентами ценозов.

Может ли экон стать основой для формирования нового вида? На мой взгляд, на этот вопрос существует положительный ответ, о чем свиде-

тельствуют результаты изучения быстрого симпатрического формообразования флотов карповых и цихлидовых рыб в Африканских озерах [108–110]. Достаточно подчеркнуть, что отдельные формы, например представители флота усачей *Labeobarbus* оз. Тана, по своему происхождению являются эконами — сначала экоморфами, а затем эковидами (ecospecies) в пределах одного вида — нильского усаца *Labeobarbus intermedius*. Напомним, что **флот**, или, как его еще называют, пучок видов, представляет собой подобие сообщества морфологически различающихся и экологически специализированных симпатрических эковидов (термин “эковид” принадлежит Г. Турессону [111]), которые в генетическом отношении почти однородны, т.е. в традиционном понимании генетика, вероятно, еще не могут считаться видами. Однако по тем или иным причинам они не скрещиваются и устойчиво сохраняют особенности морфогенеза и экологической специализации в чреде поколений даже при совместном лабораторном выращивании в одних и тех же аквариумах, т.е. выглядят “хорошими” видами с точки зрения зоолога и эколога [110].

В данном случае из разных экон нильского усаца симпатрически образовалось подобие сообщества, объединяющего два условных “таксоцена” — нерыбоядных и хищных рыбоядных эковидов. Процессы симпатрической микроэволюции, затем коэволюции и одновременно макроэволюции осуществлялись почти параллельно, причем общая их продолжительность составила всего 15000–17000 лет [109]. В итоге возникли 15 специализированных эковидов (экоморф) усачей. За это время еще не успели накопиться мелкие ошибки и изменения в нуклеотидных последовательностях ДНК, по которым обычно оценивают молекулярные дистанции между видами, и формально все эковиды флота относятся к одному предковому виду [109], живущему в настоящее время. Поэтому экон могут стать основой для осуществления также макроэволюционных событий на базе микроэволюционных механизмов внутри популяции генетически единого вида.

При естественном процессе диверсификации флота *Labeobarbus* в оз. Тана, возможно, за следующие 300–500 тыс. лет могли бы сформироваться подобию двух родов усачей, таксономический уровень которых уже можно было бы подтвердить молекулярно-генетическими методами. Соответственно в оз. Тана через указанный период времени могли бы быть обнаружены два полноценных таксоцена нерыбоядных и хищных видов усачей, приобретших свойства биологической (репродуктивной) изоляции.

На основании сказанного выше можно полагать, что экон, будучи элементарной популяционно-ценотической структурно-функциональной группой

в составе форпостной ценопопуляции, является основным драйвером быстрых микроэволюционных изменений. В то же время даже при отсутствии эффективной пространственной изоляции он вполне способен затем стать основой формирования экоморф и в дальнейшем экотипов (биоморф), поскольку одновременно выполняет ценотические функции (является ценоэконом по П.В. Озерскому) и регулируется существующим и формирующимся сообществом. Поэтому одновременно с микроэволюционными изменениями на уровне популяции экон, ставший экоморфой (или потенциальной биоморфой — жизненной формой), может стать в дальнейшем и элементом мезоэволюционного процесса — параллельного становления видовых компонентов не только надвидового макротаксона, но и макроэволюционной перестройки таксоценов.

Другим примером формирования “биоморф” за относительно короткое время является комплекс близких видов и форм галапагосских дарвиновых выюров [112, 113], берущих начало от общего предка — небольшой группы основателей, случайно занесенных с ближайшего материка штормовым ветром. Резкое изменение условий обитания вызвало стресс-индуцированный всплеск эпигенетической и морфогенетической изменчивости, а слабая регуляция и контроль со стороны сообщества позволили отбору творчески быстро “синтезировать” на основе возросшей биотопической и хронографической изменчивости новые экоморфы, экотипы, а затем и виды выюров, обладающих разными возможностями при добывании ресурсов [112].

Мы неоднократно отмечали ситуации компенсаторных изменений морфогенеза, обеспечивающих всей ценопопуляции или отдельным ее морфам (эконам) формирование измененных морфоструктур, позволяющих компенсировать в сообществе временное отсутствие близких видов, выполняя за них определенные функции [9, 54, 114]. Такая возможность временной компенсации и замены одного вида-биоинструмента другим исторически отлажена в сообществах и, как правило, “запрограммирована” в модификационном пуле потенциальных морфогенетических траекторий ценопопуляций на фоне регулярных и разнонаправленных колебаний численности видов и таксоценов.

Если определенные изменения среды длительно сохраняются и регулярно повторяются, то внутри популяции (ценопопуляции) у представителей отдельных экон могут массово возникнуть и быстро зафиксироваться стресс-индуцированные изменения эпигенетических профилей, коррелирующие с определенной перестройкой морфогенеза за счет возможности их трансгенерационного наследования [15, 16, 97]. На их основе и формируют-

ся потенциальные биоморфы, позволяющие дополнительно снижать и без того ослабленный контроль и регуляцию со стороны сообщества (это и есть механизм предоставления виду экологической лицензии), обеспечивая возможность быстрых эволюционных изменений. Последнее позволяет поддержать и даже повысить численность популяции в пессимальных условиях, а также освоить за счет биоморф новые ресурсы, не доступные другим видам. Поэтому появление биоморф приводит к усилению макроэволюционного (арогенетического) потенциала и для вида, и для сообщества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, экон следует рассматривать в качестве элементарной единицы надорганизменной биологической организации одновременно в ценопопуляции и сообществе (таксоцене), способной обеспечить начальные этапы микро-, мезо- и макроэволюционных изменений. Благодаря своей бинарной функции, выполняемой в ценопопуляции и сообществе, экон обладает, с одной стороны, потенциальной возможностью быстрых адаптивных изменений развитой системы ценопопуляции, а с другой получает “сигнал” (лицензию) со стороны сообщества о наличии нового потенциально доступного набора ресурсов и возможности его освоения. Наличие преадаптивных свойств (пула модификаций) позволяет экону активно воспользоваться этим сигналом в виде нового ресурса и изменить морфофункциональные возможности фенома для его эффективного освоения.

Резкое ускорение адаптивного процесса, связанное с необходимостью перестройки морфогенеза, может произойти при изменении условий климатогенной, антропогенной и биотической (инвазионной) природы, которые могут стать угрожающими для дальнейшего существования популяции данного вида. В этих случаях один или несколько экон могут обеспечить необходимую быструю перестройку морфогенеза в направлении расширения и/или изменения морфониши ценопопуляции (см. [67]), компенсируя возникший недостаток ресурсов. В итоге новые морфофункциональные особенности могут стать первым шагом к микроэволюционному преобразованию и одновременно к дальнейшим макроэволюционным перестройкам морфогенеза, обеспечивая определенное направление специогенеза в процессе филоценогенеза (см. [41]).

Обратные связи в эконах обеспечивают единство эволюционно-экологического процесса, который параллельно влияет как на экологические, так и на эволюционные явления, т.е. фактически задает параллелизм движущих механизмов микро- и макроэволюционных перестроек, которые

осуществляются одновременно, но с разной интенсивностью и на разных временных масштабах. Вероятно, и мезоэволюционные процессы также встроены в эти обратные связи на основе эволюционно-экологических механизмов взаимодействий между эконами, ценопопуляциями и сообществами [45, 49, 67].

Следовательно, имеются теоретические основания предполагать, что микро-, мезо- и макроэволюционные изменения могут начинаться параллельно как популяционно-ценотическое приспособительное изменение экона в ценопопуляции. Возможно, отчасти прав именно С.С. Шварц [3], который настаивал на том, что "...Микроэволюция и макроэволюция – единый процесс" ([3], с. 173). Однако наша точка зрения все же несколько отличается от позиции С.С. Шварца. Параллельно и почти одновременно протекающие микро- и макроэволюционные процессы на основе изменения морфогенеза экон подчиняются разным эволюционно-экологическим механизмам преобразований: популяционным и ценотическим. Поэтому в фенотипах экон могут компромиссно сочетаться разные аспекты адаптивных морфогенетических преобразований, параллельно выработанных как для популяционного, так и для ценотического уровней биотических взаимодействий. Иными словами, популяционные и ценотические требования для микро- и макроэволюционных изменений морфогенеза, как правило, могут быть неодинаковыми и разнонаправленными, но в целом функционально компромиссными и взаимно сбалансированными, повышая общую жизнеспособность преобразованных феномов соответствующих экон на обоих уровнях биологической организации.

Именно экон, как структурно-функциональные группы в составе ценопопуляций близких симпатрических видов сообщества, способны обеспечить интеграционные взаимодействия между популяционным и ценотическим уровнями организации биосистем в процессе быстрых эволюционных изменений. Благодаря доказанной в последние десятилетия возможности трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических перестроек возможны быстрые изменения морфогенеза экон в реальном времени, которые способствуют формированию микроэволюционных изменений. С другой стороны, экон, как взаимодействующие СФГ ценопопуляций – видовых компонент сообществ, на основе тех же механизмов быстрых эпигенетических изменений способны обеспечить взаимные диффузные коэволюционные перестройки, которые определяют направления макроэволюционных изменений и филогенеза сообщества в целом. Подхваченные сообществом "полезные" изменения, например инструментальное усовершенствование кормодобывающих морфоструктур, допускающих

дополнительную утилизацию в сообществе его избыточных ресурсов, могут обеспечить не только более благоприятные условия жизни ценопопуляций отдельных видов или их СФГ, но и экологическое равновесие сообществ. На уровне таксоцена взаимная подгонка экон и ценопопуляций входящих в него видов в историческом, а не геологическом масштабе времени может обеспечить тем же путем сопряженные коэволюционные изменения, которые будут определять параллелизм дальнейшей адаптивной радиации, носящей мезоэволюционный характер.

Теоретики СТЭ [32, 116, 117] симпатрическое видообразование считали маловероятным и трудно реализуемым явлением. В последние годы примеры симпатрического видообразования в мировой литературе умножились в связи с пониманием реальности эпигенетических механизмов первоначальных эволюционных изменений [12, 16, 17, 97, 109, 115]. Исходя из эволюционных теорий последнего времени – эпигенетической теории эволюции – ЭТЭ [89, 101, 103, 118, 119], а также концепции расширенного эволюционного синтеза – РЭС [17, 19], опирающихся на стресс-индуцированное и трансгенерационно наследуемое преобразование эпигенетической системы, параметризующей процессы морфогенеза, эволюционную роль симпатрического видообразования начали активно пересматривать [67, 113, 115, 120].

Как уже отмечалось выше, быстрое формирование новых экон как особых "биоморф" и "эковидов" имеет реальное подтверждение на примере флоков африканских цихлидовых и карповых рыб, а также галапагосских дарвиновых вьюрков. Эти примеры подтверждают реальность быстрого симпатрического формообразования на основе диверсификации экон и служат прообразом начальных этапов симпатрической микро-, мезо- и макроэволюции, которые протекают почти одновременно в ценопопуляциях и сообществах (таксоценах), но параллельно реализуются на разных уровнях организации: внутривидовом, видовом и ценотическом.

В завершение отметим, что экон, сначала ставшие биоморфами, а впоследствии эковидами и, наконец, филетическими видами, могут продолжать свою филетическую эволюцию, ведущую к возрастанию таксономического ранга и уровня эволюционного расхождения. Экон действительно могут преобразоваться, расшириться до видовой нормы, т.е. сформировать **эйдокон**, изменив экологию (ЭН) новых видов, а затем потенциально стать **макроэконами** и определять особенности макроэкологии [121] новых макротаксонов. В этом отношении наши представления вполне могут сочетаться с палеоэкологической и

эволюционно-экологической концепцией экона, разработанной И.А. Вислобоковой [58].

Предложенная нами популяционно-ценотическая концепция экона позволяет обосновать возможность интеграции процессов микро-, мезо- и макроэволюции в историческом масштабе времени, опираясь на феномен трансгенерационного (мягкого) наследования быстрых стресс-индуцированных эпигенетических изменений, параметризующих определенные перестройки морфогенеза. Благодаря тому, что все эволюционно-экологические процессы (микро-, мезо- и макроэволюция) изменений экон в ценопопуляциях протекают в реальном времени, но с разной эффективностью, теоретически возможно приблизиться к моделированию и прогнозированию наступления региональных биоценотических кризисов, обусловленных быстрыми эпигенетическими перестройками, вызванными сочетанием и интенсивностью влияния климатогенных, антропогенных и биотических (инвазионных) факторов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000091-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. 171 с.
- Lack D.J. Evolutionary ecology // *Anim. Ecol.* 1965. V. 53. № 2. P. 237–245.
- Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 198 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Read A.F., Clark J.S. The next 20 years of ecology and evolution // *Trends in Ecology and Evolution.* 2006. V. 21. № 7. P. 354–355.
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Schoener T.W. The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics // *Science.* 2011. V. 331. P. 426–429.
- Saul W.-C., Jeschke J.M. Eco-evolutionary experience in novel species interactions // *Ecol. Letters.* 2015. V. 18. P. 236–245.
- Васильев А.Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // *Экология.* 2019. № 2. С. 88–100. [Vasil'ev A.G. Evolutionary Ecology in the 21st Century: New concepts and development prospects // *Russ. J. of Ecology.* 2019. V. 50. № 2. P. 102–114.]
- Thompson J.N. Rapid evolution as an ecological process // *Trends in Ecol. and Evol.* 1998. V. 13. P. 329–332.
- Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S. et al. Assessing rapid evolution in a changing environment // *Trends in Ecol. and Evol.* 2010. V. 25. № 12. P. 692–698.
- Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molecular and Developmental Evolution.* 2014. V. 322. P. 208–220.
- Parnesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 2006. V. 37. P. 637–669.
- Alberti M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // *Trends in Ecol. and Evol.* 2015. V. 30. № 2. P. 114–126.
- Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Q. Rev. Biol.* 2009. V. 84. P. 131–176.
- Burggren W. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // *Biology.* 2016. V. 5. № 24. P. 2–22.
- Pigliucci M. Do we need an extended evolutionary synthesis? // *Evolution.* 2007. V. 61. № 2. P. 2743–2749.
- Dickins T.E., Rahman Q. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // *Proceedings of The Royal Society. B.* 2012. V. 279. P. 2913–2921.
- Laland K.N., Uller T., Feldman M.W. et al. The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions // *Philos. Trans. R. Soc. B.: Biol. Sci.* 2015. V. 282. P. 1–14. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.10>
- Dupont C., Armant D.R., Brenner C.A. Epigenetics: definition, mechanisms and clinical perspective // *Semin. Reprod. Med.* 2009. V. 27. P. 403–408.
- Becker C., Weigel D. Epigenetic variation: Origin and transgenerational inheritance // *Curr. Opin. Plant. Biol.* 2012. V. 15. P. 562–567.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. et al. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends in Ecology and Evolution.* 2020. V. 35. № 2. P. 115–124.
- Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Берлин: Государственное изд-во РСФСР, 1921. 312 с.
- Филиппенко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. Петроград, 1923. 240 с.
- Филиппенко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. 5-е изд. М.: Наука, 1978. 240 с.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Experimentelle Mutationforschung in der Vererbungslehre. Dresden und Leipzig: Steinkopf. 1937; цит. по Тимофеев-Ресовский и др., 1977.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Мирзоян Э.Н. Теория макроэволюции и экология // *Журн. общей биол.* 1998. Т. 49. С. 18–26.
- Мирзоян Э.Н. К истории глобальной экологии. Концепция Геомериды В.Н. Беклемишева. М.: Экологический центр ИИЭТ РАН, 2007. Вып. 1. 128 с.

30. *Minelli A.* Morphological misfits and the architecture of development // *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence* / Eds. Serrelli E., Gontier N. Heidelberg: Springer International Publishing, 2015. P. 329–343.
31. *Dobzhansky T.* Evolution as a creative process // *Caryologica*. 1954. V. 6. P. 435–449.
32. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
33. *Lande R.* Microevolution in relation to macroevolution // *Paleobiology*. 1980. V. 6. P. 233–238.
34. *Maynard Smith J.* Macroevolution // *Nature*. 1981. V. 289. P. 13–14.
35. *Mayr E.* Speciation and macroevolution // *Evolution*. 1982. V. 36. P. 1119–1132.
36. *Северцов А.С.* Теория эволюции: Учеб. пособие. М.: Гуманитар. изд. центр “ВЛАДОС”, 2005. 380 с.
37. *McPeck M.A.* The macroevolutionary consequences of ecological differences among species // *Palaeontology*. 2007. V. 50. P. 111–129.
38. *Stigall A.L.* Speciation: expanding the role of biogeography and niche breadth in macroevolutionary theory // *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence* / Eds. Serrelli E., Gontier N. Heidelberg: Springer Internat. Publishing, 2015. P. 301–328.
39. *Miller W. III.* Unification of macroevolutionary theory. Biologichies archies, consonance, and the possibility of connecting the dots // *Evolutionary theory: A hierarchical perspective* / Eds. Eldredge N., Pievani T., Serrelli E.M., Tëmkin I. Chicago: University of Chicago Press, 2016. P. 243–259.
40. *Иорданский Н.Н.* Эволюция жизни: Учеб. пособие. М.: Изд. центр “Академия”, 2001. 432 с.
41. *Жерихин В.В.* Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.
42. *Erwin D.H.* Microevolution and macroevolution are not governed by the same processes // *Contemporary Debates in Philosophy of Biology* / Eds. Ayala F.J., Arp R. Massachusetts: Wiley-Blackwell, 2010. P. 180–193.
43. *Северцов А.С.* Эволюционная экология позвоночных животных. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. 347 с.
44. *Futuyma D.J.* Can modern evolutionary theory explain macroevolution? // *Macroevolution. Explanation, interpretation and evidence* / Eds. Serrelli E., Gontier N. Heidelberg: Springer Internat. Publishing, 2015. P. 29–85.
45. *Abouheif E.* Parallelism as the pattern and process of mesoevolution // *Evolution and Development*. 2008. V.10. P. 3–5.
46. *Wray G.A.* Peering ahead (cautiously) // *Evol. Dev*. 2000. V. 2. P. 125–126.
47. *Moore F.B.-G., Woods R.* Tempo and constraint of adaptive evolution in *Escherichia coli* (Enterobacteriaceae, Enterobacteriales) // *Biol. J. Linn. Soc.* 2006. V. 88. P. 403–411.
48. *Haloin J.R., Strauss Sh. Y.* Interplay between ecological communities and evolution review of feedbacks from microevolutionary to macroevolutionary scales // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2008. V. 1133. P.87–125.
49. *Букварёва Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2013. 522 с.
50. *Работнов Т.А.* Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 41–149.
51. *Любарский Е.Л.* Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. 157 с.
52. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // *Биол. науки*. 1975. № 2. С. 7–34.
53. *Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Kourova T.P.* Analysis of coupled geographic variation of three shrew species from southern and northern Ural taxocenes // *Russ. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 6. P. 552–558.
54. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В.* Сопряженная хронографическая изменчивость морфофункциональных признаков в ценопопуляциях двух симпатрических видов грызунов // *Экология*. 2020. № 4. С. 284–297. [*Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V.* Coupled chronographic variation of morphofunctional traits in cenopopulations of two sympatric rodent species // *Russ. J. Ecology*. 2020. V. 51. № 4. P. 363–375.]
55. *Heatwole H.* The concept of the econe, a fundamental ecological unit // *Trop. Ecol.* 1989. V. 30. № 1. P. 13–19.
56. *Озерский П.В.* К формализации концепции экологической ниши Элтона-Одум. Ниши сложно организованных популяций // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных*. 2015. Т. 15. № 1. С. 4–73
57. *Озерский П.В.* Обзор подходов к описанию внутренней структуры популяций // *Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных*. 2016. Т. 16. № 2. С. 3–39.
58. *Вислобокова И.А.* О новых подходах изучения эволюции макротаксонов и концепции экона // *Палеонтол. журн.* 2019. № 1. С. 5–14.
59. *Zalasiewicz J., Williams M., Steffen W., Crutzen P.* The new world of the Anthropocene // *Environ. Sci. Technol.* 2010. V. 44. P. 2228–2231.
60. *Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., McNeil J.* The Anthropocene: conceptual and historical perspectives // *Philosophical Transactions of The R. Soc. A*. 2011. V. 369. P. 842–867.
61. *Raup D.M., Sepkoski J.J.* Periodicity of extinctions in the geologic past // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1984. V. 81. P. 801–805.
62. *Moyné S., Neige P.* The space-time relationship of taxonomic diversity and morphological disparity in the Middle Jurassic ammonite radiation // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2007. V. 248. P. 82–95.
63. *Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D. et al.* Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction // *Science Adv.* 2015. V. 1. № 5. 1. P. 1–5.
64. *Schleuning M., Neuschulz E.L., Albrecht J. et al.* Trait-based assessments of climate-change impacts on inter-

- acting species // Trends in Ecology and Evolution. 2020. V. 35. № 4. P. 319–328.
65. *Озерский П.В.* О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. СПб: ТЕССА, 2006. Вып. 5. С. 137–146.
 66. *Озерский П.В.* Метафенотип популяции как структурно-функциональное отражение ее экологической ниши // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. СПб.: ТЕССА, 2010. Вып. 10. С. 15–29.
 67. *Васильев А.Г.* Концепция морфониши в эволюционной экологии // Экология. 2021. № 3. С. 163–178. [*Vasil'ev A.G.* The concept of morphoniche in evolutionary ecology // Russ. J. of Ecology. 2021. V. 52. № 3. P. 173–187.]
 68. *Grinnell J.* The niche relationships of the California thrasher // Auk. 1917. V. 34. P. 427–433.
 69. *Одум Ю.* Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
 70. *Lawton J.H.* Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents // Journal of Animal Ecology. 1982. V. 51. P. 573–595.
 71. *Хлебосолов Е.И.* Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитолог. журн. Экспресс-выпуск. 2002. Т. 203. С. 1019–1037.
 72. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
 73. *Левченко В.Ф.* Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 383 с.
 74. *Левченко В.Ф.* Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб: Наука, 2004. 166 с.
 75. *Озерский П.В.* К формализации концепции экологической ниши Элтона-Одума. Векторно-объемная модель ниши и жизненные циклы животных. // Функциональная морфология, экология. 2014. Т. 14. № 1. С. 4–19.
 76. *Günther K.* Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des Begriffs "ökologische Lizenz" für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs // Ornithologie als biologische Wissenschaftl. 28 Beiträge als Festschrift zum 60 Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949). Heidelberg: C. Winter-Universitätsverlag, 1949. P. 23–54.
 77. *Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф.* Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биол. 1993. № 4. С. 389–407.
 78. *Johannsen W.* Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Deutsche wesentlich erweiterte Ausg. Im 25 Vorlesing. Jena: Fisher, 1909. 515 S.
 79. *Johannsen W.* Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 3 Ausg. Im 30 Vorlesingen. Jena: Fisher, 1926. 736 S.
 80. *Николаев И.И.* Таксоцен как экологическая категория // Экология. 1977. № 5. С. 50–55.
 81. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В.* Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.
 82. *Chodorowski A.* Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1959. V. 6 (19). № 3. P. 33–73.
 83. *Hutchinson G.E.* Treatise on limnology. V. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. N.Y.: John Wiley and Sons, 1967. 1115 p.
 84. *Арнольди К.В., Арнольди Л.В.* О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. 1962. Т. 42. Вып. 2. С. 161–183.
 85. *Нестеренко В.А.* Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксоценов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2000. 46 с.
 86. *Сергеев В.Е.* Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: Ин-т систематики и экологии животных СО РАН, 2003. 33 с.
 87. *Davis B.D.* The isolation of biochemically deficient mutants of bacteria by means of penicillin // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1949. V. 35. № 1. P. 1–10.
 88. *Furbank R.T., Tester M.* Phenomics – technologies to relieve the phenotyping bottleneck // Trends in Plant Science. 2011. V. 16. № 12. P. 635–644.
 89. *Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Изд-во "Академкнига", 2005. 640 с.
 90. *Johannsen W.* The genotype conception of heredity // Amer. Nat. 1911. V. 45. P. 129–159.
 91. *Johannsen W.* Some remarks about units in heredity // Hereditas. 1923. V. 4. P. 133–141.
 92. *Оленев Г.В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
 93. *Wright J., Bolstad G.H., Araya-Ajoy Y.G., Dingemans N.J.* Life-history evolution under fluctuating density-dependent selection and the adaptive alignment of pace-of-life syndromes // Biological Reviews. 2019. V. 94. P. 230–247.
 94. *Васильева Н.А.* Синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS): эволюция концепции // Зоол. журн. 2021. Т. 100. Вып. 9. P. 269–283.
 95. *Алеев Ю.Г.* Жизненная форма как система адаптаций // Успехи совр. биол. 1980. Т. 90. № 3. С. 462–477.
 96. *Renaud S., Auffray J.-C.* The direction of main phenotypic variance as a channel to morphological evolution: case studies in murine rodents // Hystris, the Italian Journal of Mammalogy. 2013. V. 24. № 1. P. 85–93.
 97. *Bošković A., Rando O.J.* Transgenerational epigenetic inheritance // Annual Rev. Genet. 2018. V. 52. P. 21–41.
 98. *Bell A.M., Hellmann J.K.* An integrative framework for understanding the mechanisms and multigenerational consequences of transgenerational plasticity // Annual Rev. of Ecology Evolution and Systematics. 2019. V. 50. № 1. P. 1–22.

99. Уоддингтон К.Х. Организаторы и гены. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1947. 240 с.
100. Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 267 с.
101. Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 3. С. 195–209.
102. Ricklefs R.E. Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2010. V. 107. № 4. P. 1265–1272.
103. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. Ч. 7. Общие закономерности эволюции органического мира. М.: Недра, 1988. С. 142–168.
104. Болдуин Д.М. Духовное развитие детского организма и человеческого рода. Методы и процессы. Ч. I. М.: Московское книгоиздательство, 1911. 338 с.
105. Hall B.K. Organic selection: proximate environmental effects on the evolution of morphology and behaviour // Biology and Philosophy. 2001. V. 16. P. 215–237.
106. Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., Синева Н.В. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // Российский журн. биол. инвазий. 2016. № 4. С. 2–13.
107. Drake A.G., Klingenberg C.P. Large-scale diversification of skull shape in domestic dogs: disparity and modularity // Amer. Nat. 2010. V. 175. № 3. P. 289–301.
108. Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // Journal of Fish Biology. 1996. V. 48. P. 383–404.
109. de Graaf M., Megens H.-J., Samallo J., Sibbing F. Preliminary insight into the age and origin of the Labeobarbus fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome b gene // Molec. Phylogenetics and Evol. 2010. V. 54. P. 336–343.
110. Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Van-
ister (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая Долина, Эфиопия) // Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56. № 4. С. 403–409.
111. Turesson G. The species and the variety as ecological units // Hereditas. 1922. V. 3. P. 100–113.
112. Лэж Д. Дарвиновы выюрки. М.: Изд-во иностр. Лит-ры, 1949. 200 с.
113. Skinner M.K., Gurrero-Bosagna C., Haque M.M. et al. Epigenetics and the evolution of Darwin's Finches // Genome Biol. Evol. 2014. V. 6. № 8. P. 1972–1989.
114. Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Добринский Н.Л. Принцип компенсации Ю.И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале // Экология. 2017. № 2. С. 116–125. [Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Dobrinskii N.L. Chernov's compensation principle and the effect of rodent community completeness on the variability of Bank vole (*Clethrionomys glareolus*) population in the Middle Urals // Russ. J. Ecology. 2017. V. 48. № 2. P. 161–169.]
115. Bolnick D.I., Fitzpatrick B.M. Sympatric speciation: models and empirical evidence // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2007. V. 38. P. 459–487.
116. Huxley J.S. Evolution. The modern synthesis. London: Allen and Unwin, 1945. 645 p.
117. Maynard Smith J. Sympatric speciation // Amer. Nat. 1966. V. 100. P. 637–650.
118. Шишкин М.А. Эволюционная теория и научное мышление // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 3–17.
119. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. 2-е изд., переработ. и дополн. Саратов: Изд-во “Научная книга”, 2002. 160 с.
120. Schlieven U., Rassman K., Markmann M. et al. Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 1471–1488.
121. Blackburn T.M., Gaston K.J. Macroecology: concepts and consequences. Oxford: Blackwell, 2003. 442 p.

УДК 581.524.3

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ НА ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЗЕМЛЯХ БАШКИРСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

© 2023 г. П. С. Широких^а, *, Н. И. Федоров^а, И. Р. Туктамышев^а,
И. Г. Бикбаев^а, В. Б. Мартыненко^а

^аУфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,
Россия 450054 Уфа, просп. Октября, 69

*e-mail: shirpa@mail.ru

Поступила в редакцию 28.10.2022 г.

После доработки 27.12.2022 г.

Принята к публикации 09.01.2023 г.

Приведены анализ и прогнозирование хода восстановительных сукцессий на заброшенных сельскохозяйственных землях Башкирского Предуралья. Показано, что последствия комплексного влияния различных способов хозяйственного использования пашен после прекращения распаивания достаточно долго сохраняются в сукцессионных рядах. Это поддерживает различия между сообществами каждой залежи и является причиной высокого фитоценотического разнообразия. Впоследствии сильное затенение в результате активного лесовозобновления приводит к снижению видового богатства, нивелированию флористических различий между сообществами залежей и конвергенции фитоценозов. Скорость сукцессии и динамика флористического состава сообществ наиболее высокие в первые 12–15 лет после вывода земель из сельскохозяйственного использования до наступления стадии формирования длительно-производных фитоценозов с плотным древесным пологом. Прогнозируется, что после формирования сомкнутого древостоя сукцессия на залежах будет идти под влиянием непосредственно контактирующей с залежами лесной растительности. Однако окончательное формирование флористического состава нижних ярусов может занять более 100–150 лет.

Ключевые слова: заброшенные сельскохозяйственные земли, динамика растительности, лесовосстановительные сукцессии, биоразнообразие, Южно-Уральский регион

DOI: 10.31857/S036705972303006X, **EDN:** FOKJIR

Упадок сельского хозяйства в России в годы экономических реформ конца XX–начала XXI вв. привел к увеличению площадей заброшенных сельскохозяйственных угодий, зарастающих вторичными древесными породами [1]. По последним данным, Республика Башкортостан (РБ), включающая основную часть Южно-Уральского региона (ЮУР), по размерам залежных площадей с лесовозобновлением занимает первое место по России [2]. В РБ древесной растительностью уже покрыты около 3.3 млн га залежей, заброшенных около 8 лет назад, и около 1 млн га земель, неиспользуемых более 20 лет [2]. В ЮУР залежи занимают значительные площади в хвойно-лесной зоне, зоне широколиственных лесов и лесостепной зоне.

В результате в Южно-Уральском регионе, как и в других регионах России, наблюдаются существенные различия в составе и структуре формирующихся на залежах лесов, обусловленные ком-

бинированным влиянием таких природных и антропогенных факторов, как продолжительность зарастания залежей, режим использования и управления до и после вывода земель из сельскохозяйственного оборота [3], средообразующий эффект инвазивных видов [4] и естественной растительности [5, 6] и др. Влияние этих факторов на восстановление растительности и скорость сукцессии сильно варьирует в зависимости от природно-климатических условий [7, 8].

Процессы формирования растительности, протекающие на заброшенных сельскохозяйственных землях в России, изучены недостаточно. Цель настоящей работы — выявление зональных закономерностей изменения флористического состава растительности на заброшенных сельскохозяйственных землях Башкирского Предуралья в ходе лесовосстановительных сукцессий.

Таблица 1. Локализация исследованных заброшенных сельскохозяйственных земель Башкирского Предуралья

Административный район РБ	Координаты (WGS 84), с.ш./в.д.	Площадь, га
Хвойно-лесная зона		
Караидельский	55.838974°/57.188890°	76
Аскинский	56.108030°/56.666763°	200
Широколиственно-лесная зона		
Мишкинский	55.691033°/56.175082°	672
Архангельский	54.466294°/56.872658°	280
Иглинский	55.005750°/57.054547°	139

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований являлась растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий, массово зарастающих древесными видами, в широколиственно-лесной и хвойно-лесной зонах (подзона хвойно-широколиственных лесов) [9] Башкирского Предуралья на пяти крупных заброшенных участках Караидельского, Аскинского, Мишкинского, Архангельского и Иглинского районов РБ (табл. 1). Расстояние между объектами исследований варьирует от 50 до 200 км.

Разные залежи и даже различные части одной и той же крупной залежи во время их использования в качестве пашни отличались по севообороту. В связи с этим после вывода земель из сельскохозяйственного использования они обладали различным набором сегетальных и рудеральных видов, что обуславливало флористические различия начальных этапов сукцессии. Дополнительным фактором увеличения флористических различий между залежами являлось их эпизодическое пастбищное или реже сенокосное использование, которое прекратилось после начала массового возобновления древостоя. Сенокосно-пастбищное использование полностью отсутствовало на залежи в Караидельском районе. Эпизодическое сенокосение на начальных этапах сукцессии было отмечено на залежи Иглинского района. На исследованных залежах Аскинского, Мишкинского и Архангельского районов отмечался эпизодический выпас.

В работе использовано 135 геоботанических описаний растительности заброшенных сельскохозяйственных угодий, находящихся на разных стадиях восстановления. Описания на открытых участках залежей выполняли на площадках размером 25 м², а на участках с древесной растительностью — 100 м². Описания растительности и ее классификация выполнены при помощи подхода Браун-Бланке [10] и метода Копечки и Гейни [11]. Для обработки материалов использовали базу данных TURBOWIN [12] и программу JUICE [13].

Возраст молодого подростка определяли путем подсчета количества годичных колец на спилах (срезах) у корневой шейки 10–20 модельных деревьев, подсчета годичных приростов в высоту и по характеру ветвления побегов, а возраст более взрослого древостоя — путем отбора кернов в соответствии со стандартной дендрохронологической методикой [14]. Начало вывода земель из сельскохозяйственного использования также определяли по весенним и летним космоснимкам Landsat 5: по весенним снимкам выявляли распаханное поле, а по летним — территории с уже убранными сельскохозяйственными культурами, включая озимые.

Для оценки сукцессионной динамики растительных сообществ использовали метод хроносоквенсов — экстраполяции пространственных рядов во временные [15, 16]. При анализе динамики видового разнообразия применяли индекс Менхиника, широко используемый во флористических и экологических исследованиях при сравнении выборки различного размера [17]. Флористический анализ фитоценозов, объединенных в серии восстановительных сукцессий, а также анализ изменения соотношения эколого-ценотических групп видов проводили с использованием интегрированной ботанической информационной системы IBIS [18]. Виды подразделяли на 5 основных эколого-ценотических групп: “рудеральные” — виды синантропной и рудеральной растительности классов *Sisymbrietea* и *Artemisietea vulgaris*; “лесные” — виды лесной растительности классов *Carpino-Fagetea*, *Brachypodio-Betuletea*, *Asaro-Abietetea* и *Vaccinio-Piceetea*; группа видов “степные” — виды степной растительности класса *Festuco-Brometea*; “опушечные” — виды ксеро-термных опушек класса *Trifolio-Geranietea*; “луговые” — виды вторичных лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea*. Достоверность различия долей участия эколого-ценотических групп оценивали с помощью критерия Стьюдента при доверительном интервале $p = 0.05$.

Кластерный анализ выполнен в программе StatSoft Statistica. В качестве меры сходства — различия видового состава растительных сообществ залежей использовался коэффициент Сьеренсена-Чекановского [17]. При построении дендрограммы применяли метод минимальной дисперсии Уорда [19]. Название видов сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе экономических реформ с 1990 г. по 2000 г. в Республике Башкортостан, как и во всей России, прекратилось использование большого количества участков пашен. При этом даже отдельные участки конкретного поля часто забрасывали в разное время. Исследование растительности за-

брошенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья показало, что на их месте в широколиственной зоне наблюдается массовое возобновление древесных пород, среди которых преобладают береза повислая (*Betula pendula* Roth), а в подзоне хвойно-широколиственных лесов — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) либо смесь сосны и березы.

Возобновление древесных видов в первую очередь начиналось на участках, прилегающих к лесным массивам и защитным лесополосам. На этих участках наблюдалось интенсивное формирование березовых, березово-сосновых, реже сосновых фитоценозов с плотным древесным пологом, проективное покрытие которого достигает 80–90%. При этом травяной полог сильно разрежен, и его проективное покрытие не превышает 5%. По мере удаления от стены леса скорость заселения древесными видами замедляется и плотность древостоя снижается.

На момент проведения нами геоботанического обследования наиболее удаленные от леса участки заброшенных сельскохозяйственных земель (от 150 до 320 м) были представлены луговыми сообществами, в которых присутствовал молодой (3–5-летний) подрост березы и сосны, проективное покрытие которого составляло 1–5% при высоте деревьев 0.3–0.5 м. На основании этого на каждой залежи, с учетом возраста древостоя и флористического состава фитоценозов, были выявлены пространственные ряды, которые рассматривали как временные (серии сукцессий). Таким образом, описанные на каждой залежи фитоценозы, отражающие сукцессионный статус определенной стадии восстановления, были объединены в сукцессионные серии.

Наблюдаемая пространственная и временная неоднородность зарастания заброшенных сельскохозяйственных угодий была формализована в 4 основные стадии восстановления, которые в целом характерны для всех изученных залежей Башкирского Предуралья.

1-я стадия объединяет лугово-опушечную растительность залежей, обогащенных рудеральными видами. В зоне широколиственных лесов в травяном покрове залежей, как правило, наибольшее обилие создают виды лугового разнотравья класса *Molinio-Arrhenatheretea* (*Galium album*, *Leucanthemum vulgare*, *Trifolium medium*, *Agrostis tenuis*, *Bromopsis inermis*, *Pimpinella saxifraga*, *Achillea millefolium* и др.), степной растительности класса *Festuco-Brometea* (*Poa angustifolia*, *Galium verum* и др.), а также опушечного разнотравья класса *Trifolio-Geranietea* (*Fragaria viridis*, *Veronica chamaedrys*, *Stachys officinalis* и др.).

Большой вклад в видовое разнообразие залежей вносят виды синантропной растительности классов *Artemisietea vulgaris* и *Sisymbrietea* (*Cirsium*

setosum, *Picris hieracioides*, *Sonchus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Convolvulus arvensis*, *Artemisia vulgaris*, *Potentilla anserina*, *Plantago major*, *Pimpinella saxifraga* и др.), которые довольно часто содоминируют наравне с луговым разнотравьем.

Отличительной особенностью залежей подзоны хвойно-широколиственных лесов, расположенных в глубине лесных массивов, является высокая доля участия видов опушечного разнотравья класса *Trifolio-Geranietea* (*Fragaria vesca*, *Fragaria viridis*, *Knautia arvensis*, *Hypericum perforatum*, *Origanum vulgare* и др.).

Возобновление древесных видов на этой стадии отсутствует либо представлено 3–5-летними сеянцами березы и/или сосны высотой 0.2–0.5 м и проективным покрытием до 5 (реже до 10)%. Проективное покрытие травяного яруса варьирует от 35 до 90%.

2-я стадия отличается более развитым древостоем высотой 2–3 м. При доминировании березы сомкнутость крон составляет 20–45%, а при доминировании сосны — 15–30%. Средний возраст деревьев 6–8 лет. Проективное покрытие травяного яруса 55–65%. Флористический состав травяного яруса соответствует сообществам открытых залежей стадии 1, однако в его составе отмечаются незначительные изменения обилия некоторых видов-доминантов.

3-я стадия объединяет фитоценозы с хорошо развитым древесным ярусом высотой 4–6 м и сомкнутостью крон 50–65%. Возраст древостоя составляет 10–12 лет. Травостой более разреженный по сравнению с сообществами 2-й стадии в основном за счет снижения обилия *Fragaria vesca*, *F. viridis*, злакового разнотравья (*Poa angustifolia*, *Agrostis tenuis*, *Festuca pratensis*, *Bromopsis inermis*) и некоторых рудеральных видов (*Picris hieracioides*, *Taraxacum officinalis* и др.).

4-я стадия объединяет длительно-производные березовые или березово-сосновые молодняки высотой от 6 до 12 м, образующие плотный древесный полог с сомкнутостью крон 80–95%. Возраст древостоя варьирует от 15 до 25 лет и более. Травяной ярус практически не развит, его проективное покрытие варьирует от 1 до 5% и изредка достигает 10%. Флористический состав сообществ сильно обеднен и представлен луговыми и рудеральными видами, типичными для предыдущих сукцессионных стадий, но на данной стадии в состав сообществ начинают внедряться виды, типичные для зональных типов лесной растительности.

На рис. 1 приведены результаты кластерного анализа флористического сходства–различия сукцессионных стадий лесовозобновления на заброшенных полях в Башкирском Предуралье. Установлено флористическое сходство первых трех стадий сукцессии в границах каждой отдель-

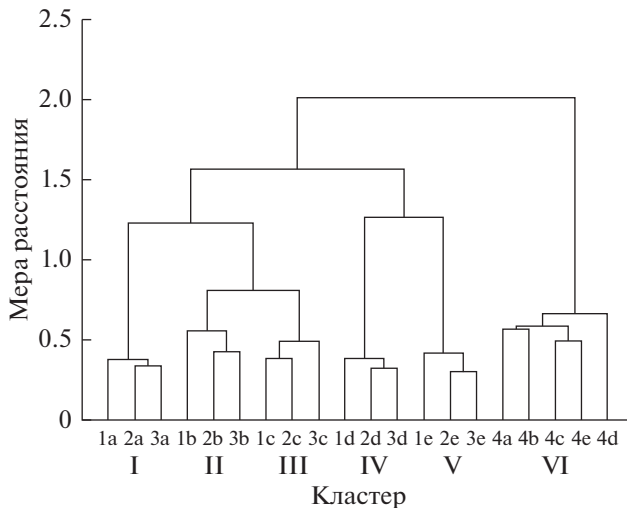


Рис. 1. Дендрограмма сходства-различия видового состава растительных сообществ залежей (коэффициент Сьеренсена-Чекановского, метод Уорда): 1–4 – стадии сукцессии; а – сообщества залежи Караидельского, б – Аскинского, с – Мишкинского, d – Архангельского, е – Иглинского районов РБ.

но рассматриваемой залежи и одновременно значительные различия между группами сообществ разных залежей (кластеры I–V), что обусловлено разным сочетанием характерных видов лугового-степной и рудеральной растительности, а также разным доминированием видов в травяном и древесном ярусах [21]. Эти различия связаны с особен-

ностями севооборотов до вывода земель из сельскохозяйственного оборота и их эпизодическим сенокосно-пастбищным использованием на начальных этапах восстановительной сукцессии. Сообщества 4-й стадии лесовосстановительной сукцессии на всех залежах образуют отдельный кластер VI, что объясняется снижением флористических различий в результате увеличения сомкнутости древесного полога.

При достижении 4-й стадии происходит снижение фитоценотического разнообразия (конвергенция сообществ) до одного дериватного сообщества *Epilobium montanum-Betula pendula* [Carpinetalia betuli], объединяющего длительно-производные мертвopoкpoвные березовые или березово-сосновые фитоценозы (рис. 2). В дальнейшем сукцессия будет направлена на формирование березовых неморальнотравных лесов союза *Aconito lycoctoni-Tilion cordatae*.

Общей закономерностью во всех сообществах сукцессионных серий является постепенное снижение проективного покрытия травяного яруса, общего числа видов и альфа-разнообразия (табл. 2), что обусловлено возрастающим эдификаторным влиянием формирующегося древостоя, связанным с увеличением его сомкнутости и снижением уровня освещенности напочвенного покрова. Однако при достижении 3-й стадии во всех сукцессионных сериях происходит некоторое увеличение видового богатства (рис. 3). Такое изменение объясняется демографической стохастичностью редко встречающихся видов и увеличением

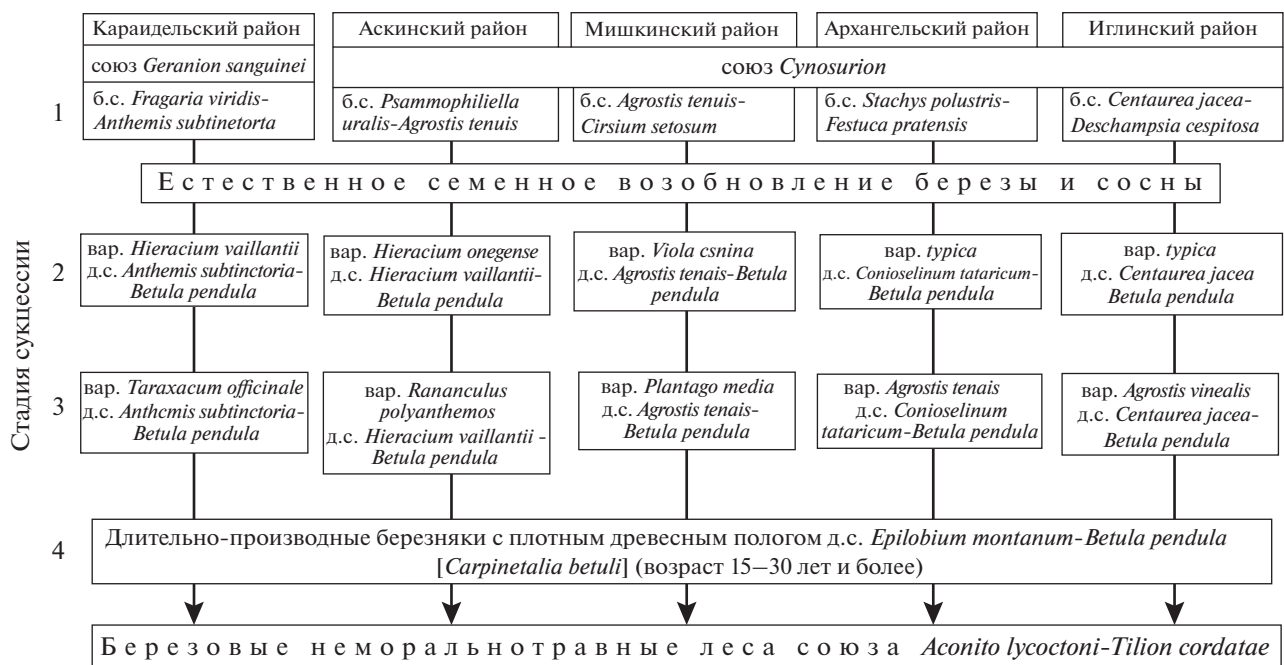


Рис. 2. Сукцессионная схема восстановления растительности залежей Башкирского Предуралья.

Таблица 2. Параметры фиторазнообразия сообществ заброшенных сельскохозяйственных земель

Геоботаническая зона/подзона	Хвойно-широколиственная								Широколиственно-лесная											
Серия сукцессии	a				b				c				d				e			
Стадия сукцессии	1a	2a	3a	4a	1b	2b	3b	4b	1c	2c	3c	4c	1d	2d	3d	4d	1e	2e	3e	4e
Количество описаний	9	6	8	5	6	5	7	6	5	5	5	6	7	8	11	8	5	6	9	8
ПП _{ср} древесного яруса, %	5	40	60	85	3	40	60	85	0	40	60	85	5	40	65	85	0	15	40	75
ПП _{ср} травяного яруса, %	35	65	45	5	55	60	25	3	85	35	30	3	90	55	40	5	60	55	50	5
Общее число видов в сообществе	110	106	122	63	122	102	119	96	113	109	119	96	109	107	125	91	80	75	95	93
Альфа-разнообразие	50	63	58	38	72	61	60	49	70	63	59	41	64	66	55	40	44	49	46	46

Примечание: ПП_{ср} — среднее проективное покрытие.

разнообразия абиотических условий микроестоитаний, определяемое формированием неоднородного древесного полога. Это в свою очередь создает условия для инвазии различных травянистых видов, поскольку именно в таких сообществах отмечается увеличение общего числа видов (см. табл. 2).

В ходе сукцессии на всех залежах Башкирского Предуралья наблюдается общее снижение доли участия видов, относящихся к классам луговой, опушечной, степной и рудеральной растительности (табл. 3), что связано с увеличением сомкнутости древесного полога и снижением уровня освещенности травяного яруса. При этом отмечается статистически достоверное увеличение доли участия лесных видов, которое преимущественно связано с усилением ценотических позиций древесных видов (березы или сосны), а также внедрением некоторых видов, типичных для лесной растительности.

Изменение доли участия опушечных видов в ходе сукцессии статистически недостоверно. При этом на 4-й стадии сукцессии они встречаются единично в виде сильно угнетенных экземпляров. Доля участия остальных нелесных групп видов в разных районах изменяется по-разному.

Доля участия степных видов статистически достоверно снижается только на 4-й стадии сукцессии в Караидельском районе. На залежах остальных районов изменение доли степных видов в ходе сукцессии недостоверно, что связано с наличием ряда видов, способных сохраняться длительное время в угнетенном состоянии в условиях дефицита освещенности (*Poa angustifolia*, *Euphorbia subcordata*, *Phleum phleoides*, *Veronica spuria*, *Potentilla humifusa* и др.). На 4-й стадии отмечается статистически достоверное снижение участия группы луговых видов в Иглинском, Мишкинском и Аскинском районах РБ, а рудеральных видов — в Аскинском, Мишкинском и Архангельском районах.

Несмотря на прослеживающиеся тенденции, различное использование залежей на начальных

этапах восстановительной сукцессии не оказало статистически достоверного влияния на участие эколого-ценотических групп видов. Отсутствие четких тенденций изменения участия различных эколого-ценотических групп видов обусловлено комплексом факторов, включающих особенности видового состава сообществ, в том числе изменение состава групп на разных стадиях сукцессии, а также историю формирования растительности на каждой залежи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование залежей в зоне широколиственных и подзоне хвойно-широколиственных лесов Башкирского Предуралья показало, что, несмотря на пространственную близость к зональным типам лесной растительности с преобладанием липы, вяза и клена, они массово зарастают пионерным видом — березой (*Betula pendula*), что ха-

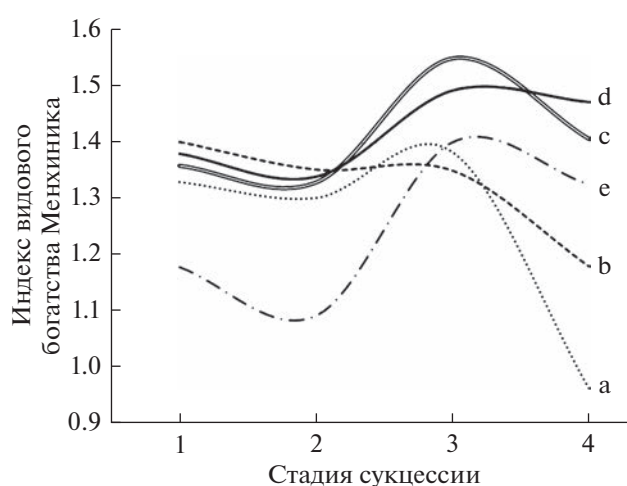


Рис. 3. Изменение видового богатства (индекс Менхника) при массовом лесовозобновлении на залежах Башкирского Предуралья в Караидельском (а), Аскинском (б), Мишкинском (с), Архангельском (д) и Иглинском (е) районах.

Таблица 3. Соотношение эколого-ценотических групп травянистых видов в сообществах залежей на разных стадиях лесовозобновления

Стадии сукцессии	Доля эколого-ценотических групп видов, %				
	лесные	луговые	опушечные	рудеральные	степные
Караидельский район (а)					
1	12.74 ± 1.09	27.75 ± 1.48	16.58 ± 1.08	30.02 ± 1.23	12.91 ± 1.24
2	12.57 ± 1.45	30.37 ± 1.51	17.54 ± 1.16	30.10 ± 1.09	9.42 ± 1.45
3	17.09 ± 1.06	29.75 ± 1.88	15.19 ± 0.87	28.69 ± 1.61	9.28 ± 1.10
4	24.18 ± 2.07	28.76 ± 2.20	14.38 ± 2.10	26.14 ± 2.50	6.54 ± 1.40
Аскинский район (b)					
1	8.35 ± 1.48	33.18 ± 1.24	12.06 ± 1.14	37.82 ± 1.62	8.58 ± 1.08
2	16.35 ± 2.00	32.46 ± 1.52	10.66 ± 1.01	31.52 ± 1.16	9.00 ± 1.01
3	20.46 ± 1.68	34.29 ± 1.68	8.93 ± 0.71	25.65 ± 0.96	10.66 ± 1.27
4	35.62 ± 1.53	28.08 ± 1.84	9.25 ± 1.62	18.84 ± 1.14	8.22 ± 1.48
Мишкинский район (с)					
1	10.76 ± 1.36	38.08 ± 2.23	12.79 ± 1.76	29.94 ± 1.78	8.43 ± 1.02
2	14.95 ± 1.31	37.25 ± 1.68	12.01 ± 1.27	27.94 ± 1.72	7.84 ± 1.24
3	19.39 ± 1.36	33.57 ± 1.49	12.53 ± 1.08	27.19 ± 1.69	7.33 ± 1.15
4	28.53 ± 1.94	29.68 ± 2.64	10.95 ± 1.77	20.17 ± 2.09	10.66 ± 1.49
Архангельский район (d)					
1	10.43 ± 1.35	36.28 ± 1.33	11.79 ± 1.28	37.41 ± 1.28	4.08 ± 0.96
2	13.24 ± 1.40	35.85 ± 1.37	9.98 ± 0.78	36.86 ± 1.26	4.07 ± 0.71
3	15.87 ± 1.05	36.03 ± 1.39	10.41 ± 1.32	33.55 ± 1.23	4.13 ± 0.89
4	37.99 ± 3.27	30.84 ± 2.27	8.12 ± 1.64	17.53 ± 2.66	5.52 ± 1.54
Иглинский район (е)					
1	14.10 ± 1.39	41.41 ± 2.41	14.10 ± 1.81	27.75 ± 3.40	2.64 ± 0.99
2	14.75 ± 1.91	35.40 ± 1.20	12.68 ± 1.20	33.33 ± 2.19	3.83 ± 0.78
3	14.76 ± 1.70	35.24 ± 2.04	11.89 ± 1.48	31.50 ± 2.24	6.61 ± 1.01
4	24.57 ± 1.91	31.63 ± 2.00	11.19 ± 1.42	28.22 ± 1.90	4.38 ± 1.06

рактенно для многих регионов европейской части России [1, 22] и обусловлено ее ежегодным интенсивным семеношением, распространением семян на большое расстояние, большой численностью и быстрым ростом всходов этого вида [23, 24]. Массовое возобновление сосны (*Pinus sylvestris*) отмечается довольно редко (только при наличии поблизости источника обсеменения) и более характерно для таежной зоны России, где распространены сосновые леса ([25, 26] и др.). При этом довольно часто на залежных землях может формироваться смешанный древостой из сосны, ели и березы ([6, 27–29] и др.).

Флористический состав растительности залежей Башкирского Предуралья может существенно варьировать даже в пределах однородного по мезоклиматическим и эдафическим условиям участка залежи, что является следствием высокого фитоценотического разнообразия серийных сообществ 1–3-й стадий сукцессии [21]. Данное

явление можно объяснить влиянием стохастических процессов, действующих независимо друг от друга и включающих вероятностное расселение, колонизацию и локальное вымирание, доступность ресурсов минерального питания, а также содействие или конкуренцию [30, 31], которые могут поддерживать или даже увеличивать бета-разнообразие с течением времени [32]. Кроме того, флористический состав формирующейся растительности на начальных этапах восстановительной сукцессии определяет влияние таких антропогенных факторов, как время вывода земель из сельскохозяйственного использования, режим использования этих земель, а также различный севооборот (виды культур, которые выращивались ранее на пашнях), обуславливающие структуру формирующейся растительности на начальных этапах восстановительной сукцессии [33].

Комплекс этих факторов (влияние порядка и времени воздействия абиотических и биотиче-

ских факторов на формирование растительных сообществ) инициирует изменение растительных сообществ в ходе сукцессии, прямо или косвенно влияет на их видовой состав, а затем либо сдерживает, либо способствует колонизации определенных видов за счет эффектов приоритета — влияния видов друг на друга в зависимости от порядка, при котором они внедрились в сообщество [34]. Данный вывод согласуется с ранее проведенными исследованиями на залежах в других регионах России ([5–7, 28, 35] и др.).

В природно-климатических условиях Башкирского Предуралья продолжительность влияния этих факторов сравнительно невелика. Основные изменения видового богатства и смена эколого-ценотических групп видов в составе фитоценозов происходят в первые 12–15 лет с момента начала массового возобновления самосева древесных пород до формирования длительно-производных мертвопокровных березовых и березово-сосновых фитоценозов. Именно в этот период происходит внедрение видов и развиваются отношения доминирования между различными группами растений. Данная тенденция характерна для большинства сукцессий, протекающих на залежах лесных регионов умеренного пояса России [27, 28, 36]. Однако в других природно-климатических условиях влияние комплекса абиотических и биотических факторов на флористический состав залежей занимает большее время. Например, во влажных районах Атлантики и континентальной Европы переход от травяной растительности к фитоценозам с сомкнутым древостоем варьирует от 20 до 30 лет ([37, 38] и др.), а в горах Средиземного моря — более 80 лет ([8, 39] и др.).

По мере формирования древесного полога и усиления эдификаторного влияния древостоя происходят снижение влияния начальных условий формирования растительности и нивелирование флористических различий между сообществами каждой отдельной залежи, что в свою очередь приводит к снижению фитоценотического разнообразия. После формирования древостоя с плотным пологом (4-я стадия сукцессии) динамика видового разнообразия замедляется, роль ограничивающего фактора приобретает уровень затенения древесным пологом. Видовой состав сообществ становится более стабильным, а видовое богатство значительно снижается (см. табл. 2). Однако даже в сильно затененных сообществах с проективным покрытием древостоя 80–90% и практически мертвопокровным напочвенным покровом в составе сообществ присутствует большое количество видов, типичных для рудеральной растительности (*Artemisia vulgaris*, *Artemisia absinthium*, *Cirsium setosum*, *Taraxacum officinale*, *Potentilla argentea*, *Plantago major*, *Artemisia absinthium*, *Erigeron acris*, *Tussilago farfara*, *Picris hieracioides* и др.), а также лугово-опушечного и степного разнотра-

вья (*Trifolium medium*, *Poa angustifolia*, *Pimpinella saxifraga*, *Achillea millefolium*, *Galium album*, *Vicia cracca*, *Leucanthemum vulgare*, *Gentiana cruciata* и др.).

Тем не менее в Башкирском Предуралье, где распространены широколиственные леса, флористический состав сообществ усложняется участием видов союза *Aconito lycoctoni-Tilion cordatae* Solomeshch et Grigoriev in Willner et al., 2016 (класс *Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge, 1968). В плотных березняках появляются виды неморального комплекса (*Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Quercus robur*, *Sorbus aucuparia*, *Poa nemoralis*, *Viburnum opulus*, *Dryopteris filix-mas*, *Ajuga reptans*, *Campanula trachelium*, *Glechoma hederacea*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria bungeana* и др.). В подзоне хвойно-широколиственных лесов иногда наблюдается увеличение участия видов класса *Vaccinio-Piceetea* (чаще всего *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, единичные экземпляры сеянцев и подроста *Picea obovata* и *Abies sibirica*), что связано прежде всего с близостью расположения темнохвойных лесов союза *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al., 2008 с высокой долей участия видов бореального комплекса [40] и зоохорией [41]. На данной стадии сукцессии подрост ели и пихты встречается единично и не способен в будущем создать фоновый древостой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая анализ лесовосстановительных сукцессий на заброшенных сельскохозяйственных землях Башкирского Предуралья, можно сделать вывод о том, что направление сукцессий в различных ботанико-географических зонах однообразно, имеет сходные тенденции и направлено на формирование длительно-производных березовых или сосновых фитоценозов. Влияние начальных условий нарушений сохраняется в сукцессионных рядах, поддерживая различия между сообществами каждой залежи, и приводит к генерации альтернативных сукцессионных состояний. Наибольшие изменения флористического состава происходят в первые 12–15 лет восстановительной сукцессии после вывода земель из сельскохозяйственного использования. Однако степень и характер нарушений с момента вывода земель не влияют на спонтанное массовое лесовозобновление и скорость сукцессии.

В дальнейшем активное лесовозобновление на залежах приводит к нивелированию флористических различий и снижению фитоценотического разнообразия (конвергенции фитоценозов). Окончательный состав растительных сообществ не может быть точно определен, поскольку он зависит от текущих внешних воздействий и динамических абиотических условий. Тем не менее при отсутствии антропогенного воздействия сукцессия будет идти под влиянием непосредственно кон-

тактирующей с залежами лесной растительности, которая в конечном итоге и будет определять видовой состав на более поздних стадиях сукцессии. По некоторым данным, развитие лесного травостоя может занять от 100 до 150 лет [1, 41], что сопоставимо с продолжительностью возобновления лесной растительности на вырубках. Однако можно предположить, что формирование лесного травостоя, характерного для зональных типов лесной растительности ЮУР, займет значительно большее время, поскольку на залежах практически полностью отсутствует лесная флора.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00186, <https://rscf.ru/project/22-24-00186/>. Часть геоботанических описаний (в Караидельском, Архангельском и Иглинском районах) была выполнена И.Г. Бикбаевым и В.Б. Мартыненко в рамках государственного задания УИБ УФИЦ РАН № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6 до начала гранта РФФИ.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А. и др. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 2010. 426 с.
2. Глушков И., Лупачик В., Прищепов А. и др. Картирование заброшенных земель в Восточной Европе с помощью спутниковых снимков LANDSAT и GOOGLE EARTH ENGINE. 2019. Интернет ресурс: <https://maps.greenpeace.org/maps/aal/>
3. Cramer V.A., Hobbs R.J., Standish R.J. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly // Trends in Ecology & Evolution. 2008. V. 23. №. 2. P. 104–112.
4. Meiners S.J., Rye T.A., Klass J.R. On a level field: The utility of studying native and non-native species in successional systems // Applied Vegetation Science. 2009. V. 12. Iss. 1. P. 45–53.
5. Москаленко С.В., Бобровский М.И. Расселение лесных видов растений из старовозрастных дубрав на брошенные пашни в заповеднике “Калужские засеки” // Изв. Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(5). С. 1332–1335.
6. Мошкина Е.В., Медведева М.В., Туюнен А.В. и др. Особенности естественного восстановления лесных экосистем на бывших сельскохозяйственных землях (на примере южного агроклиматического района Карелии) // Биосфера. 2019. Т. 11. № 3. С. 134–145.
7. Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400.
8. Peña-Angulo D., Khorchani M., Errea P. et al. Factors explaining the diversity of land cover in abandoned fields in a Mediterranean mountain area // Catena. 2019. V. 181. 104064.
9. Жудова П.П. Геоботаническое районирование Башкирской АССР. Уфа: Башкиргоиздат, 1966. 124 с.
10. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
11. Kopecký K., Hejný S. A new approach to the classifications of anthropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. V. 29. P. 17–20.
12. Hennekens S.M. TURBO(VEG). Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. Lancaster: Wageningen et University of Lancaster, 1995. 70 p.
13. Tichý L., Holt J., Nejezchlebová M. JUICE. Program for management, analysis and classification of ecological data. 2-nd ed. Brno: Masaryk University, 2011. 61 p.
14. Корчагин А.А. Определение возраста деревьев умеренных широт // Полевая геоботаника. Т. II. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 209–241.
15. Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.
16. Foster B.L., Tilman D. Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach // Plant Ecology. 2000. V. 146. № 1. P. 1–10.
17. Magurran A.E. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, 1988. 547 p.
18. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пос. Томск: Изд-во “ТМЛ-Пресс”, 2007. 304 с.
19. Hill T., Lewicki P. Statistics methods and applications. Tulsa: StatSoft, 2007. 832 p.
20. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
21. Широких П.С., Мартыненко В.Б., Зверев А.А. и др. Растительность заброшенных сельскохозяйственных угодий Башкирского Предуралья // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2017. №. 37. С. 66–104.
22. Архипова М.В. Изменение лесистости в центре Восточно-Европейской равнины за последние 150 лет // Лесоведение. 2020. № 1. С. 35–45.
23. Данченко А. М., Трофименко Н.М. Экология семенного размножения березы. Новосибирск: Наука, 1993. 184 с.
24. Viherä-Aarnio A., Velling P. Seed transfers of silver birch (*Betula pendula*) from the Baltic to Finland – effect on growth and stem quality // Silva Fennica. 2008. № 42(5). P. 735–751.
25. Новоселова Н.Н., Залесов С.В., Магасумова А.Г. Формирование древесной растительности на бывших сельскохозяйственных угодьях: Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2016. 106 с.

26. Юровских Е.В., Залесов С.В., Магасумова А.Г., Бачурина А.В. Густота и надземная фитомасса подроста сосны на бывших сельскохозяйственных угодьях // Аграрный вестник Урала. 2016. № 11 (153). С. 80–85.
27. Телеснина В.М. Динамика растительного покрова в ходе демулационной сукцессии в подзоне южной тайги (Костромская область) после разных видов сельскохозяйственного использования // Вестник Удмуртского ун-та. Сер.: Биология. Науки о Земле. 2016. Т. 26. Вып. 3. С. 26–39.
28. Атутова Ж.В., Екимовская О.А. Основные тенденции восстановительной динамики аграрно-трансформированных геосистем Тункинской котловины // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия: Науки о Земле. 2019. Т. 27. С. 16–31.
29. Вараксин Г.С., Вайс А.А., Байкалов Е.М. Заращение древесной растительностью земель сельскохозяйственного назначения // Вестник КрасГАУ. 2012. № 5. С. 201–205.
30. Orrock J.L., Watling J.I. Local community size mediates ecological drift and competition in metacommunities // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 2010. № 277(1691). P. 2185–2191.
31. Kreyling J., Jentsch A., Beierkuhnlein C. Stochastic trajectories of succession initiated by extreme climatic events // Ecology Letters. 2011. V. 14. № 8. P. 758–764.
32. Chase J.M. Community assembly: when should history matter? // Oecologia. 2003. № 136. P. 489–498.
33. Szirmai O., Saláta D., Benedek L.K., Czóbel S. Investigation of the secondary succession of abandoned areas from different cultivation in the Pannonian Biogeographic Region // Agronomy. 2022. V. 12. №. 4:773. P. 1–22.
34. Fukami T. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2015. V. 46. P. 1–23.
35. Голубева Л.В., Наквасина Е.Н. Заращение древесной растительностью постагрогенных земель на карбонатных отложениях в Архангельской области // Изв. Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 210. С. 25–36.
36. Уткин А.И., Гульбе Т.А., Гульбе Я.И., Ермолова Л.С. О наступлении лесной растительности на сельскохозяйственные земли в Верхнем Поволжье // Лесоведение. 2002. № 5. С. 44–52.
37. Prach K., Jongepierová I., Řehounková K., Fajmon K. Restoration of grasslands on ex-arable land using regional and commercial seed mixtures and spontaneous succession: successional trajectories and changes in species richness // Agriculture, Ecosystems & Environment. 2014. V. 182. P. 131–136.
38. Ruskule A., Nikodemus O., Kasparinskis R. et al. Soil-vegetation interactions in abandoned farmland within the temperate region of Europe // New Forests. 2016. V. 47. № 4. P. 587–605.
39. Rey Benayas J. M., Martínez-Baroja L., Pérez-Camacho L. et al. Predation and aridity slow down the spread of 21-year-old planted woodland islets in restored Mediterranean farmland // New Forests. 2015. V. 46. № 5. P. 841–853.
40. Водоохранно-защитные леса Уфимского плато: экология, синтаксономия и природоохранная значимость / Под ред. А.Ю. Кулагина. Уфа: Гилем, 2007. 448 с.
41. Евстигнеев О.И., Воеводин П.В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюлл. МОИП. 2013. Т. 118. № 4. С. 64–70.

УДК 575.174.5+582.632.2

ФИЛОГЕОГРАФИЯ ВИДОВ ДУБА В КРЫМУ ВЫЯВЛЯЕТ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ РЕФУГИУМЫ И ПУТИ МИГРАЦИЙ¹

© 2023 г. С. А. Семерикова^а, *, С. М. Подергина^а, А. Н. Ташев^б, В. Л. Семериков^а

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

^бЛесотехнический университет, Болгария 1797 София, бульвар Климент Охридски, 10

*e-mail: s.a.semerikova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 09.09.2022 г.

После доработки 06.01.2023 г.

Принята к публикации 15.01.2023 г.

Изменчивость хлоропластной ДНК была изучена у 872 деревьев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), дуба скального (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.) и дуба пушистого (*Q. pubescens* Willd.) на Крымском полуострове, на Западном Кавказе и в Балканском регионе с целью исследования филогеографии и взаимодействия данных видов в Причерноморье. Секвенированием пяти фрагментов общей длиной более 10 000 пар нуклеотидов выявлено 12 гаплотипов хлоропластной ДНК. Для типирования гаплотипов в изученных выборках использовали хлоропластные микросателлиты (cpSSR), секвенирование и рестрикционный анализ. Установлена принадлежность гаплотипов к нескольким дивергентным филогенетическим линиям. Изученные виды слабо различаются между собой по составу гаплотипов при выраженной географической структуре изменчивости, что демонстрирует некоторый уровень генетического потока между ними в смешанных популяциях. Гаплотипы Балканского региона близкородственны гаплотипам изученных ранее популяций из Восточной Европы и западной части Русской равнины и не встречаются в Крыму и на Кавказе. На Крымском п-ове выделяются две географические группы популяций, резко различающиеся по составу гаплотипов. Показано отличие западной и центральной частей полуострова от восточной, что предполагает различное происхождение популяций дуба в Крыму в результате миграций из двух источников, чему могли содействовать периодические понижения уровня Черного моря и его опреснение, неоднократно случавшиеся в плейстоцене и голоцене. Преобладание двух дивергентных гаплотипов в западной части полуострова, сходных с гаплотипами Малой Азии, свидетельствует о проникновении дуба в Крым из этого региона и наличии в горных лесных районах Крыма изолированного рефугиума во время последнего ледникового максимума. При этом на востоке горно-лесной части Восточного Крыма у дуба распространены гаплотипы, общие с Западным Кавказом. Резкая граница между областями распространения “западных” и “восточных” гаплотипов в Восточном Крыму свидетельствует об относительно недавнем времени формирования зоны вторичного контакта между местными и кавказскими популяциями дуба в результате послеледниковой колонизации.

Ключевые слова: филогеография, Крымский полуостров, Причерноморье, *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, хлоропластная ДНК, популяционно-генетическая структура, древние рефугиумы, миграции, пути колонизации

DOI: 10.31857/S0367059723030058, EDN: ECEINU

Южные окраинные популяции деревьев европейских умеренных и бореальных лесов благодаря возможной адаптации к жарким и засушливым условиям являются источником генетической изменчивости, потенциально важной для выживания при глобальных климатических изменениях. Для исследования геномных основ климатических адаптаций необходима информация о биогеографии вида: происхождении популяций, их

дифференциации, миграциях и вторичных гибридных контактах. Лесная область Причерноморья является уникальным анклавом европейских лесов, содержащим большую долю биологического и генетического разнообразия [1–7]. Однако в большинстве исследований филогеографии европейских древесных растений (например, [8, 9]) юго-восточным областям, включая этот регион, было уделено недостаточное внимание. На основании генетических и палеоботанических исследований видов дуба в Европе были выделены три основных рефугиума, расположенные на полуостровах Средиземноморья [8, 9], а в последнее

¹ Дополнительная информация для этой статьи доступна по DOI: 10.31857/S0367059723030058 для авторизованных пользователей.

время выявлены дополнительные, расположенные севернее и восточнее [10, 11]. Однако роль Причерноморского региона в качестве месторасположения рефугиумов, их взаимодействие и возможный вклад в генетическое разнообразие и дифференциацию современных европейских популяций изучены недостаточно.

Крымский полуостров, являясь частью Причерноморского региона, находится на границе циркумбореальной и средиземноморской флористических областей [2, 12] и на перекрестке древних миграционных путей флор соседних регионов [1, 2, 13]. Лесные сообщества в Крыму распространены в горных и предгорных областях [14, 15]. Крымские горы протянулись на 180 км вдоль юго-восточного побережья тремя параллельными хребтами (грядами). Ближняя к морю Главная гряда Крымских гор (высота до 1500 м) задерживает большое количество осадков и защищает южные склоны от холода, формируя особое сочетание климатических условий как на южном, так и на северном макросклонах. Современная растительность Горного Крыма сформировалась в древности и имеет широкие биогеографические связи [1, 2, 15]. Флора Горного Крыма наиболее сходна с флорой северной части Западного Закавказья, что подтверждает правомерность выделения Крымско-Новороссийской флористической провинции [1, 12]. В меньшей степени представлен крымско-балканский и крымско-малоазиатский элементы флоры [1, 13]. Важную часть флоры Крыма составляет голарктический географический элемент [1], и крымские леса в разные эпохи могли иметь флористическую связь с лесами более северных регионов. Структура лесной растительности достаточно сложная, однако преобладающей во всех районах Горного Крыма лесной породой является дуб, занимающий 2/3 всей лесной площади [14, 15].

В Крыму произрастают три вида робуроидных дубов (секция *Quercus*, Roburoids [16]): дуб скальный *Q. petraea* (Matt.) Liebl., дуб пушистый *Q. pubescens* Willd. и дуб черешчатый *Q. robur* L. [1, 2, 14, 15, 17]. Эти виды широко распространены в Европе, включая все Причерноморские регионы. Их ареалы во многом перекрываются, однако виды различаются экологическими требованиями и репродуктивной стратегией. Отмечается наличие генетического потока между тремя видами [16, 18]. Их взаимному генетическому влиянию посвящен ряд работ (см. [11, 16] и ссылки в этих работах), в которых показано, что степень и направление интрогрессии могут варьировать не только между таксонами, но и в зависимости от региона, что может быть вызвано локальными факторами окружающей среды и разной историей популяции [11, 18, 19]. В Крыму три вида часто сосуществуют в смешанных популяциях [15] и также неизбежно испытывают взаимное генетическое влияние.

Очевидно, что исследования генетического разнообразия, филогеографии и микроэволюции возможны лишь при рассмотрении данных видов в комплексе.

Большое значение в распространении видов дуба в Крыму имеют температурный режим, условия увлажнения и особенности горных пород [15]. Преобладающей лесообразующей породой является дуб скальный (*Q. petraea*), который встречается почти повсеместно в горно-лесной области. Дуб пушистый (*Q. pubescens*) произрастает главным образом на известковых субстратах и в более засушливых местообитаниях. Менее распространен в Крыму дуб черешчатый (*Q. robur*) — им занято только около 1% площадей дубовых лесов [15]. На южном макросклоне *Q. robur* отсутствует, где, вероятно, он не выдерживает конкуренции с сидячецветными дубами (*Q. petraea*/*Q. pubescens*). На северном макросклоне *Q. robur* произрастает на высотах до 600 м, в долинах рек, на пологих склонах и депрессиях рельефа с более богатыми почвами.

Хотя рельеф Крыма не имеет ледниковых проявлений, плейстоценовые ледниковые циклы оказывали значительное воздействие на лесную биоту [6, 20–23]. Анализ современной и палеофауны показывает, что непрерывная лесная зона не сохранялась на протяжении всего плейстоцена [22–24]. Степень распространения и постоянство широколиственных лесов в максимумы стадиялов не известны, в последний ледниковый максимум преобладала степная растительность с небольшими лесными элементами [20]. Помимо влияния на размер популяций, ледниковые циклы плейстоцена были источником периодических трансгрессий, регрессий и опреснений вод Черного моря, что открывало и закрывало сухопутные и морские миграции лесных видов между Крымом и соседними регионами [25]. Это повлияло на генетическую структуру благородного оленя, некоторых видов пресмыкающихся, амфибий и др. [3, 7, 26]. Молекулярные исследования палеоостатков благородного оленя (*Cervus elaphus*) предполагают процесс исчезновения локальных популяций в холодные фазы и неоднократные волны колонизаций Крыма из разных направлений [26]. Исследования с помощью молекулярных маркеров видов тиса, бука, сосны [27–29] выявили влияние Балкан, Кавказа, Малой Азии на генетический пул популяций в Крыму, что также указывает на миграции между Крымом и этими регионами.

В филогеографических исследованиях видов дуба широко используются маркеры хлоропластной ДНК (хпДНК), имеющей у покрытосеменных растений материнское наследование, что позволяет, анализируя географическое распределение генетических линий, изучать прошлые процессы рассе-

ления вида, происходившие посредством распространения семян (желудей). Широкомасштабное филогеографическое исследование видов европейских робуроидных дубов [8, 9], основанное на PCR-RFLP анализе четырех хлоропластных фрагментов, выявило высокую степень дифференциации и географические “паттерны” хпДНК, отражающие пути послеледниковых колонизаций Европы. В работах R.J. Petit et al. [8, 9] было описано и нанесено на карту в общей сложности 32 RFLP-гаплотипа, объединенных в шесть материнских линий, из которых три (линии “А”, “Е”, “F”) были распространены в восточной части ареала, из них линии “Е” и “F” — в Крымско-Кавказском регионе. В Крыму было изучено только несколько образцов [9], не решивших вопросы связи Крыма с Кавказом, Малой Азией и Балканами.

В нашей предыдущей работе по исследованию изменчивости маркеров хпДНК в Крымско-Кавказском регионе [30] в анализ было включено 105 образцов из девяти крымских выборок трех видов *Quercus*. Предложенные оптимизированные варианты генотипирования предполагали сочетание анализа микросателлитных локусов хлоропластной ДНК (срSSR), секвенирования и рестриктового анализа (PCR-RFLP). Показано, что анализ срSSR хорошо маркирует хпДНК изменчивость, так как определенные этим методом гаплотипы совпадают с выявленными методом секвенирования. Кроме того, использование срSSR-маркеров существенно снижает затраты и трудоемкость генотипирования. В Крыму было выявлено пять хпДНК гаплотипов [30]. Популяции дуба на Крымском п-ве по хлоропластным маркерам были дифференцированы как от основного ареала дубов, его северной части, так и от Кавказа. Сравнительный анализ наших данных [30] с данными авторов из Турции [5] показал, что происхождение нескольких гаплотипов было связано с Малой Азией. В популяциях восточной части полуострова обнаружен западно-кавказский гаплотип (Z-I), что свидетельствует об исторических контактах популяций дуба из восточного Крыма с Западным Кавказом.

Целью настоящей работы является исследование филогеографии и структуры генетической изменчивости трех видов *Quercus* в Крыму. Для детального понимания географического распределения гаплотипов внутри лесной зоны Крыма, а также для установления соотношений частот гаплотипов у разных видов мы существенно увеличили число выборок с охватом большей части ареала трех видов дуба в Крыму. Для прояснения возможной связи с прилегающими территориями юго-восточной Европы и Кавказа были исследованы популяции *Quercus* в этих регионах и проведен анализ палеогеографических данных. Использовались разработанные в предыдущей работе [10] мар-

керы хлоропластной ДНК и оптимизированные варианты генотипирования [30].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В исследование было включено 55 популяционных выборок трех видов *Quercus* — всего 872 образца из трех географических регионов (табл. 1, рис. 1а). На Крымском п-ве дополнительно к ранее изученным было проанализировано 488 новых образцов из 33 выборок. Всего в Крыму исследовано 593 дерева из 42 популяционных выборок трех видов дуба. У дуба черешчатого (*Q. robur*) изучено 178 деревьев из 14 популяций, сбор образцов проводился в предгорной области и на северном макросклоне Крымских гор, в лесистых областях Главной и Внутренней гряд, охватывая весь ареал дуба черешчатого на полуострове, начиная с нижнего течения р. Бельбек и Байдарской долины на западе до крайней восточной точки произрастания *Q. robur* в районе Старого Крыма. У дуба скального (*Q. petraea*) и дуба пушистого (*Q. pubescens*) исследовано 415 деревьев из 28 популяций западного и восточного Крыма, материал отбирали как на северном, так и на южном макросклонах: в предгорной области, на хребтах Главной и Внутренней гряд и на южном берегу Крыма, на склонах разных экспозиций со значительным перепадом высот между выборками. В случаях совпадения или непосредственной близости точек сбора разных видов *Quercus* название у выборок совпадало, различаясь по номеру (см. табл. 1).

На Западном Кавказе дополнительно к двум имеющимся было проанализировано семь выборок из наиболее близких к Керченскому проливу территорий — из Западного Предкавказья, Западного Кавказа и Северо-Западного Закавказья, всего 127 образцов из пяти популяций *Q. robur* и двух популяций *Q. petraea* и *Q. pubescens* (см. табл. 1, рис. 1а). В Болгарии и на юге Румынии (далее в тексте — Балканский регион) нами исследовано шесть выборок *Q. robur*, всего 152 образца (см. табл. 1, рис. 1а).

Все выборки собраны в естественных местах обитаниях дубов, вдали от населенных пунктов. Расстояние между изученными деревьями составляло не менее 50 м. Большинство выборок отбирали по маршруту протяженностью в несколько километров. В этом случае в таблице указаны координаты начала и конца маршрута, с перепадом высот внутри выборки. Таксономическую принадлежность устанавливали по описаниям, приведенным в работах [19, 31]. Виды идентифицировали по форме листа, характеру опушения, а также по длине плодоножек. Разделение образцов сидячецветных дубов на виды *Q. pubescens* или *Q. petraea* проводилось не для всех выборок, так как *Q. pubescens* отличается наличием густого войлочного опушения на листьях и молодых побегах, а

Таблица 1. Характеристика исследованных популяций дуба черешчатого *Q. robur* (*rb*), дубов скального *Q. petraea* (*pt*) и пушистого *Q. pubescens* (*pb*)¹

№ выборки	Популяции	Координаты ²		Высота над ур. м., м	n	H	Гаплотипы (число особей)
		с. ш.	в. д.				
Крым, <i>Q. robur</i>							
1*	р. Бельбек (<i>rb</i>)	44°40'45" 44°41'02"	33°36'55" 33°40'05"	20	13	0.1538	К (12), Т (1)
2	Тыловое (<i>rb</i>)	44°26'13" 44°25'15"	33°44'42" 44°45'41"	295	13	0.5128	К (8), Т (5)
3	Озерное — Павловка (<i>rb</i>)	44°29'22" 44°27'04"	33°47'40" 33°48'24"	245—290	19	0.4561	К (13), Т (6)
4	р. Боса (<i>rb</i>)	44°27'07" 44°27'14"	33°49'37" 33°50'42"	305—340	9	0.5000	К (6), Т (3)
5	р. Марта (<i>rb</i>)	44°41'56" 44°42'06"	34°00'40" 34°02'16"	290	28	0.5079	Т (16), К (12)
6*	р. Бодрак (<i>rb</i>)	44°45'59"	34°02'00"	280	5	0.4000	Т (4), К (1)
7*	г. Ак-Кая (<i>rb</i>)	45°07'01" 45°06'50"	34°35'56" 34°36'55"	142—227	15	0	Т (15)
8	р. Биюк-Карасу (<i>rb</i>)	44°59'09"	34°36'36"	230	8	0	К (8)
9	Головановка — Красно- селовка (<i>rb</i>)	44°57'47" 44°55'54"	34°37'25" 34°37'56"	310—360	14	0.1429	К (13), Т (1)
10	Земляничное (<i>rb</i>)	44°57'45"	34°49'27"	391	6	0	Z-I (6)
11	Пятницкое (<i>rb</i>)	44°59'45" 45°00'06"	34°52'26" 34°51'53"	283—261	6	0	Z-I (6)
12	Переваловка — Грушевка (<i>rb</i>)	45°00'14" 44°58'20"	34°58'25" 34°58'18"	280—420	23	0	Z-I (23)
13*	г. Агармыш (<i>rb</i>)	45°00'38" 45°00'48"	35°00'07" 35°02'30"	340—420	17	0	Z-I (17)
14	Старый Крым (<i>rb</i>)	45°00'38"	35°01'48"		2	0	Z-I (2)
	Среднее				12.7	0.2057	
	Всего				178		
Крым, <i>Q. petraea</i> , <i>Q. pubescens</i>							
15	Аязьма (<i>pb</i>)	44°27'37"	33°38'28"	110	6	0	К (6)
16	Тыловое (<i>pt</i>)	44°26'13" 44°25'15"	33°44'42" 44°45'41"	295	11	0	К (11)
17	Боса (<i>pt</i>)	44°27'23" 44°26'37"	33°50'18" 33°51'12"	300—520	28	0.0714	К (27), Е-II (1)
18	Мангуп (<i>pt</i>)	44°34'40" 44°35'11"	33°46'20" 33°48'14"	250—335	18	0	К (18)
19*	Чуфут-Кале (<i>pt</i>)	44°44'18"	33°55'58"	410	6	0	К (6)
20	р. Марта	44°42'37" 44°42'07"	34°00'27" 34°01'37"	260—420	27	0.5128	К (15), Т (12)
21	Кореизская тропа (<i>pb</i>)	44°27'23" 44°26'28"	34°04'18" 34°04'58"	275—600	26	0	К (26)
22	Боткинская тропа	44°30'07"	34°06'08"	310	12	0	К (12)
23	Никита	44°30'28"	34°14'21"	100	8	0	К (8)
24	г. Аю-Даг	44°33'36"	34°20'21"	270—500	19	0	К (19)

Таблица 1. Продолжение

№ выборки	Популяции	Координаты ²		Высота над ур. м., м	<i>n</i>	<i>H</i>	Гаплотипы (число особей)
		с. ш.	в. д.				
25	Малый Маяк	44°37'03"	34°21'30"	390	18	0	K (18)
26	г. Сераус (<i>pt</i>)	44°38'38"	34°22'09"	395–580	21	0	K (19), K' (2)
		44°39'36"	34°20'37"				
27*	Изобильное (<i>pt</i>)	44°42'07"	34°20'46"	245	9	0	K (9)
		44°41'45"	34°20'13"				
28	Солнечногорск – Рыбачье (<i>pt</i>)	44°40'58"	34°30'05"	120–145	14	0	K (14)
		44°45'49"	34°35'04"				
29	Солнечногорск – Рыбачье (<i>pb</i>)	44°40'58"	34°30'05"	70–140	16	0	K (16)
		44°45'49"	34°35'04"				
30*	р. Биюк-Карасу (<i>pt</i>)	44°58'49"	34°36'33"	230	11	0	K (11)
31	Головановка – Красно- селовка (<i>pt</i>)	44°57'47"	34°37'25"	310–360	11	0	K (11)
		44°55'54"	34°37'56"				
32	Морское	44°49'50"	34°48'05"		8	0	Z-I (8)
33	Земляничное–Ворон– Веселое	44°53'30"	34°49'05"	260–590	25	0.5200	K (13), Z-I (12)
		44°54'05"	34°49'14"				
34	Новый Свет (<i>pb</i>)	44°49'45"	34°54'45"		14	0	Z-I (14)
35	Топловский монастырь	44°59'54"	34°52'32"	370	5	0	Z-I (5)
36	Переваловка – Гру- шевка (<i>pt</i>)	45°00'09"	34°58'28"	260–430	18	0	Z-I (18)
		44°56'42"	34°57'32"				
37	г. Агармыш (<i>pt</i>)	45°01'10"	35°01'53"	350–510	23	0	Z-I (23)
		45°00'36"	35°00'12"				
38	ур. Кизилташ (<i>pt</i>)	44°55'43"	35°06'44"	150–360	12	0	Z-I (12)
		44°55'35"	35°01'09"				
39	Эчки-Даг (<i>pt</i>)	44°55'38"	35°07'49"	140–270	15	0.1333	Z-I (14), E-III (1)
		44°55'55"	35°08'45"				
40*	Эчки-Даг (<i>pb</i>)	44°54'36"	35°08'40"	220–270	14	0.3626	Z-I (11), E-III (3)
		44°53'21"	35°07'03"				
41	Старый Крым (<i>pt</i>)	45°01'20"	35°07'02"	240–310	5	0	Z-I (5)
		44°59'57"	35°08'33"				
42*	Старый Крым (<i>pb</i>)	44°58'56"	35°09'47"	130–220	15	0.1333	Z-I (14), E-I (1)
		44°59'49"	35°08'45"				
	Среднее				14.8	0.0619	
	Всего				415		
Кавказ, <i>Q. robur</i>, <i>Q. petraea</i>, <i>Q. pubescens</i>							
43	Темрюк (<i>rb</i>)	45°12'31"	37°17'06"	0	5	0	Z-I (5)
44	Школьный (<i>rb</i>)	45°03'14"	37°34'33"	230	20	0	Z-I (20)
45	Гостагаевская (<i>rb</i>)	44°58'58"	37°30'21"	150	11	0	Z-I (11)
46	Семигорский (<i>rb</i>)	44°53'53"	37°36'10"	100	25	0	Z-I (25)
47	Крымск (<i>rb</i>)	44°56'28"	38°03'24"	20	22	0	Z-I (22)
48	Сукко (<i>pt</i>)	44°47'37"	37°24'56"	115	28	0	Z-I (28)
49	Кабардинка (<i>pb</i>)	44°40'40"	37°53'56"	90	16	0	Z-I (16)
	Среднее				18.1	0	
	Всего				127		

Таблица 1. Окончание

№ выборки	Популяции	Координаты ²		Высота над ур. м., м	<i>n</i>	<i>H</i>	Гаплотипы (число особей)
		с. ш.	в. д.				
	Болгария, Румыния, <i>Q. robur</i>						
50	София (<i>rb</i>)	42°38'22" 42°37'40"	23°18'39" 23°19'37"	680—810	25	0	S"(25)
51	р. Искыр (<i>rb</i>)	43°40'14" 43°40'02"	24°25'58" 24°25'25"	25	24	0	S'(23), S"(1)
52	о. Вардим, р. Дунай (<i>rb</i>)	43°37'31" 43°37'22"	25°29'10" 25°28'53"	27	27	0	S'(27)
53	р. Ведеа (<i>rb</i>)	43°48'36" 43°48'39"	25°28'01" 25°27'47"	34	25	0.2200	G (22), S'(2), N (1)
54	Комана (<i>rb</i>)	44°10'36" 44°10'39"	26°09'22" 26°09'53"	65	25	0	N (22), R (3)
55	р. Тунджа (<i>rb</i>)	42°25'32" 42°15'02"	26°30'15" 26°33'48"	115	26	0	S'(26)
	Среднее				25.3	0.0037	
	Всего				152		

Примечание. *n* — объем выборки; *H* — несмещенное гаплотипическое разнообразие [36], вычисленное без учета изменчивости микросателлитных повторов; 1 — в выборках, где не проводилось разделение на *Q. petraea* или *Q. pubescens*, таксон не указан; 2 — указаны координаты начала и конца маршрута; * — популяционные выборки, исследованные в работе [30].

часть выборок собирали весной в безлистном состоянии. При этом принадлежность образцов к *Q. robur* устанавливали при сборе в любом состоянии, благодаря хорошей сохранности плюсок с плодоножками и листьев с черешками. Выделение геномной ДНК проводилось с помощью метода СТАВ [32] из листьев, высушенных в силикагеле, или из свежих листьев, полученных в результате проращивания побегов, собранных в безлистном состоянии.

Для генотипирования был использован анализ изменчивости хлоропластных микросателлитных локусов (cpSSR) [10, 33] в сочетании с секвенированием и рестрикционным анализом. В наших предыдущих работах [10, 30] было установлено соответствие cpSSR-гаплотипов с гаплотипами, выявленными в результате секвенирования хлоропластных фрагментов, чем была подтверждена возможность типирования маркерами cpSSR-гаплотипов дуба в пределах регионов. Как было показано ранее [30], в Крыму почти все выявленные гаплотипы могут быть определены cpSSR-маркерами. Методика исследования изменчивости cpSSR-локусов методом вертикального электрофореза подробно описана в предыдущей работе [10]. Для всех 767 новых образцов Крымско-Кавказского и Балканского регионов был проведен анализ изменчивости четырех cpSSR-локусов (*mdt1*, *mdt3*, *mdt4*, *mc4*), установлено сочетание аллелей (cpSSR-гаплотипы) (см. Приложение, табл. S1). Образцы каждого выявленного cpSSR-

гаплотипа были секвенированы по пяти хлоропластным фрагментам у разных видов в географически разных популяциях — всего у 48 образцов (рис. 2). Разделение гаплотипов, не отличающихся по cpSSR-маркерам внутри региона (гаплотипы E-I, E-II и E-III), осуществляли секвенированием фрагмента TFq. Подтверждали правильность типирования гаплотипов из разных регионов, кроме секвенирования, анализом RFLP (сочетание фрагмент/рестриктаза см. в Приложении, табл. S1).

Последовательности гаплотипов были получены для пяти хлоропластных фрагментов — *psaA-trnS* (ASq), *psbC-trnD* (CDq), *trnT-trnF* (TFq), *trnK-matK* и *trnH-psbA*, общей длиной ~10 100 пн (пар нуклеотидов). Используемые праймеры, условия амплификации и секвенирования описаны ранее в работах [10, 30]. ПРЦ-продукты очищали с помощью набора ExoSAP-IT (Affimetrix). Реакцию секвенирования проводили с помощью набора BigDye v. 3.1 (Applied Biosystems), продукты реакции анализировали на автоматическом секвенаторе Нанофор 05 (Институт аналитического приборостроения РАН, Россия) в Центре коллективного пользования “Современные технологии для экологических исследований” ИЭРиЖ УрО РАН. Редактирование и выравнивание полученных последовательностей выполняли вручную в программе BioEdit v. 7.2.5 [34].

С помощью пакета программ Arlequin ver 3.5 [35] для каждой популяции оценивали несмещенное га-

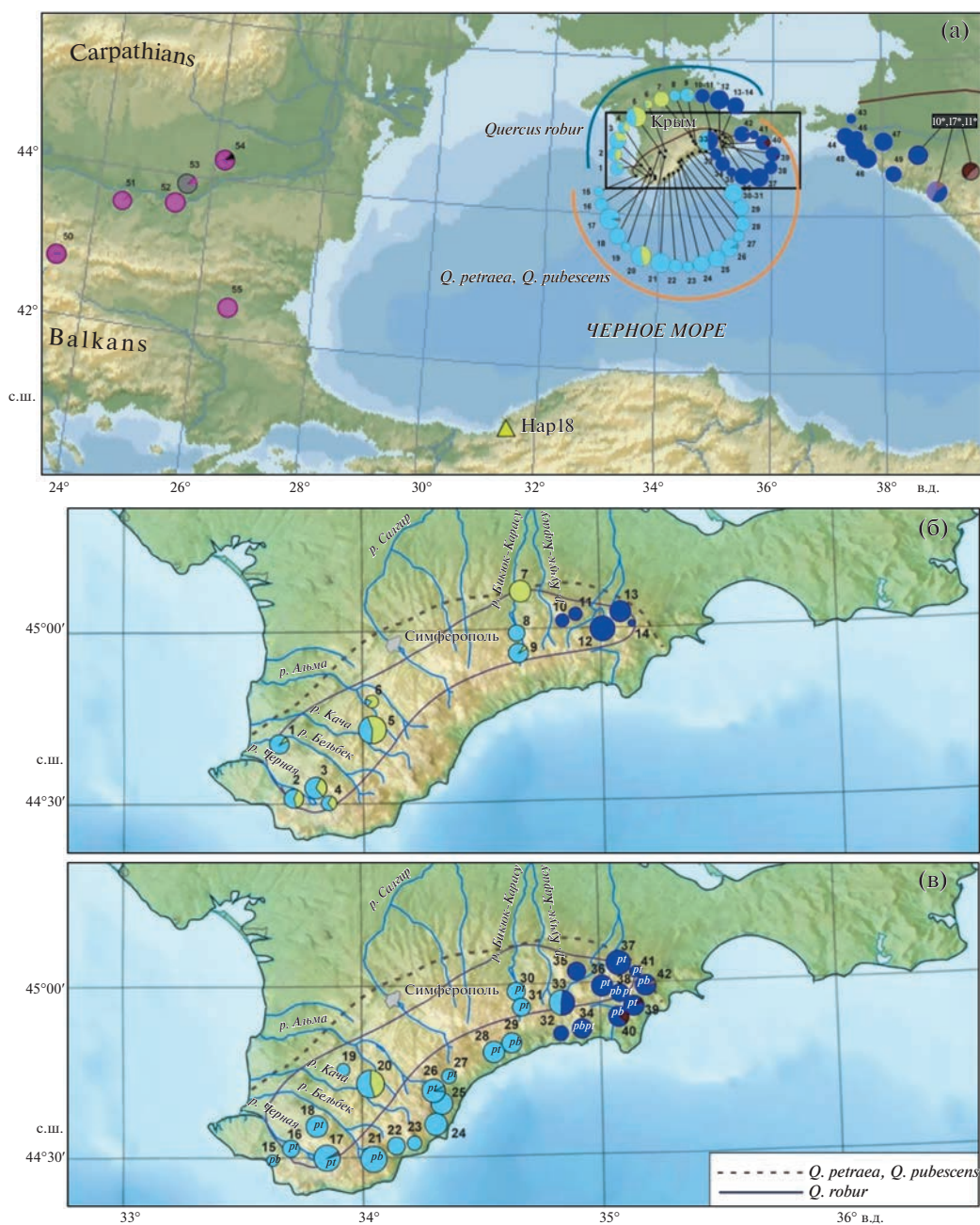


Рис. 1. Географическое распределение хлоропластных гаплотипов *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens* (а) в Крымском (№ 1–42), Западно-Кавказском (№ 43–49) и Балканском (№ 50–55) регионах: цифрами обозначены номера популяций из табл. 1, где указаны координаты и частоты гаплотипов; в рамке приведены номера выборок (10*, 11*, 17*) из работы [30]; цветовые обозначения гаплотипов соответствуют рис. 2; площадь диаграмм пропорциональна размеру выборки; указана северная граница крымско-кавказской части ареала дуба; треугольником маркировано происхождение пластома из базы данных [42]; б – распределение хлоропластных гаплотипов в популяциях дуба черешчатого *Quercus robur* на Крымском полуострове (сплошной линией обозначена граница ареала); в – распределение хлоропластных гаплотипов в популяциях дуба скального (*Q. petraea*) и дуба пушистого (*Q. pubescens*) на Крымском полуострове (прерывистой линией указана северная граница распространения дубов в Крыму); в выборках, где приводилось определение до вида, указан таксон: *pt* – *Q. petraea*, *pb* – *Q. pubescens*.

плотипическое разнообразие (H) [36]. Филогенетические деревья гаплотипов построены с использованием байесовского подхода (BI) в программе MrBayes v. 3.1.2 [37] и метода максимальной экономии

(MP) в программном пакете RAUP*4.0b1 [38], параметры и модели BI- и MP-анализов описаны в работе [39]. В анализ включены все точечные мутации, инделы и инверсии, за исключением мутаций

нее. Гаплотипы G, N, R встречались в более северных районах Восточной Европы у *Q. robur* [10]. Новые гаплотипы (K', S', S'') были близки описанным ранее и отличались от них одним или несколькими микросателлитными повторами в секвенированных фрагментах и/или сpSSR-локусах. В настоящей работе у таких вариантов к буквенному обозначению родственного гаплотипа добавлялся апостроф. Гаплотипы S', S'' из Болгарии и Румынии были близкородственны ранее описанному гаплотипу S, распространенному на западе Русской равнины [10]. В Крыму редкий гаплотип K' отличается от преобладающего гаплотипа K аллелем в сpSSR-локусе *ucd4*.

Секвенирование фрагментов хпДНК выявило полное соответствие результатам идентификации гаплотипов сpSSR-маркерам внутри двух регионов (Крымско-Кавказского или Балканского). Между регионами некоторые гаплотипы совпадают по сочетанию сpSSR-аллелей (см. Приложение, табл. S1). Результаты RFLP-анализа подтвердили правильность генотипирования и отсутствие общих гаплотипов между Крымско-Кавказским и Балканским регионами. В GenBank помещены последовательности, полученные для новых гаплотипов и новых таксонов *Quercus*, для фрагментов TFq, CDq и ASq (номера OP971967–OP971999).

По составу гаплотипов в популяциях видов *Quercus* исследованные регионы делятся на три области (см. рис. 1а): 1) Балканский регион, куда входят выборки Болгарии и южной Румынии; 2) Западный Крым и западная часть Восточного Крыма; 3) восток горно-лесной части Восточного Крыма и Западный Кавказ. В популяциях *Q. robur* Балканского региона распространено пять гаплотипов (S', S'', N, R, G), которые близки или совпадают с гаплотипами запада Русской равнины [10]. При этом в исследованных выборках Крыма и Кавказа гаплотипов северной (основной) части ареала, в т. ч. Балканского региона, не выявлено.

В Крыму в популяциях дуба обнаружено семь гаплотипов. Наиболее частые гаплотипы (K, T, Z-I) присутствуют у всех видов. У *Q. robur* преобладает гаплотип K (73%), два других гаплотипа — Z-I (30.3%) и T (28.7%) — также встречаются с высокой частотой. У *Q. petraea*/*Q. pubescens* преобладающими являются гаплотипы K (62.4%) и Z-I (32.8%), редкими — гаплотипы T (2.9%), E-III (0.96%), E-I (0.24%), E-II (0.24%), K'(0.5%). Для популяций дуба Крыма характерна низкая внутривидовая изменчивость: в выборках не встречается больше двух гаплотипов, в большинстве популяций обнаружен один гаплотип. В крымских популяциях *Q. robur* был выше показатель гаплотипического разнообразия (среднее $H = 0.2057$), что связано с присутствием во мно-

гих выборках гаплотипов K и T с почти равной частотой.

Внутри Крымского полуострова наблюдается четкая географическая дифференциация популяций по составу гаплотипов, имеющая сходную структуру как у *Q. pubescens*/*Q. petraea*, так и в выборках *Q. robur*. По составу самые восточные популяции трех видов Горного Крыма сходны с Западно-Кавказским регионом, где во всех исследованных выборках разных видов *Quercus* присутствовал только гаплотип Z-I.

В Западном Крыму во всех популяциях *Q. robur* наблюдалась смесь гаплотипов K и T при некотором преобладании гаплотипа K. Далее на восток гаплотипы T и K распределялись более неравномерно (см. рис. 1б). В самой восточной области Горного Крыма во всех выборках *Q. robur* присутствовал только гаплотип Z-I.

В западной и центральной частях полуострова у *Q. petraea* и *Q. pubescens* преобладают популяции с гаплотипом K, гаплотип T обнаружен в единственной выборке (см. рис. 1в). Аналогично распределению гаплотипов в популяциях *Q. robur*, у *Q. petraea* и *Q. pubescens* на востоке горно-лесной области Восточного Крыма, начиная с выборки Морское (№ 32), наблюдается преобладание гаплотипа Z-I. Популяция Ворон (№ 33) является переходной — в ней совместно присутствуют гаплотипы K и Z-I почти в равном соотношении. Гаплотипы группы E (E-I, E-II, E-III) в малом количестве (6 деревьев, 1%) встретились в четырех выборках *Q. petraea* и *Q. pubescens* в основном в Восточном Крыму, в области преобладания Z-I. Редкий гаплотип K' обнаружен у *Q. petraea* в выборке г. Сераус.

Преобладающие в Крыму и на Кавказе гаплотипы не являются близкородственными: крымские гаплотипы T и K отличаются 14 мутациями, гаплотипы K и Z-I — семью (см. рис. 2). Гаплотип T почти совпадает с гаплотипом пластома Нар18 из Турции с разницей в одну мутацию, причем крымский гаплотип T на сети гаплотипов является предковым турецкому гаплотипу Нар18.

При построении филогенетических деревьев и сети хлоропластных гаплотипов мы не использовали информацию о числе микросателлитных повторов, поскольку они имеют высокую скорость мутирования, несопоставимую со скоростью обычных точковых мутаций или инделов и соответственно за время образования основных клад накапливают гомоплазии [40]. При этом у неродственных гаплотипов дуба из разных линий, выявленных в настоящем исследовании, часто наблюдается одинаковое число повторов, в том числе в используемых для типирования сpSSR-локусах (см. Приложение, табл. S1). Так как число микросателлитных повторов не учитывалось при филогенетическом анализе, на сети гаплоти-

пов и филогенетическом дереве гаплотипы S, R, N, S', S'', а также гаплотипы K и K', E-I и E-II занимают одинаковую позицию (см. рис. 2, 3).

Топология сети гаплотипов была сходной с топологией филогенетического дерева. На рис. 3 представлено байесовское дерево (BI) с указанием значений статистических поддержек клад обоих деревьев. Разрешение дерева в базальной части слабое, гаплотипы исследуемых европейских робуроидных дубов не образуют монофилетичную группу, топология дерева сходна с полученной нами ранее [30]. Некоторая разница в степени разрешения базальной части дерева связана с различием выбранной внешней группы. В нашей предыдущей работе [30] в качестве внешней группы был использован представитель рода *Trigonobalanus* (Fagaceae), так как анализировались представители дубов разных секций. Пластом *Q. lobata* ближе к последовательностям робуроидных дубов, что дает более разрешенную картину, в частности более точно определяет положение дуба монгольского. Гаплотип *Q. mongolica* с невысокой поддержкой (96/59) объединяется с восточной линией (линия I). На сети гаплотипов *Q. mongolica* занимает промежуточную позицию между основными кладами европейских робуроидных дубов (см. рис. 2).

Обнаруженные в Крыму гаплотипы филогенетически значительно отличаются, наиболее частые (K, T, Z-I) входят в разные клады, соответствующие дивергентным филогенетическим линиям (см. рис. 3). Гаплотип T относится к кладе гаплотипов линии I (100/96). Данная ветвь соответствует зеленой линии "E" из работы R.J. Petit et al. [8], гаплотипы которой распространены в восточной части ареала европейских робуроидных дубов. Гаплотипы E-I, E-III и Z-I входят в общую субкладу (100/72), состоящую из гаплотипов восточно-европейской части ареала и Кавказа (линия II). Ветвь гаплотипов восточно-европейской части ареала, куда входят гаплотипы из Балканского региона (G, S', S'', R, N) (100/69), соответствует синей линии "A" из работы [8]. Крымско-кавказские гаплотипы из этой субклады соответствуют фиолетовой линии "F" из [8], однако они не образуют монофилетичную кладу и, скорее, занимают базальную позицию к линии "A".

Дивергентный гаплотип K и соответствующую ему филогенетическую линию не удается сопоставить с линиями, определенными в работе R.J. Petit et al. [8]. Гаплотип K находится в базальном положении (89/54) к линии II, на сети гаплотипов ветвь K занимает промежуточную позицию между ветвями линии II и ветвью гаплотипов Y, Y-II из Хорватии и Калининградской обл. (Апеннинская линия "C" согласно [8]).

Анализ состава гаплотипов в выборках сидячецветных дубов, где был определен таксон (*Q. pet-*

raea или *Q. pubescens*), показал совпадение между видами по частотам и составу гаплотипов. Несколько отличаются состав и географическое распределение гаплотипов у *Q. robur*, у которого доля гаплотипа T (28.7%) значительно больше, чем в популяциях *Q. petraea/Q. pubescens* (2.9%). Гаплотип T у *Q. robur* встретился как в западной, так и в восточной частях полуострова в 8 выборках, что говорит о его более широком распространении в популяциях этого вида. У сидячецветных дубов гаплотип T был обнаружен в единственной выборке р. Марта (№ 20), где присутствуют гаплотипы K и T в соотношении 56 и 44% соответственно, что почти совпадает с частотами гаплотипов у *Q. robur* в этой популяции. В отличие от *Q. petraea/Q. pubescens* у *Q. robur* не удалось выявить выборки, в которых бы происходило смешение "западных" и "восточных" гаплотипов (K и Z-I). Возможно, это связано с меньшей встречаемостью *Q. robur* в переходной зоне. Редкие гаплотипы E-I, E-II, E-III, отмеченные в Крыму у *Q. petraea* и *Q. pubescens*, не были встречены у *Q. robur*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Филогенетические отношения гаплотипов и возможные исторические связи Крыма с другими регионами Причерноморья

Выявленные в исследованных популяциях робуроидных дубов гаплотипы хпДНК относятся к нескольким дивергентным филогенетическим кладам (см. рис. 3). Наиболее вероятно, что дифференциация на глубоко дивергированные линии хлоропластной ДНК возникла в начале эволюции представителей секции *Quercus* в Евразии после их проникновения в Евразию из Америки в среднем и позднем миоцене [16]. Время расхождения основных линий хпДНК совпадает со временем дифференциации на европейскую и восточно-азиатскую группы робуроидных дубов и соответствует концу миоцена [44]. Таким образом, древность линий наиболее дивергентных гаплотипов исключает наличие связи между их филогенетическими отношениями и взаимным географическим распространением, поскольку происходившие плиоценовые и плейстоценовые вымирания [16] и неоднократные колонизации во многом изменили первичную филогеографическую структуру. Примером может служить смешение гаплотипов разных линий в Малой Азии, на Кавказе и Балканах [5, 30, 45].

В то же время географическое распределение гаплотипов в исследованных регионах демонстрирует три почти не перемешивающиеся области, резко отличающиеся составом гаплотипов: 1) Балканский регион; 2) Западная часть Крыма; 3) Восток Крыма и Западный Кавказ. Гаплотипы Балканского региона близкородственны гап-

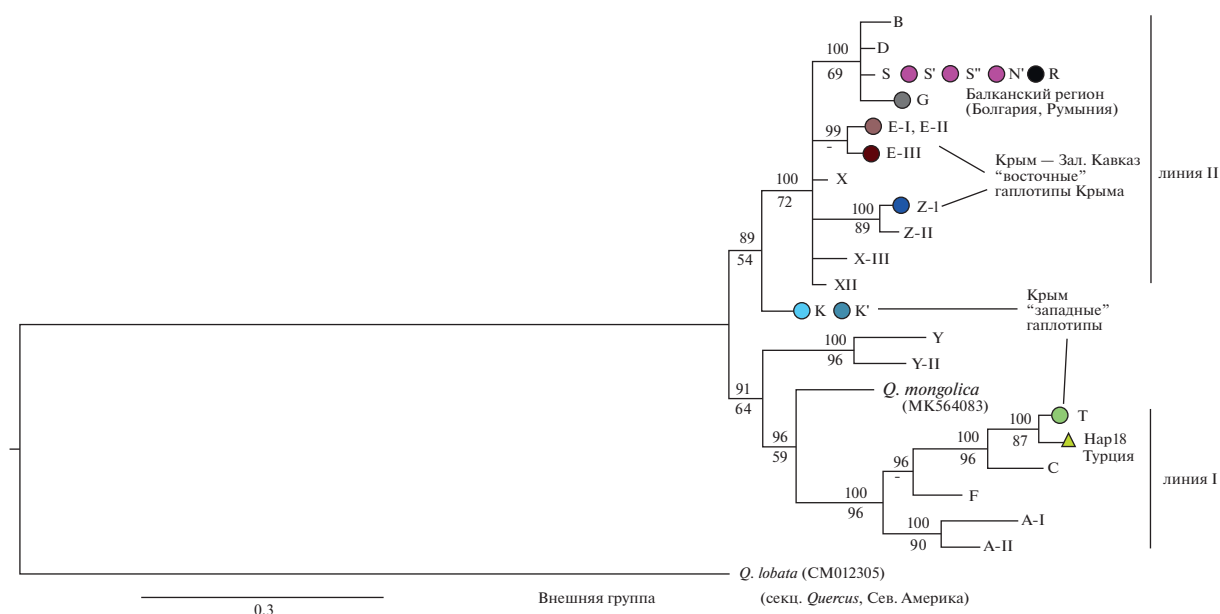


Рис. 3. Филогенетическое дерево хлоропластных гаплотипов *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. mongolica* и внешней группы *Q. lobata*, построенное с помощью байесовского метода (50%-ный консенсус) на основе нуклеотидных последовательностей пяти фрагментов хлДНК общей длиной ~10 100 пн: над линиями приведена статистическая поддержка байесовским методом (значения апостериорной вероятности, %), под линиями — бутстреп-поддержка (MP, 1000 репликаций); цветными кругами маркированы гаплотипы, полученные в настоящей работе. Обозначения гаплотипов из Кавказского и Восточно-Европейского регионов и филогенетические линии I и II соответствуют принятым в работах [10, 30]; для гаплотипов *Q. mongolica* и *Q. lobata* приводятся номера пластов из GenBank; треугольником обозначен гаплотип пласта из базы данных [42].

типам изученных ранее популяций из Восточной Европы и западной части Русской равнины [10, 45] и соответствуют линии хлДНК, связанной своим распространением с балканским рефугиумом [8, 9]. По результатам настоящего исследования и нашим предыдущим данным [30], а также из проведенного сравнительного анализа данных из Грузии и Турции [4, 5], на Кавказе, в Крыму и Малой Азии гаплотипы этой линии отсутствуют.

Гаплотипы Крыма и Западного Кавказа относятся к трем дивергентным филогенетическим линиям (см. рис. 3). Два неродственных между собой гаплотипа Т и К распространены в западной и центральной частях Горного Крыма, их нет в восточной части Горного Крыма, на Кавказе и Балканах, но родственные им гаплотипы совместно присутствуют в Малой Азии. Так, на западе Турции широко распространен гаплотип Н5 [5], совпадающий с пластомом Нр18, который отличается одной мутацией от гаплотипа Т в Крыму. По тем же данным [5], в Турции и на юго-востоке Балканского п-ва распространены три гаплотипа, близкородственные гаплотипу К. Очевидное родство гаплотипов отражает историческую связь и миграции между Малой Азией и Крымом. Причем намного больший размер популяций и большее гаплотипическое разнообразие *Quercus* в Малой Азии [5] по сравнению с Крымом позволяет предполагать, что миграции происхо-

дили из Малой Азии в Крым. В Крыму почти нет гаплотипов, родственных Т и К, в то время как в Малой Азии родственных гаплотипов несколько. Отсутствие близкородственных гаплотипов в Крыму может быть связано как с недостатком времени для накопления мутаций, прошедшего с момента миграции, так и с малым эффективным размером популяции. В современных популяциях Болгарии и Румынии, по результатам настоящего исследования и работ других авторов [9, 45], преобладают гаплотипы балканской линии, следовательно, если миграция малоазиатских гаплотипов в Крым проходила через Балканы, то это могло происходить в другую эпоху, когда состав гаплотипов в этом регионе был иной.

Предполагаемые древние связи с последующей изоляцией популяций дуба в Крыму могли происходить со времен конца плейстоцена—начала плейстоцена, с формированием современного глубоководного Черноморского бассейна [25] и началом изолированной эволюции крымской биоты [2]. В регрессивные фазы Черноморского бассейна, происходившие в плейстоцене (~2.6 млн л. н., 1—2 млн л. н., ~80 тыс. л. н., ~30 тыс. л. н., ~10 тыс. л. н.) [25], сопровождавшиеся опреснением и обычно совпадавшие с эпохами похолоданий, неоднократно обнажались значительные площади шельфа, и Крым становился частью материка, что делало возможным обмен биотой как с Балканами,

так и Кавказом. Время таких миграций оценить затруднительно при недостатке палеоданных для большей части плейстоцена. В конце плейстоцена, с усилением тенденции на похолодание и повышение уровня моря [25], вероятность миграции по западному пути снижалась. В прибрежных районах Черного моря от Болгарии до Крыма во время последнего оледенения формировались степные сообщества [46], что исключало обмен лесными видами.

Относительно путей древних миграций также есть предположение, что расселение видов происходило не только через сухопутные мосты, но и обходными путями — по типу распространения прибрежных флор, а также посредством дальнего переноса (см. [2]). Данное предположение сходно с миграциями вдоль линии моря. Свидетельства о пересечении водных пространств с помощью птиц и посредством гидрохории у дубов предполагалось ранее в Балтийском бассейне [47, 48], где описаны пути колонизации вдоль морских побережий и через проливы. Предполагаемые расстояния составляли от 80 до 300 км, желуди не теряли всхожесть после нахождения в течение нескольких дней даже в соленой воде (см. [48] и ссылки в этой работе). Гипотеза распространения вдоль черноморского побережья Балканского полуострова очень вероятна и может объяснить сходство гаплотипов робуроидных дубов Крыма и Малой Азии. Наши данные пока не могут окончательно подтвердить эту гипотезу, которая должна быть протестирована сбором материала вдоль линии побережья, возможно, выявив скрытые следы миграций. В частности, проверки требует описанный ранее в дельте Дуная RFPL-гаплотип 9' [45], ассоциированный нами предположительно с гаплотипами групп E и Z [30], обнаруженными в Крыму и на Кавказе.

При исследовании филогеографии сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории Причерноморья (Крым, Кавказ, Турция, Балканы) было обнаружено совпадение крымского гаплотипа митохондриальной ДНК с гаплотипом из Малой Азии (Турции) и Малого Кавказа и отличие от гаплотипов Большого Кавказа, Балкан и северной части ареала сосны обыкновенной [29]. В качестве объяснения была предположена древняя миграция из Малой Азии в Крым через Кавказ, с последующим распространением на Северном Кавказе производного гаплотипа и вытеснением предкового [29]. Однако возможно и альтернативное объяснение — дальний перенос семян сосны из Малой Азии в Крым по морю во время его опреснения. Родство гаплотипов Турции и Крыма, выявленное для дуба и сосны обыкновенной, их отличие от сопредельных территорий Кавказа и Балкан, очевидно, не являются случайными и отражают прошлые конфигурации ареалов, прошлые миграции и связи лесной рас-

тительности этих регионов при последующей изоляции лесной растительности Крымского полуострова.

Существование рефугиумов Quercus в западной части Горного Крыма

Распространение гаплотипов К и Т на большей части горно-лесной области Крыма предполагает сохранение популяций дуба в изолированных рефугиумах, располагавшихся во время плейстоцена в Горном Крыму. По имеющимся палеоданным, объединяющим несколько исследований (см. обзор [22]), пыльца *Quercus* отмечается в горно-лесном Крыму непрерывно, начиная с плиоцена. В периоды оледенений ареал широколиственных пород значительно сокращался. Быстрое появление пыльцы дуба в областях предгорий в межстадиалы, особенно в западной части полуострова, свидетельствует о наличии рефугиумов в непосредственной близости, предположительно на теплых склонах южной экспозиции долин, пересекающих достаточно увлажненный северный макросклон Главной гряды Крымских гор [22]. По обзорным палеоматериалам, начиная с 120 тыс. л. н. [20, 22], если на востоке полуострова лесостепь неоднократно сменялась степью, то на западе такая смена происходила только в последние валдайские стадиалы. В более влажные периоды широколиственная растительность в Западном Крыму восстанавливалась значительно быстрее. Именно на юго-западе Горного Крыма наблюдается зона “микрорефугиумов” мезофильного вида ящериц *Lacerta agilis tauridica*, выявленная обособлением отдельных митохондриальных линий [6].

Несмотря на богатый палеозоологический материал, долгое время отмечалось отсутствие датированных растительных палеоданных из горных районов Крыма в периоды стадиалов [22], однако в последних исследованиях [21] появились свидетельства присутствия пыльцы дуба (в том числе *Q. robur*) на склонах высокой части Главной гряды в конце LGM. При наличии несомненных свидетельств непрерывного присутствия дуба на полуострове в плейстоцене сниженное гаплотипическое разнообразие и почти полное отсутствие гаплотипов, близкородственных К и Т, подтверждают значительные сокращения размеров популяций. Можно предположить, что в неблагоприятные эпохи ареал дуба с “западнокрымскими” гаплотипами Т и К был сильно фрагментирован и ограничен небольшими рефугиумами, располагавшимися в западной и центральной частях современной горно-лесной зоны. Один из рефугиумов угадывается в предгорной части северного макросклона (р. Марта), где совпадение состава гаплотипов выборки разных видов свидетельствует о длительном совместном произрастании *Q. robur* и

Q. petraea в районе обширных дубовых лесов на северном макросклоне наиболее высокой части Крымских гор. Отмечается [7], что распространение центральной линии ящериц *Darevskia lindholmi* также приурочено к самой высокой и влажной части Главной гряды, а также к самой влажной лесистой части Южного берега Крыма. Согласно ботанико-географическому и флористическому районированию, эти территории относятся к Бахчисарайско-Ялтинскому району [1] и Ялтинскому флористическому округу [2], которые характеризуются наибольшими высотами в Крыму, вследствие чего здесь наблюдается наибольшая дифференциация климата и других факторов.

Особенности популяций дуба Восточного Крыма и их связь с Западным Кавказом

Распространение в лесах восточной части Крыма исключительно кавказских гаплотипов Z-I, E-I и E-III доказывает кавказское происхождение дуба на востоке полуострова, что в свою очередь предполагает отсутствие здесь рефугиумов — источников последующей рекolonизации. Исходя из обзора палеоданных [22], разница в растительности между западными и восточными областями на протяжении всего плейстоцена была существенной: восточные районы Крыма были более засушливыми, чем центральные и западные, и лесная растительность там исчезала неоднократно, сменяясь сухой степью. Значительное уменьшение атмосферного увлажнения в восточном направлении также проявляется в современном распределении температуры и осадков [1]. Для сравнительно низких гор восточной части Восточного Крыма, с менее выраженной поясностью и отсутствием четкого разделения на макросклоны, снижается возможность формирования микрорефугиумов.

Достаточно резкая граница между областями распространения хлоропластных гаплотипов дуба в Крыму может свидетельствовать об относительно недавнем времени формирования зоны вторичного контакта между местными и кавказскими популяциями дуба. Единственная выборка (№ 33) со смешанными гаплотипами обнаружена в очень локальном районе, к востоку от р. Кучук-Карасу. К западу и востоку от указанного района у всех видов дуба найдены “западные” (Т и К) или “восточные” (Z-I, группа E) гаплотипы соответственно. Ни одного из “восточных” гаплотипов (за исключением одной особи с E-II) не было найдено к западу от выборок Ворон, Земляничное и Морское. В районе зоны контакта отсутствуют географические барьеры — сравнительно невысокие горные хребты и перевалы не могли стать препятствием на пути расселения или обмена. Наблюдаемая структура может быть результатом “конкурентной” колонизации при миграции

из разных источников. Расселение из западно-крымского рефугиума популяций с “западными” гаплотипами К и Т достигло основных рек на востоке, берущих начало с Главной гряды Крымских гор (реки Биюк-Карасу и Индол). Вполне вероятно, что дальнейшая колонизация на восток автохтонных популяций из западно-центральных районов Горного Крыма была остановлена встречным потоком, несущим “восточные” гаплотипы. Распределение двух групп гаплотипов маркирует зону встречи. Узость этой зоны может свидетельствовать об относительно недавней колонизации, по-видимому после LGM. Очевидно, что источником волны колонизации, несущей гаплотипы Z-I, E-I и E-II, мог быть только Кавказ, где они распространены на более обширной территории, чем в Крыму, и имеют там филогенетически родственные гаплотипы [30]. Менее вероятна локализация рефугиума в невысоких горах Восточного Крыма, так как граница между группами гаплотипов при наличии нескольких рефугиумов была бы менее четкой.

Формирование и долговременная устойчивость контактных зон матерински наследуемых гаплотипов ранее обсуждались для видов *Quercus* в Скандинавии [47], для северо-восточной части ареала *Q. robur* [10] и у пихты белой *Abies alba* в Карпатах [49]. Описанная в данных работах резкая граница в зоне контакта свидетельствует о встрече фронтов колонизации, когда выживание вновь прибывших семян очень маловероятно в уже существующих популяциях. Нераспространение далее матерински наследуемых гаплотипов свидетельствует о наличии местного пула желудей, который эффективно подавляет любой поток цитоплазматических генов на уже занятую дубом территорию [47]. Это приводит к сохранению устойчивых зон “цитоплазматической демаркации” в местах начального контакта двух разнонаправленно распространяющихся популяций из рефугиумов, что неоднократно имело место в истории европейских дубов.

Зона встречи гаплотипов разного происхождения у видов *Quercus* в Крыму совпадает с западной границей распространения митохондриальных гаплотипов кавказского происхождения у прыткой ящерицы, проникших в Крым в ходе голоценовой экспансии восточного подвида *Lacerta a. exigua* и формировании гибридных популяций с аборигенным горно-крымским подвидом *L. a. tauridica*. Распространение в Крым мезофильной западно-кавказской биоты, возможно, произошло на рубеже плейстоцена и голоцена, когда Азовского моря не существовало, либо в теплые и влажные периоды начала голоцена, отмечаемые как в Крыму [21, 22], так и на прилегающей к Крыму территории Прикубанья и Таманского полуострова [50].

Согласно геоботаническому районированию Горного Крыма, область “восточных” гаплотипов дуба совпадает с границей Судакско-Феодосийского р-на, который включает территорию к востоку от р. Кучук-Карасу [1] и соответствует восточно-горно-крымскому флористическому району [2]. Эта наиболее восточная в Горном Крыму территория характеризуется более холодным и сухим полуконтинентальным климатом, со снижением роли средиземноморских видов при возрастании роли степной биоты. Флористические особенности района заключаются в наличии целого ряда дифференцирующих видов [1]. По данным изменчивости хпДНК дуба, именно в этом районе проявляется связь лесной биоты Крыма с Кавказом. Исследования структуры генетической изменчивости и филогеографии других видов деревьев (тис, бук) в Причерноморье, включая Крым, демонстрируют смещение в Крыму генетических линий разного географического происхождения [27, 28], однако в настоящей работе впервые показана дифференциация популяций древесных видов в пределах Крыма, обусловленная его колонизацией из разных источников. Для подтверждения гипотезы о роли лесной биоты Западного Кавказа в колонизации восточной части лесной зоны Крыма необходимы дальнейшие исследования с привлечением других древесных видов.

Сравнение структуры изменчивости хпДНК видов *Quercus* в Крыму

Установлено значительное совпадение по составу гаплотипов популяций трех видов *Quercus* в Крыму. Полиморфизм хпДНК дубов в Крыму слабо связан с таксономической принадлежностью и в основном структурирован географически: у всех трех видов совпадают наиболее частые гаплотипы, для всех из них наблюдаются различия западных и восточных популяций. Однако соотношение гаплотипов у *Q. robur* отличается от состава гаплотипов в популяциях *Q. petraea* и *Q. pubescens*. Основное различие заключается в частоте встречаемости гаплотипа Т (см. рис. 1б, 1в), присутствие которого у сидячецветных дубов наблюдалось только в выборке р. Марта (№ 20), где *Q. petraea* образует смешанную популяцию с *Q. robur*. Интересно, что в других смешанных популяциях, где у дуба черешчатого присутствует гаплотип Т, у видов *Q. petraea/Q. pubescens* он не встретился ни разу. Поэтому можно заключить, что, во-первых, первоначально гаплотип Т в Крыму появился у *Q. robur* и, во-вторых, гибридизация *Q. robur* с другими дубами — достаточно редкое явление. Выраженное различие в соотношении гаплотипов на крайнем юго-западе, в популяциях Байдарской долины (см. рис. 1б, 1в), может свидетельствовать о недавнем проникновении современных популяций дуба в долину Западного

Крыма из горных рефугиумов. При ограниченном текущем потоке в популяциях [18] обмен материнских генов происходит достаточно продолжительное время, что объясняет неравенство в соотношении гаплотипов.

Для видов *Q. petraea* и *Q. pubescens* не обнаружено различий в соотношении гаплотипов. Ожидается, что у этих наиболее распространенных в Крыму видов выявлено несколько большее число гаплотипов. Редкие гаплотипы кавказского происхождения (Е-I, Е-II, Е-III) найдены здесь как у *Q. petraea*, так и у *Q. pubescens* как примесь к гаплотипам Z-I, но не встречаются в крымских популяциях *Q. robur*. Однако они широко распространены у дубов, в том числе у *Q. robur*, на Кавказе [30]. Возможной причиной является отсутствие *Q. robur* на южном макросклоне, где в основном был найден гаплотип Е. Характерно, что гаплотипы группы Е обнаружены в основном в восточных районах Крыма, однако отсутствуют в наиболее близких к Крыму популяциях Кавказа (см. рис. 1а). Гаплотипы группы Е на Кавказе начинают встречаться и преобладать в более удаленных от Крыма областях как вдоль побережья, так и на северном макросклоне, а также в Закавказье, что было показано в предыдущей работе [30]. В связи с этим наиболее правдоподобным объяснением появления гаплотипов группы Е в Крыму могут быть множественные миграции как по сухопутному мосту через Таманский п-ов, так и по морю со стороны кавказского побережья из районов распространения гаплотипа Е. Последнее обстоятельство также объясняет отсутствие *Q. robur* среди крымских носителей гаплотипа Е.

Близкий состав гаплотипов трех видов дуба в Крыму говорит о долговременном совместном существовании крымских популяций разных видов. Причиной наблюдаемого различия частот гаплотипов между *Q. robur* и другими видами может быть разный уровень исторического генного потока между этими близкородственными видами [5, 16, 18]. Во многих работах было показано [16, 18], что степень гибридизации у *Q. robur* с сидячецветными дубами ниже, чем между *Q. petraea* и *Q. pubescens*, что обусловлено более выраженным репродуктивным барьером. Несовпадение частот гаплотипов *Q. robur* с другими видами на территории Крыма в локальном масштабе подтверждает невысокую степень гибридизации и ограничение текущего генного потока между *Q. robur* и *Q. petraea/Q. pubescens*.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00667, <https://rscf.ru/project/22-24-00667/>. Авторы выражают благодарность Л.И. Агафонову, Н.В. Семерикову, Е.Г. Филиппову, В.В. Кукарских, Х.У. Алиеву, Т.В. Семериковой, М.А. Полежаевой, Е.С. Кашириной, В.В. Корженевскому за помощь в сбо-

ре образцов дуба и анонимному рецензенту за конструктивные замечания.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объектов людей и животных. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дудух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). Киев: Наукова думка, 1992. 256 с.
2. Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Орианда, 2012. 232 с.
3. Dufresnes C., Litvinchuk S.N., Leuenberger J. et al. Evolutionary melting pots: a biodiversity hotspot shaped by ring diversifications around the Black Sea in the Eastern tree frog (*Hyla orientalis*) // Mol. Ecol. 2016. V. 25. P. 4285–4300. <https://doi.org/10.1111/mec.13706>
4. Ekhvaia J., Simeone M.C., Silakadze N., Abdaladze O. Morphological diversity and phylogeography of the Georgian durmast oak (*Q. petraea* subsp. *iberica*) and related Caucasian oak species in Georgia (South Caucasus) // Tree Genet. Genom. 2018. V. 14. № 2. Article number 17. <https://doi.org/10.1007/s11295-018-1232-6>
5. Tekpinar A.D., Aktas C., Kansu C. et al. Phylogeography and phylogeny of genus *Quercus* L. (Fagaceae) in Turkey implied by variations of trnT((UGU))-L-(UAA)-F ((GAA)) chloroplast DNA region // Tree Genet. Genom. 2021. V. 17. № 5. Article number 40. <https://doi.org/10.1007/s11295-021-01522-x>
6. Кукушкин О.В., Ермаков О.А., Иванов А.Ю. и др. Филогеография прыткой ящерицы в Крыму по результатам анализа гена цитохрома b: древний рефугиум на полуострове, поздняя экспансия с севера и первые свидетельства гибридизации подвидов *Lacerta agilis tauridica* и *L. a. exigua* (Lacertidae: Sauria) // Труды ЗИН РАН. 2020. Т. 324. № 1. С. 56–99. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.1.56>
7. Kukushkin O., Ermakov O., Gherghel I. et al. The mitochondrial phylogeography of the Crimean endemic lizard *Darevskia lindholmi* (Sauria, Lacertidae): Hidden diversity in an isolated mountain system // Vertebrate Zoology. 2021. V. 71. P. 559–576. <https://doi.org/10.3897/vz.71.e62729>
8. Petit R.J., Csai U.M., Bordacs S. et al. Chloroplast DNA variation in European white oaks – phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations // Forest Ecol. Management. 2002. V. 156. № 1–3. P. 5–26. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00645-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00645-4)
9. Petit R.J., Brewer S., Bordacs S. et al. Identification of refugia and postglacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence // Forest Ecol. Management. 2002. V. 156. P. 49–74. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00634-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00634-X)
10. Семерикова С.А., Исаков И.Ю., Семериков В.Л. Изменчивость хлоропластной ДНК и филогеография дуба черешчатого *Quercus robur* L. в восточной части ареала // Генетика. 2021. Т. 57. № 1. С. 56–71. [Semerikova S.A., Isakov I.Yu., Semerikov V.L. Chloroplast DNA variation and phylogeography of pedunculate oak *Quercus robur* L. in the eastern part of the range // Russ. J. Genet. 2021. V. 57. № 1. P. 47–60. doi:10.1134/S1022795421010130] <https://doi.org/10.31857/S0016675821010136>
11. Degen B., Yanbaev Y., Mader M. et al. Impact of gene flow and introgression on the range wide genetic structure of *Quercus robur* (L.) in Europe // Forests. 2021. V. 12. № 10. Article number 1425. <https://doi.org/10.3390/f12101425>
12. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.
13. Гаркуша Л.Я., Багрова Л.А., Позаченюк Е.А. Разнообразие ландшафтов Крыма со средиземноморскими элементами флоры // Уч. зап. Таврического национального ун-та им. В.И. Вернадского. Серия “География”. 2012. Т. 25 (64). № 2. С.36–47.
14. Леса СССР. М.: Наука, 1966. Т. 3 (Леса юга европейской части СССР и Закавказья). 463с. (СО АН СССР, Институт леса и древесины).
15. Плугатарь Ю.В. Леса Крыма. Симферополь: ИТ “Ариал”, 2015. 385 с.
16. Kremer A., Hipp A.L. Oaks: an evolutionary success story // New Phytologist. 2020. V. 226. № 4. P. 987–1011. <https://doi.org/10.1111/nph.16274>
17. Меницкий Ю.Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 315 с. [Menitsky Y.L. Oaks of Asia. Science Publishers of Enfield Press, USA, 2005. 549 p.]
18. Curtu A.L., Gailing O., Finkeldey R. Evidence for hybridization and introgression within a species-rich oak (*Quercus* spp.) community // BMC Evolutionary Biology. 2007. V. 7. Article number 218. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-218>
19. Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 140 с.
20. Gerasimenko N. Environmental changes in the Crimean mountains during the Last Interglacial–Middle Pleniglacial as recorded by pollen and lithopedology // Quat. Int. 2007. V. 164–165. P. 207–220. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.12.018>
21. Gerasimenko N.P., Bezusko L.G., Avdieienko Y.L., Yanevich A.A. Late Glacial and Holocene vegetation and climate changes and their impact on material cultures in the Crimean Mountains (founded on pollen data from cave deposits) // Quat. Int. 2022. V. 632. № 20. P. 139–153. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2021.12.018>
22. Cordova C.E., Gerasimenko N.P., Lehman P.H., Kliukin A.A. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Crimea: pollen, soils, geomorphology, and geoarchaeology // Geology and Geoarchaeology of the Black Sea Region: Beyond the Flood Hypothesis / Eds. Buynovich I.V., Yanko-Hombach V., Gilbert A.S., Martin R.E. Book series: Geological Society of America Special Paper. 2011. V. 473. P. 133–164. [https://doi.org/10.1130/2011.2473\(09\)](https://doi.org/10.1130/2011.2473(09))
23. Markova A.K. Small mammals from Palaeolithic of the Crimea // Quat. Int. 2011. V. 231. № 1–2. P. 22–27. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.07.016>
24. Cameron R.A.D., Pokryszko B.M., Horsak M. Forest snail faunas from Crimea (Ukraine), an isolated and incomplete Pleistocene refugium // Biological J. Linnean Soc. 2013. V. 109. P. 424–433. <https://doi.org/10.1111/bj.12040>

25. *Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T. et al.* Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // *Earth-Science Reviews*. 2019. V. 188. P. 1–40. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.10.013>
26. *Doan K., Mackiewicz P., Sandoval-Castellanos E. et al.* The history of Crimean red deer population and *Cervus* phylogeography in Eurasia // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2018. V. 183. № 2. P. 208–225. <https://doi.org/10.1093/ZOOLINNEAN/ZLX065>
27. *Mayol M., Riba M., González-Martínez S. C. et al.* Adapting through glacial cycles: insights from a long-lived tree (*Taxus baccata*) // *New Phytologist*. 2015. V. 208. № 3. P. 973–986. <https://doi.org/10.1111/nph.13496>
28. *Gomory D., Paule L., Mačejovsky V.* Phylogeny of beech in Western Eurasia as inferred by approximate Bayesian computation // *Acta Soc. Botan. Poloniae*. 2018. V. 87. № 2. P. 1–11. <https://doi.org/10.5586/asbp.3582>
29. *Semerikov N.V., Petrova I.V., Sannikov S.N. et al.* Cytoplasmic DNA variation does not support a recent contribution of *Pinus sylvestris* L. from the Caucasus to the main range // *Tree Genetics & Genomes*. 2020. V. 16. № 4. Article number 59. <https://doi.org/10.1007/s11295-020-01458-8>
30. *Семерикова С.А.* Маркеры хлоропластной ДНК в исследовании филогеографии робуроидных дубов (*Quercus* L. sect. *Quercus*, Fagaceae) крымско-кавказского региона // *Генетика*. 2023. Т. 59. № 1. С. 50–64. doi: 10.31857/S0016675823010095
31. *Определитель высших растений Крыма.* Под ред. Рубцова Н.И. Л.: Наука, 1972. 555 с.
32. *Devey M.E., Bell J.C., Smith D.N. et al.* A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD and microsatellite markers // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 92. № 6. P. 673–679. <https://doi.org/10.1007/BF00226088>
33. *Deguilloux M.F., Dumolin-Lapegue S., Gielly L. et al.* A set of primers for the amplification of chloroplast microsatellites in *Quercus* // *Mol. Ecol. Notes*. 2003. V. 3. № 1. P. 24–27. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00339.x>
34. *Hall T.A.* BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucl. Acids Symp. Series*. 1999. V. 41. P. 95–98.
35. *Excoffier L., Lischer H.* ARLEQUIN ver. 3.5: An integrated software package for population genetics data analysis. Bern: Computational and Molecular population genetics Lab (CMPG). Institute of Ecology and Evolution, Univ. Bern, Bern, Switzerland, 2011. 174 p.
36. *Nei M.* Molecular evolutionary genetics. N. Y.: Columbia University Press, 1987. 512 p.
37. *Ronquist F., Huelsenbeck J.P.* MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. 2003. V. 19. № 12. P. 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
38. *Swofford D.L.* PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods). Version 4.0 beta10. Sunderland: Sinauer Associates, Massachusetts. 2002.
39. *Семерикова С.А., Исаков И.Ю., Семериков В.Л.* Изменчивость хлоропластной ДНК отражает историю *Tilia cordata* s. l. в восточной части ареала // *Генетика*. 2020. Т. 56. № 2. С. 188–200. [*Semerikova S.A., Isaakov I.Yu., Semerikov V.L.* Chloroplast DNA variation shed light on the history of lime tree (*Tilia cordata* s. l.) in the eastern part of the range // *Russ. J. Genet.* 2020. V. 56. № 2. P. 192–203. doi:10.1134/s1022795420020118] <https://doi.org/10.1134/S0016675820020113>
40. *Ingvarsson P.K., Ribstein S., Taylor D.R.* Molecular evolution of insertions and deletion in the chloroplast genome of *Silene* // *Mol. Biol. Evol.* 2003. V. 20. № 11. P. 1737–1740. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg163>
41. *Bandelt H.J., Forster P., Röhl A.* Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
42. https://quercusportal.pierroton.inra.fr/index.php?p=GENOMIC_SEQ.
43. *Pham K.K., Hipp A.L., Manos P.S., Cronn R.C.* A time and a place for everything: phylogenetic history and geography as joint predictors of oak plastome phylogeny // *Genome*. 2017. V. 60. № 9. P. 720–732. <https://doi.org/10.1139/gen-2016-0191>
44. *Hipp A.L., Manos P.S., Hahn M. et al.* Genomic landscape of the global oak phylogeny // *New Phytologist*. 2020. V. 226. № 4. P. 1198–1212. <https://doi.org/10.1111/nph.16162>
45. *Curtu A.L., Sofletea N., Toader A.V., Enescu M.C.* Leaf morphological and genetic differentiation between *Quercus robur* L. and its closest relative, the drought-tolerant *Quercus pedunculiflora* K. Koch. // *Annals of Forest Science*. 2011. V. 68. № 7. P. 1163–1172. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0105-z>
46. *Atanassova A.* Palaeoecological setting of the western Black Sea area during the last 15000 years // *The Holocene*. 2005. V. 15. P. 576–584. <https://doi.org/10.1191/0959683605hl832rp>
47. *Ferris C., King R.A., Vainola R., Hewitt G.M.* Chloroplast DNA recognises three refugial sources of European oaks and shows independent eastern and western immigrations to Finland // *Heredity*. 1998. V. 80. P. 584–593.
48. *Jensen J.S., Gillies A., Csaikl U. et al.* Chloroplast DNA variation within the Nordic countries // *Forest Ecol. Management*. 2002. V. 156. P. 167–180. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00641-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00641-7)
49. *Gomory D., Paule L., Krajmerova D. et al.* Admixture of genetic lineages of different glacial origin: a case study of *Abies alba* Mill. in the Carpathians // *Plant Syst. Evol.* 2012. V. 298. P. 703–712. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0580-6>
50. *Bolikhovskaya N.S., Porotov A.V., Richards K. et al.* Detailed reconstructions of Holocene climate and environmental changes in the Taman Peninsula (Kuban River delta region) and their correlation with rapid sea-level fluctuations of the Black Sea // *Quat. Int.* 2018. V. 465. P. 22–36. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.08.013>

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ЭФФЕКТ НА ЭМИССИЮ CO₂ КСИЛОТРОФНЫМИ ГРИБАМИ И ДРЕВЕСНЫМ ДЕБРИСОМ

© 2023 г. Д. К. Диярова^а, *, В. Д. Владыкина^б, В. А. Мухин^а

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

^бУральский федеральный университет, Россия 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

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

Поступила в редакцию 02.09.2022 г.

После доработки 09.12.2022 г.

Принята к публикации 10.01.2023 г.

Представлены данные, характеризующие температурную зависимость роста и эмиссии CO₂ двух видов ксилотрофных грибов (*D. confragosa* и *D. tricolor*) при их развитии на сусло-агаре и древесине в лабораторном эксперименте. Показано, что существующие в настоящее время оценки температурной динамики эмиссии CO₂ древесным дебрисом не в полной мере учитывают связи между температурой, эмиссией CO₂, ростом и дыхательной активностью грибов. Установлено, что в диапазоне 10–30°C линейный рост и CO₂ эмиссионная активность мицелия грибов в одинаковой степени (Q₁₀ роста – 2.2, Q₁₀ дыхания – 2.1), положительно и линейно связаны с температурой (коэффициент корреляции Спирмена 0.94–0.97), а эмиссия CO₂ прямо пропорциональна величине мицелия и его удельной эмиссионной активности. Вследствие этого температурный эффект на эмиссию CO₂ – это производное от двух одинаково зависимых от температуры факторов: роста и удельной эмиссионной активности мицелия. Он равен произведению эффектов каждого из факторов в отдельности и описывается экспоненциальным уравнением, что отражает неаддитивный, возможно, синергический характер температурного усиления эмиссии CO₂ в пределах от 20 до 30°C.

Ключевые слова: древесный дебрис, ксилотрофные грибы, Basidiomycota, эмиссия CO₂, температура, климат, Средний Урал

DOI: 10.31857/S0367059723030034, **EDN:** EBCXMA

Основным трендом в современном изменении климата считается глобальный рост температуры [1], и это связывают с накоплением в атмосфере парниковых газов, основной из которых – CO₂ [2–4]. Поэтому в настоящее время большое внимание уделяется изучению углеродного цикла, его прямых и обратных связей с климатом. Леса играют исключительно важную роль в глобальном круговороте углерода, а специфическая черта их углеродного цикла – наличие в них надземного древесного пула долговременного депонирования углерода. Его мобилизация достигается в ходе биологического разложения древесного дебриса, являющегося глобально-значимым пулом углерода и соответствующим по масштабу нетто-источником [3, 4]. Основные параметры процессов разложения древесного дебриса и его углеродно-кислородного газообмена определяют ксилотрофные базидиальные грибы (Basidiomycota, Agaricomycetes), которые из-за этого считают биосферно-значимыми газо- и климатрегулирующими организмами [5].

Разложение древесного дебриса и его так называемое “углеродное дыхание” – это зависимые

от климата процессы, и актуально выяснение характера их связей с климатическими факторами и прежде всего температурой [6]. Установлено, что в диапазоне 10–30°C при повышении температуры на 10°C эмиссия CO₂ древесным дебрисом возрастает в 1.4–4.1 раза [5, 7–12]. Поэтому “потепление климата”, скорее всего, приведет к усилению CO₂ эмиссионной активности древесного дебриса, и нельзя исключить, что это может быть одним из экологических факторов дестабилизации климатической системы Земли.

Имеющиеся оценки температурной зависимости “углеродного дыхания” древесного дебриса далеко не всегда учитывают то, что данный процесс – это результат жизнедеятельности ксилотрофных микобактериальных сообществ [5, 13]. Так, лишь в немногих работах [14–20] рассматривается эмиссия CO₂ древесным дебрисом при его разложении базидиальными ксилотрофными грибами. При этом не учитывается, что температура – главный абиотический фактор не только активности дыхания грибов, но и их роста [5, 15]. На наш взгляд, имеющиеся прогнозные оценки

объемов эмиссии CO₂ древесным дебрисом при “потеплении климата” недостаточно корректны.

Цель настоящей работы — изучить влияние температуры на эмиссию CO₂ с учетом ее эффекта на рост и газообмен грибов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Влияние температуры на эмиссию CO₂ мицелием ксилотрофных грибов на сусло-агаре и при разложении ими древесного дебриса изучали на примере *Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schröt. и *D. tricolor* (Bull.) Bondartsev et Singer. Образцы разрушаемых древесных остатков *Betula pendula* Roth и *Padus avium* Mill с базидиокарпами названных грибов отобраны в предлесостепных сосново-березовых лесах Сысертского района Свердловской области (56°36'5" с.ш., 61°3'24" в.д.). Определение грибов выполнено с использованием традиционных микологических методов [21], а их видовые названия приведены по MucBank Database [22]. Дикариотические культуры были получены из базидиокарпов исследуемых грибов с использованием стандартных методов [23] и сусло (4%) - агара (2%) в качестве питательной среды.

Дизайн исследования включал два блока экспериментальных работ: 1) анализ влияния температуры на рост и CO₂ эмиссионную активность мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* на сусло-агаре; 2) изучение частного и совместного эффекта на эмиссию CO₂ размера и эмиссионной активности мицелия при развитии грибов на искусственной питательной среде и на естественных для них древесных субстратах.

Определение скорости роста мицелия и его эмиссионной активности в зависимости от температуры

Для изучения температурной динамики роста на сусло-агаре чашки Петри с мицелием *D. confragosa* и *D. tricolor* ($n = 4$) экспонировали в термостате при температуре 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 ± 1°C. Периодически, через 1–3 сут, в зависимости от скорости роста мицелия измеряли его линейные размеры по четырем направлениям с последующим усреднением полученных данных и расчетом скорости роста мицелия (мм/сут). Температурный коэффициент роста мицелия рассчитывали по формуле

$$Q_{10G} = V_2/V_1, \quad (1)$$

где Q_{10G} — температурный коэффициент роста, V_1 — скорость роста при 20°C, V_2 — при 30°C.

Аналогично оценивали и зависимость эмиссии CO₂ от температуры: чашки Петри диаметром 5 см с растущим при 20°C на сусло-агаре мицелием *D. confragosa* и *D. tricolor* ($n = 3$) помещали в

экспозиционные камеры объемом 0.27л и экспонировали последовательно в термостате при температуре 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50 ± 1°C в течение 30 мин, предварительно выдержав их 1 ч при соответствующей температуре. Эмиссию CO₂ оценивали по разности его концентрации в камерах до и после экспозиции. Содержание CO₂ измеряли с помощью ИК-Фурье спектрометра Gasmet DX-4030 (“Gasmet Technologies Oy”, Финляндия) с точностью ±50 ppm и рассчитывали удельную эмиссию CO₂ (E_{SA}) с учетом объема экспозиционных камер, находившихся в них образцов и длительности экспозиции на 1 см² площади мицелия (мкг С-CO₂/см²/ч) по формуле:

$$E_{SA} = \Delta CO_2 (V_1 - V_2)/V_m M/S \times 0.27 \times 273/T, \quad (2)$$

а также на общую площадь мицелия (мкг С-CO₂/ч) — общую эмиссию (E_{GA}) — по формуле:

$$E_{GA} = \Delta CO_2 (V_1 - V_2)/V_m M \times 0.27 \times 273/T, \quad (3)$$

где E_{GA} — общая эмиссия CO₂, ΔCO_2 — количество CO₂, выделенное мицелием за 1 ч (ppm/ч), V_1 — объем камеры (л), V_2 — объем образца (л), V_m — молярный объем (22.4 л/моль), M — молярная масса CO₂ (44 г/моль), S — площадь мицелия (см²), T — температура в градусах Кельвина (K).

Температурный коэффициент удельной эмиссии CO₂, показывающий кратность ее изменения при повышении температуры на 10°C, рассчитывали по формуле:

$$Q_{10SA} = E_{SA1}/E_{SA2}, \quad (4)$$

где Q_{10SA} — температурный коэффициент удельной эмиссии, E_{SA1} — удельная эмиссия при 20°C, E_{SA2} — при 30°C.

Температурный коэффициент общей эмиссии CO₂ рассчитывали по аналогичной формуле:

$$Q_{10GA} = E_{GA1}/E_{GA2}, \quad (5)$$

где Q_{10GA} — температурный коэффициент общей эмиссии, E_{GA1} — общая эмиссия при 20°C, E_{GA2} — при 30°C.

Определение совместного эффекта увеличения площади мицелия и удельной эмиссии CO₂ при повышении температуры

Влияние температуры и размера мицелия на эмиссию CO₂ проводили по следующей схеме (рис. 1).

1. Измеряли линейные размеры мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* в чашках Петри диаметром 10 см ($n = 5$) по четырем направлениям с последующим усреднением полученных данных и рассчитывали его площадь, затем оценивали эмиссию CO₂ при температуре экспонирования 20 и 30°C. Это позволяло оценить влияние темпе-

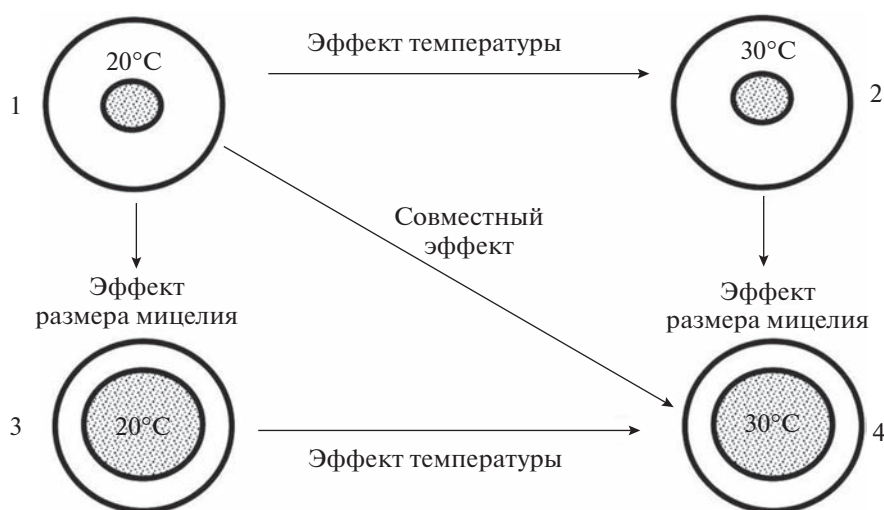


Рис. 1. Схема оценки CO₂ активности мицелия исходного размера при 20 (1) и 30°C (2) и при тех же температурных условиях через 3 сут (3, 4).

ратуры на эмиссию CO₂ при одинаковом размере мицелия.

2. Те же самые чашки ставили в термостат с температурой 20°C на 3 сут, по истечении которых измеряли размер мицелия и после 30-минутной экспозиции при 20°C оценивали эмиссию CO₂. Затем чашки помещали как минимум на 1 ч в термостат с температурой 30°C, камеры закрывали, измеряли исходное содержание в них CO₂ и экспонировали 30 мин при 30°C. По истечении этого времени повторно измеряли содержание CO₂, что позволяло оценить эмиссию CO₂ мицелием разного размера при разных (20 и 30°C) температурах экспонирования. Совместный эффект температуры и размера мицелия на эмиссию CO₂ оценивали по разности общей эмиссии CO₂ при исходном размере мицелия и температуре 20°C (1 на рис. 1) и при увеличившемся размере мицелия и температуре 30°C (4 на рис. 1).

Оценка влияния температуры, размера мицелия на эмиссию CO₂ древесины проведена на примере древесных остатков *Padus* и *Betula*, разрушаемых *D. confragosa* и *D. tricolor* соответственно. Древесные остатки очищали от почвы, подстилочки, удаляли базидиокарпы грибов и распиливали на образцы толщиной 2 см и диаметром 5 см. Измеряли влажную массу и размеры образцов, а их абсолютно сухую массу определяли по окончании работ, высушивая при 105°C.

Схема оценки эмиссии CO₂ образцами древесины была та же, что и для мицелия на сусло-агаре (см. рис. 1). Однако в случае с древесиной невозможно напрямую оценить величину мицелия, и поэтому его развитие оценивали визуально по обрастанию им образцов через 7 сут (рис. 2). Совместный эффект температуры и увеличения раз-

мера мицелия на эмиссию CO₂ оценивали по ее разнице у одних и тех же образцов сначала при 20°C и через 7 сут при 30°C. Образцы древесины значительно различаются по эмиссии, поэтому в данном случае цель была не в том, чтобы получить статистически значимые результаты, а показать воспроизводимость температурных эффектов, наблюдаемых у мицелия на сусло-агаре.

Статистическая обработка данных выполнена в программе Statistica 8.0 (StatSoft Inc., США). Средние арифметические значения (m) приведены со стандартными ошибками (SE). Для характеристики связей между переменными использован коэффициент корреляции Спирмена (R). При описании результатов статистического оценивания приведены значения соответствующего критерия и уровни его значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние температуры на рост мицелия и эмиссию им CO₂ описываются одновершинными кривыми (рис. 3а). Как установлено в ходе данного эксперимента, у *D. confragosa* и *D. tricolor* оба процесса начинаются при 5°C, максимальная линейная скорость роста мицелия наблюдается у *D. confragosa* при 30°C, а у *D. tricolor* — при 35°C. В интервале 10–30°C мицелий обоих видов растет с одинаковой скоростью: *D. confragosa* — 3.29 ± 0.32 , *D. tricolor* — 3.33 ± 0.38 мм/сут ($p = 0.93$, $n = 20$). Скорость роста тесно и положительно связана с температурой: для *D. confragosa* — $R = 0.94$ ($p = 0.001$, $n = 20$), для *D. tricolor* — $R = 0.97$ ($p = 0.001$, $n = 20$). Увеличение температуры с 10 до 20°C и с 20 до 30°C в одинаковой степени ускоряет линейный рост мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* — в 2.2 раза.

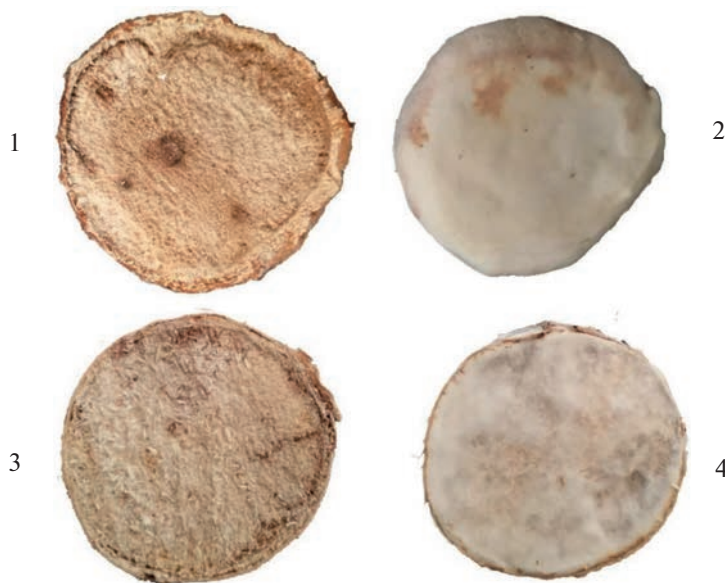


Рис. 2. Образцы древесины *Padus*, разрушаемой *Daedaleopsis confragosa* (1), и *Betula*, разрушаемой *D. tricolor* (3), при первом измерении эмиссии и через 7 сут (2, 4).

Температурные максимумы удельной эмиссии CO₂ выше, чем линейного роста мицелия: 35 (*D. confragosa*) – 45°C (*D. tricolor*). Эмиссия CO₂ также тесно и положительно ($p = 0.001$), как и рост, связана с температурой: коэффициенты корреляции 0.94 (*D. tricolor*) и 0.96 (*D. confragosa*). В диапазоне температур 10–30°C температурный коэффициент удельной эмиссии мицелия обоих грибов одинаков и равен 2.1. Довольно тесная положительная связь с температурой характерна и для эмиссии CO₂ образцами древесины, разрушаемой *D. confragosa* ($R = 0.73$, $p = 0.002$, $n = 15$) и *D. tricolor* ($R = 0.86$, $p = 0.001$, $n = 15$), а ее температурный максимум наблюдается при 30°C для *D. confragosa* и 40°C – для *D. tricolor*. Температурный коэффициент эмиссии CO₂ древесиной в интервале 10–30°C равен 2.3 (см. рис. 3).

Характер изменения эмиссии CO₂ *D. confragosa* при росте площади мицелия и повышении температуры показан в табл. 1. При повышении температуры экспозиции с 20 до 30°C независимо от

площади мицелия как удельная, так и общая эмиссия CO₂ возрастают в 2.1–2.4, в среднем в 2.3 раза. И при 20°C, и при 30°C увеличение размера мицелия в 2.7 раза вызывает 3.6–4.0-кратное увеличение общей эмиссии CO₂. При одинаковой температуре экспозиции мицелий большего размера дает в 1.3 (при 30°C) – 1.5 (при 20°C) раза более высокую удельную эмиссию CO₂ (в среднем в 1.4 раза). Это, скорее всего, связано с тем, что такой показатель, как площадь мицелия, не учитывает его плотность, толщину, т.е. не в полной мере отражает его биомассу. Если учесть это, то рост общей эмиссии CO₂ полностью соответствует увеличению площади мицелия: $3.8/1.4 = 2.7$.

При увеличении площади мицелия с 6.4 до 17.2 см² и температуры экспозиции с 20 до 30°C общая эмиссия CO₂ возрастает в 8.5 раза (с 66.4 ± 8.73 до 566.9 ± 22.66 мкг С-CO₂/ч), иными словами, ее повышение равно произведению температурного коэффициента эмиссии на увеличение площади и удельной эмиссии мицелия: $2.3 \times 2.7 \times 1.4 = 8.7$.

Таблица 1. Эмиссия CO₂ дикариотическим мицелием *Daedaleopsis confragosa* в зависимости от его площади и температуры, $m \pm SE$ ($n = 5$)

Температура, °C	Площадь мицелия, см ²	Эмиссия CO ₂	
		удельная, мкг С-CO ₂ /см ² /ч	общая, мкг С-CO ₂ /ч
20	6.4 ± 0.46	10.4 ± 0.72	66.4 ± 8.73
30	6.4 ± 0.46	24.5 ± 2.15	156.9 ± 16.56
20	17.2 ± 1.93	15.5 ± 1.19	266.9 ± 20.08
30	17.2 ± 1.93	32.9 ± 2.98	566.9 ± 22.66

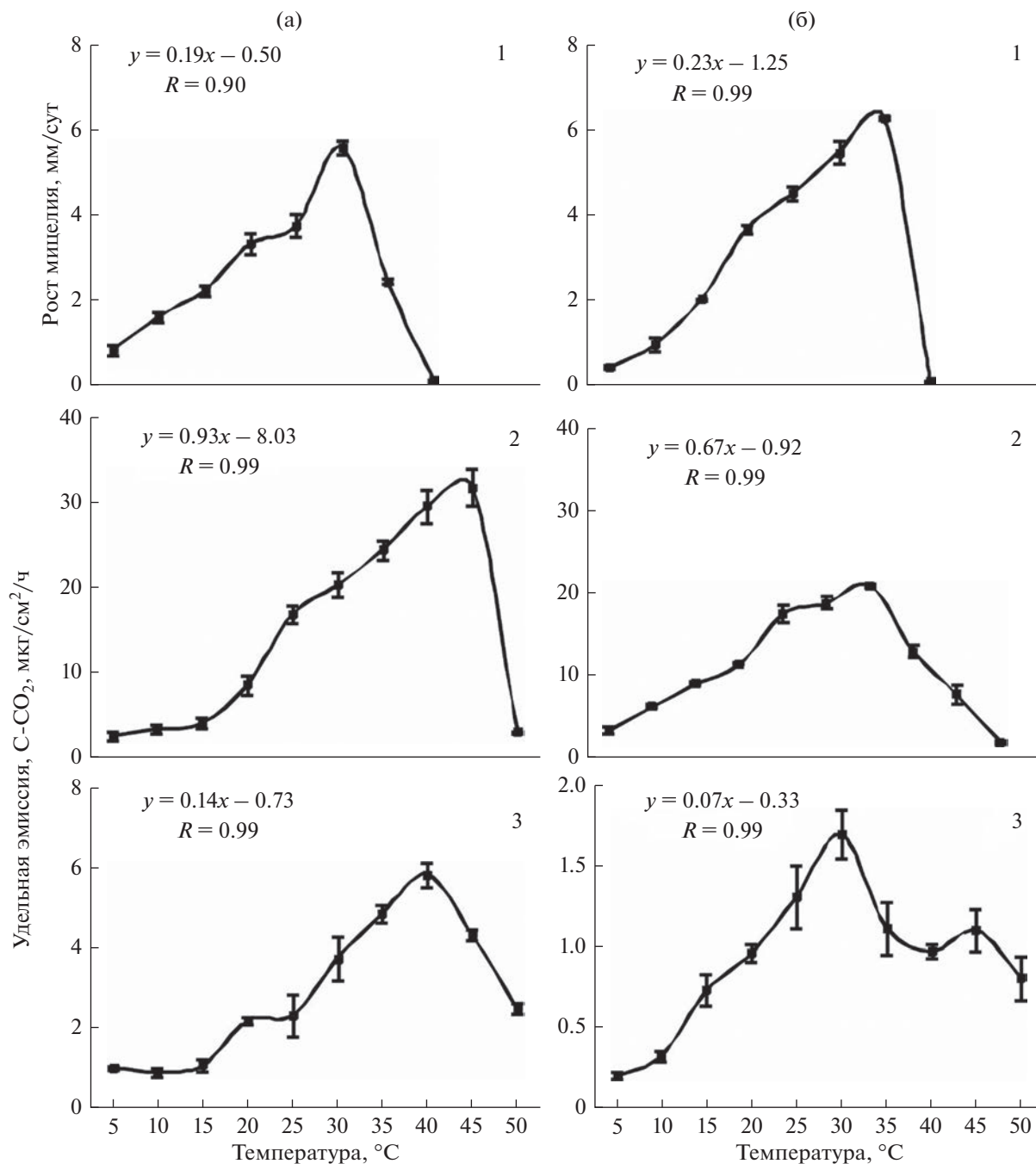


Рис. 3. Температурная зависимость роста (1) и удельной эмиссии CO₂ (2) мицелием *D. tricolor* (а) и *D. confragosa* (б) на сусло-агаре, а также удельной эмиссии CO₂ образцами древесины (3), разрушаемой *D. tricolor* (а) и *D. confragosa* (б); приведены средние арифметические (m), $\pm SE$, а также уравнения линейной регрессии и коэффициент корреляции Спирмена (R) для диапазона температуры 10–30°C.

Эмиссия CO₂ мицелия *D. tricolor* на увеличение его площади и температуры аналогична таковой для *D. confragosa*. В ответ на повышение температуры с 20 до 30°C и удельная, и общая эмиссии возрастают в 1.9 раза, а рост площади мицелия в 2.3 раза и при 20°C, и при 30°C приводит к повышению общей эмиссии в 3.3 раза (табл. 2). Непро-

порциональный увеличению площади мицелия рост эмиссии, как и в случае с *D. confragosa*, можно объяснить тем, что с площадью мицелия возрастает и его удельная эмиссионная активность — в 1.3 (30°C) — 1.5 (20°C) раза. С учетом этого прирост эмиссии соответствует увеличению площади мицелия: $3.3/1.4 = 2.3$.

Таблица 2. Эмиссия CO₂ дикариотическим мицелием *Daedaleopsis tricolor* в зависимости от его площади и температуры ($m \pm SE$, $n = 5$)

Температура, °C	Площадь мицелия, см ²	Эмиссия CO ₂	
		удельная, мкг C-CO ₂ /см ² /ч	общая, мкг C-CO ₂ /ч
20	13.8 ± 0.48	7.8 ± 0.37	107.5 ± 8.34
30	13.8 ± 0.48	14.7 ± 0.78	202.9 ± 16.15
20	31.5 ± 1.60	11.2 ± 0.25	351.9 ± 13.97
30	31.5 ± 1.60	21.3 ± 1.33	672.4 ± 8.93

При увеличении площади мицелия с 13.8 до 31.5 см² и температуры экспозиции с 20 до 30°C общая эмиссия возрастает с 107.5 ± 8.34 до 672.4 ± 8.93 мкг C-CO₂/ч, т.е. в 6.2 раза (см. табл. 2). Иначе говоря, итоговый рост эмиссии равен произведению температурного коэффициента эмиссии на увеличение площади и удельной эмиссии мицелия: $1.9 \times 2.3 \times 1.4 = 6.1$.

Анализ эмиссии CO₂ образцами древесины, разрушаемой *D. confragosa*, показывает, что при увеличении температуры экспозиции с 20 до 30°C их исходная CO₂ эмиссионная активность возрастает в 1.6–2.7 раза, в среднем в 1.9 раза. Аналогично она реагирует на повышение температуры и через 7 сут: возрастает в зависимости от образца в 1.4–2.2 раза, в среднем в 1.7 раза. Через 7 сут (время, отведенное для увеличения размера мицелия) эмиссия CO₂ одноименными образцами по отношению к ее исходному уровню возрастает при 20°C в среднем в 2.7 раза, при 30°C – в 2.4 раза (табл. 3). За счет этого, а также увеличения температуры экспозиции до 30°C эмиссия повышается до 810.4 мкг C-CO₂/ч и превышает исходную в 4.6 раза (см. табл. 3), а ее возрастание соответствует произведению температурного коэффициента общей эмиссии (1.9) на коэффициент ее увеличения (2.5) за 7 сут: $1.9 \times 2.5 = 4.8$.

Таблица 3. Эмиссия CO₂ образцами древесины, разрушаемой *Daedaleopsis confragosa*, в зависимости от температуры и размера мицелия

Температура, °C	Мицелий	Общая эмиссия CO ₂ , мкг C-CO ₂ /ч		
		образцы		среднее
		1	2	
20	Исходный	96.6	256.9	176.8
30	Исходный	257.8	421.0	339.4
20	Через 7 сут	361.6	604.3	482.9
30	Через 7 сут	779.4	841.4	810.4

Подобным образом на увеличение температуры экспозиции и развитие мицелия реагирует и эмиссия образцов древесины, разрушаемой *D. tricolor*. При исходном размере мицелия в ответ на повышение температуры экспозиции с 20 до 30°C она возрастает в среднем в 1.6 раза, а через 7 сут – в 1.3 раза. Через 7 сут эмиссия CO₂ образцами возрастает по отношению к исходной при 20°C в 2.6 раза, а при 30°C – в 2.0 раза (табл. 4), что связано с увеличением размера мицелия за прошедшее время. В итоге общая эмиссия CO₂ образцами древесины через 7 сут при 30°C превышает исходную при 20°C в 3.4 раза (481.6 мкг C-CO₂/ч против 142.9 мкг C-CO₂/ч), и ее увеличение равно произведению температурного коэффициента эмиссии (1.4) на коэффициент ее увеличения (2.4) за 7 сут: $1.4 \times 2.3 = 3.2$ (см. табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Данные, характеризующие влияние температуры на “углеродное дыхание” древесного дебриса, основываются на оценках количества CO₂, эмитируемого в единицу времени с единицы массы, площади древесного дебриса при определенной температуре – удельная эмиссия. Однако, по нашему мнению, она характеризует лишь ту часть “углеродного дыхания” дебриса, которая связана с прямым влиянием температуры на дыхательную активность грибов-деструкторов.

Как показывают результаты настоящего исследования, удельная эмиссия CO₂ образцами древесины, разрушаемыми *D. confragosa* и *D. tricolor*, в диапазоне 10–30°C возрастает пропорционально росту температуры, и при ее увеличении на 10°C усиливается в 2.1–2.3 раза. Это соответствует литературным данным [5, 7–12], согласно которым температурный коэффициент эмиссии CO₂ древесным дебрисом варьирует от 1.4 до 4.1. Нами, в частности, на основе температурного коэффициента была разработана температурная шкала эмиссионной активности древесного дебриса [27] и дана оценка прироста в России эмис-

сии CO_2 древесным дебрисом при “потеплении климата” [28].

Однако удельная эмиссия CO_2 не учитывает такой важный фактор, как величина продуцирующей CO_2 биомассы, в нашем случае мицелия ксилотрофных грибов. Это один из факторов, влияющих на интенсивность разложения древесных остатков [20, 26], а соответственно и на их “углеродное дыхание”. Результаты нашего исследования показывают, что эмиссия CO_2 ксилотрофными грибами прямо пропорциональна не только удельной CO_2 эмиссионной активности мицелия, но и его размеру, увеличение которого сопровождается соответствующим ростом эмиссии.

В диапазоне температур 10–30°C рост мицелия и его удельная CO_2 эмиссионная активность — это два функционально связанных ($R = 1.0$), одинаково реагирующих на температуру ($Q_{10} = 2.2$) процесса. При повышении температуры их совместный эффект на общую эмиссию CO_2 ксилотрофными грибами и разрушаемыми ими древесными остатками в 2–4 раза превышает таковой, оцениваемый только по температурной зависимости удельной эмиссии, и равен произведению эффектов каждого из этих факторов отдельно. Связь между температурой в диапазоне 20–30°C, общей эмиссией CO_2 , ростом мицелия и его удельной дыхательной активностью можно описать следующей выведенной по полученным данным формулой:

$$E_{GA} = E_{SA} Q_{10SA}^{(T_2-T_1)/10} Q_{10G}^{(T_2-T_1)/10}, \quad (6)$$

где E_{GA} — общая эмиссии CO_2 при температуре T_2 ; E_{SA} — удельная эмиссия при температуре T_1 ; Q_{10SA} — температурный коэффициент удельной эмиссии CO_2 ; Q_{10G} — температурный коэффициент линейного роста мицелия.

Согласно формуле [6], повышение температуры от 20 до 30°C, наиболее интересном для понимания влияния последствий “потепления климата”, будет сопровождаться экспоненциальным ростом CO_2 эмиссионной активности ксилотрофных грибов и соответственно эмиссии CO_2 древесным дебрисом.

Таким образом, эмиссия CO_2 ксилотрофными грибами и разрушаемыми ими древесными остатками определяется ростом мицелия и его удельной эмиссией. Температурный эффект их совместного влияния на общую эмиссию CO_2 равен произведению эффектов каждого из двух факторов, что определяет его неаддитивный, возможно, синергический характер и экспоненциальный рост эмиссии CO_2 при повышении температуры в пределах от 20 до 30°C.

Таблица 4. Эмиссия CO_2 образцами древесины, разрушаемой *Daedaleopsis tricolor*, в зависимости от температуры и размера мицелия

Температура, °C	Мицелий	Общая эмиссия CO_2 , мкг С- CO_2 /ч		
		образцы		среднее
		1	2	
20	Исходный	127.1	158.8	142.9
30	Исходный	149.7	317.3	233.5
20	Через 7 сут	226.2	505.2	365.7
30	Через 7 сут	340.4	622.7	481.6

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00970). Авторы благодарны д.б.н. Е.Л. Воробейчику за конструктивное обсуждение результатов исследования.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Christensen J.H., Hewitson B., Busuioc A. et al. Regional climate projections // Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change / Eds. Solomon S., Qin D., Manning M. et al. New York: Cambridge University Press, USA, 2007. P. 848–940.
2. Груза Г.В., Ранькова Э.Я. Наблюдаемые изменения современного климата // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН / Под ред. Израэля Ю.А. М.: Наука, 2006. С. 60–74.
3. Заварзин Г.А. Углеродный баланс России // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН / Под ред. Израэля Ю.А. М.: Наука, 2006. С. 134–151.
4. Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А. и др. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
5. Mukhin V.A., Diyarova D.K., Gitarskiy M.L. et al. Carbon and oxygen gas exchange in woody debris: the process and climate-related drivers // Forests. 2021. V. 12. № 9. 1156. <https://doi.org/10.3390/f12091156>
6. Kirschbaum M.U.F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage // Soil Biology & Biochemistry. 1995. V. 27. P. 753–760. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00242-S](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00242-S)
7. Chen H., Harmon M.E., Griffiths R.P. et al. Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots // Forest Ecology and Man-

- agement. 2000. V. 138. P. 51–64.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00411-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00411-4)
8. Mackensen J., Bauhus J., Webber E. Decomposition rates of coarse woody debris: a review with particular emphasis on Australian tree species // Australian Journal of Botany. 2003. 1. 51. P. 27–37.
<https://doi.org/10.1071/BT02014>
9. Gough C.M., Vogel C.S., Kazanski C. et al. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest // Forest Ecology and Management. 2007. V. 244. P. 60–67.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.039>
10. Wu J., Zhang X., Wang H. et al. Respiration of downed logs in an old-growth temperate forest in north-eastern China // Scandinavian Journal of Forest Research. 2010. V. 25. № 6. P. 500–506.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2010.524166>
11. Olajuyigbe S., Tobin B., Nieuwenhuis M. Temperature and moisture effects on respiration rate of decomposing logs in a Sitka spruce plantation in Ireland // Forestry. 2012. V. 85. P. 485–496.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cps045>
12. Herrmann S., Bauhus J. Effects of moisture, temperature and decomposition stage on respirational carbon loss from coarse woody debris (CWD) of important European tree species // Scandinavian Journal of Forest Research. 2012. V. 28. № 4. P. 346–357.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2012.747622>
13. Tláškal V., Brabcová V., Větrovský T. et al. Complementary roles of wood-inhabiting fungi and bacteria facilitate deadwood decomposition // mSystems. 2021. V. 6. № 1. e01078–20.
<https://doi.org/10.1128/mSystems.01078-20>
14. Barker J.S. Decomposition of Douglas-fir coarse woody debris in response to differing moisture content and initial heterotrophic colonization // Forest Ecology and Management. 2008. V. 255. P. 598–604.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.029>
15. A’Bear A.D., Murray W., Webb R. et al. Contrasting effects of elevated temperature and invertebrate grazing regulate multispecies interactions between decomposer fungi // PLoS ONE. 2013. V. 8. № 10. e77610.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077610>
16. Forrester J.A., Mladenoff D.J., D’Amato A.W. et al. Temporal trends and sources of variation in carbon flux from coarse woody debris in experimental forest canopy openings // Oecologia. 2015. V. 179. P. 889–900.
<https://doi.org/10.1007/s00442-015-3393-4>
17. Carlsson F., Edman M., Jonsson B.G. Increased CO₂ evolution caused by heat treatment in wood-decaying fungi // Mycological Progress. 2017. V. 16. P. 513–519.
<https://doi.org/10.1007/s11557-017-1281-5>
18. Venugopal P., Junninen K., Linnakoski R. et al. Climate and wood quality have decayer-specific effects on fungal wood decomposition // Forest Ecology and Management. 2016. V. 360. P. 341–351.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.023>
19. Rubenstein M.A., Crowther T.W., Maynard D.S. et al. Decoupling direct and indirect effects of temperature on decomposition // Soil Biology and Biochemistry. 2017. V. 112. P. 110–116.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.05.005>
20. Edman M., Hagos S., Carlsson F. Warming effects on wood decomposition depend on fungal assembly history // Journal of Ecology. 2021. V. 109. P. 1919–1930.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13617>
21. Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores. Pt. 1 (Abortiporus-Lindtneria). Oslo: Fungiflora, 1993. 387 p.
22. The MycoBank engine and related databases [Electronic resource]. URL: <http://www.mycobank.org>. (дата обращения: 1 авг. 2022).
23. Методы экспериментальной микологии: Справочник / Дудка И.А., Вассер С.П., Элланская И.А. и др.; отв. ред. В.И. Билай. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
24. Заварзин Г.А., Заварзина А.Г. Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод // Микробиология. 2009. Т. 78. № 5. С. 579–591.
25. Humphrey C.J., Siggers P.V. Temperature relations of wood-destroying fungi // Journal of Agricultural Research. 1933. V. 47. № 12. P. 997–1008.
26. Jomura M., Yoshida R., Michalčíková L. et al. Factors controlling dead wood decomposition in an old growth temperate forest in Central Europe // Journal of Fungi. 2022. V. 8. P. 1–14.
<https://doi.org/10.3390/jof8070673>
27. Мухин В.А., Воронин П.Ю., Сухарева А.В. Температурная шкала CO₂ эмиссионной активности трутовых грибов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: сборник материалов VII междунар. конф. / Науч. ред. Переведенцева Л.Г., Стороженко В.Г., Егошина Т.Л. Пермь, 2009. С. 138–141.
28. Mukhin V.A., Voronin P.Y., Sukhareva A.V. et al. Wood decomposition by fungi in the boreal-humid forest zone under the conditions of climate warming // Doklady Biological Sciences. 2010. V. 431. P. 110–112.
<https://doi.org/10.1134/S0012496610020110>

УДК 581.4:581.522

НОВЫЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАЛЕНДАРНОГО ВОЗРАСТА РАСТЕНИЙ *HERACLEUM SOSNOWSKYI* И ОЦЕНКА НА ЕГО ОСНОВЕ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ВИДА НА СЕВЕРЕ

© 2023 г. И. В. Далькэ^а, *, С. П. Маслова^а, С. Н. Плюснина^а, Е. С. Зрайченко^б, Ю. А. Бобров^б

^аИнститут биологии Коми научного центра УрО РАН, Россия 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

^бФГБОУ ВО «СГУ им. Питиримы Сорокина», Россия 167001 Сыктывкар, Октябрьский просп., 55

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

Поступила в редакцию 03.11.2022 г.

После доработки 09.12.2022 г.

Принята к публикации 31.01.2023 г.

Проведены исследования по определению календарного возраста растений инвазионного вида борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). Изучение структуры корня показало наличие годичных колец, образованных приростами вторичной ксилемы, что позволяет использовать ксилохронологический подход для оценки календарного возраста *H. sosnowskyi*. Количество ксилемных колец на поперечном срезе корня соответствует числу остатков годичных приростов на продольном срезе подземного каудекса. Метод учета годичных приростов на продольном срезе каудекса является простым и эффективным и позволяет определить возраст растений *H. sosnowskyi* в полевых условиях, не прибегая к контрастированию тканей и микроскопии. Растения *H. sosnowskyi* в природных ценопопуляциях среднетаежной зоны Республики Коми приступали к цветению на третий год жизни, а их календарный возраст достигал 7 полных лет.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, календарный возраст, каудекс, листовые рубцы, годичный прирост, корни, ксилохронология, ценопопуляции

DOI: 10.31857/S0367059723030022, **EDN:** EARBLW

Определение возраста многолетних травянистых растений является сложной задачей и слабо изученным вопросом биологии травянистых многолетников. Анализ показал [1], что крупнейшая база данных по учету признаков растений в мире TRY (более 2 млрд. записей) содержит крайне малое количество записей (не более 6 тыс.) о возрасте растений, приступающих к цветению, или о потенциальном максимальном возрасте видов. Сведения о возрасте многолетних трав могут быть получены на основе анализа морфологических признаков растений, учета ежегодно отмирающих особей, оценки онтогенетического состояния растений [2, 3]. В последние десятилетия для оценки календарного возраста многолетних трав используют метод ксилохронологии, основанный на изучении годичных колец — слоев ежегодного прироста вторичной ксилемы корневой системы. Выраженность колец зависит от таксономической, морфологической и экологической специфики исследуемых объектов [4–6].

Оценку календарного возраста травянистых многолетников используют для изучения онтогенеза, определения скорости возобновления, расселения и распространения растений и их эко-

логических стратегий [5, 7, 8]. Такие характеристики являются ключевыми при изучении биологии инвазионных видов, которые негативно влияют на биоразнообразие природных экосистем и культурных фитоценозов [9].

Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) — один из широко распространенных чужеродных видов. В условиях подзоны средней тайги Республики Коми его моновидовые заросли встречаются повсеместно. Растение входит в списки агрессивных инвазионных видов, существенно влияет на структуру и разнообразие растительных и почвенных сообществ [10]. Исследования по определению возраста растений *H. sosnowskyi* единичны. В условиях севера календарный возраст растений в коллекции достигал 14–16 лет [11, 12]. Изучение возрастного состава ценопопуляций близкородственного вида *Heracleum mantegazzianum* показало, что в природных условиях растения достигают возраста 12 лет [13].

Сведения о возрасте инвазионных борщевиков в ходе жизненного цикла тесно связаны с разработкой их индивидуальных демографических моделей [14, 15]. Оценка времени перехода особей *H. sosnowskyi* в репродуктивное состояние в

совокупности с расчетом дальности распространения семян [16] позволяет предсказывать направление и скорость их биологического вторжения, эффективно выполнять мероприятия по ликвидации нежелательных растений.

Целью работы был поиск эффективного метода изучения календарного возраста растений *H. sosnowskyi* на основе известных и новых методов определения возраста многолетних трав. Задачей исследований был анализ возрастного состава ценопопуляций растений *H. sosnowskyi* в условиях севера на основе предложенного метода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования был борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) — многолетний, летнезеленый, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом [17]. Изучали растения, произрастающие в подзоне средней тайги Республики Коми на залежных участках с автоморфными подзолистыми почвами в окрестностях г. Сыктывкара. Исследование выполняли на 4 участках с географическими координатами: участок 1 — 61.662834° с.ш., 50.822097° в.д.; участок 2 — 61.650820° с.ш., 50.841117° в.д.; участок 3 — 61.645695° с.ш., 50.731975° в.д.; участок 4 — 61.607331° с.ш., 50.735631° в.д. Растительный покров участков представлен сообществами с доминированием растений *H. sosnowskyi*, которые длительное время не подвергались скашиванию или химической обработке. В сообществах *H. sosnowskyi* встречалось до 28 видов других растений (*Urtica dioica*, *Poa pratensis*, *Symphytum asperum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigejos*, *Artemisia vulgaris* и др.) с обилием 5–10%.

Для ретроспективного анализа и подтверждения присутствия растений *H. sosnowskyi* на выбранных участках с помощью программного обеспечения Google Earth Pro 7.3.4.8642 (<http://google.com/>) были просмотрены архивные спутниковые изображения местности. Скопления растений *H. sosnowskyi* хорошо заметны на спутниковых снимках благодаря раннему отращиванию весной и соцветиям белого (в период цветения) или коричневого (в период плодоношения) оттенков [18, 19].

Исследования проводили в течение вегетации — с апреля по сентябрь 2022 г. Для определения плотности растений *H. sosnowskyi* в ценопопуляциях на выбранных участках заложили 25 площадок размером 1 × 1 м. На площадках выкапывали все особи *H. sosnowskyi*, за исключением небольших по габитусу молодых растений с площадью листьев до 10 см². Для сбора молодых растений использовали почвенный пробоотборник с внут-

ренним диаметром 10.5 см, высотой 3.5 см и площадью 86.5 см². Почвенные пробы просеивали через сито и подсчитывали в них число проростков и ювенильных растений. Всего проанализировано 40 почвенных проб.

Подземную часть собранных растений переносили в лабораторию, отмывали от почвы и проводили морфоструктурный анализ: измеряли наибольшую ширину каудекса и длину корня, глубину залегания почки возобновления, взвешивали сырую массу. Выполняли продольный срез через середину каудекса и подсчитывали количество годичных приростов.

Календарный возраст растений *H. sosnowskyi* определяли с помощью методов, описанных в литературе, и предложенного нами нового подхода. После внешнего осмотра на поверхности каудекса подсчитывали число кольцеобразных годичных групп листовых рубцов, которые остаются после регулярного отмирания листьев [12, 20].

На поперечных срезах базальной части главного корня возраст растений определяли методом ксилохронологии, подсчитывая число колец ежегодного прироста ксилемы [4, 6]. Для этого у каждого растения делали 2–3 поперечных среза главного корня вблизи каудекса. Срезы обрабатывали 0.5%-ным раствором флороглюцина в смеси спирта и дистиллированной воды (1 : 1) в течение 1–2 мин, а затем воздействовали концентрированной соляной кислотой. Одревесневшие оболочки ксилемы окрашивались в отчетливый красно-малиновый цвет [21]. Для верификации метода были изучены зоны прироста ксилемы на поперечных срезах корней растений первого и второго года жизни. Временные препараты с окрашенными поперечными срезами просматривали под микроскопом Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия) в режимах светлого поля и фазового контраста, неокрашенные образцы — в режиме флуоресценции. Фотосъемку выполняли цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия). Диаметр клеток ксилемы и толщину годичных колец ($n > 50$ для каждого параметра) измеряли при помощи программы ZEN 2011 (Carl Zeiss, Германия).

Предложенный нами метод определения календарного возраста *H. sosnowskyi* основан на подсчете количества остатков годичных приростов каудекса, для чего выполняли продольный разрез через его центр. Число годичных приростов на срезе соответствовало календарному возрасту образца. В тексте, таблице и на рисунках приведены средние значения и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ретроспективный анализ спутниковых изображений показал, что растения *H. sosnowskyi* про-

израстали на модельных участках не менее 10 лет. В 2022 г. средняя плотность растений без учета проростков текущего года составляла 17 ± 7 шт./м² участка.

Подземная часть растений *H. sosnowskyi* представлена погруженным каудексом — базальным многолетним участком монокарпического побега из резидов однолетних вегетативных побегов с верхней частью главного корня (рис. 1). На верхушке каудекса закладывается терминальная зимующая почка возобновления. Главный корень ветвится до 3–4-го порядков, при этом все корни имеют контрактильные свойства, способствующие заглублению верхушки вегетативного растения.

Изучение глубины залегания почек возобновления *H. sosnowskyi* показало, что она увеличивалась с возрастом и составляла в среднем 9 см у 3–6-летних растений (табл. 1). Ширина каудекса, а также длина и биомасса подземной части вместе с корнями достигали наибольших значений у растений в возрасте от 3 до 5 лет.

Показатели морфоструктуры каудекса и корня существенно варьировали у особей одного возраста и между разновозрастными группами. Коэффициент вариации размеров подземных органов, глубины залегания почек возобновления был на уровне 50%, сырая масса характеризовалась изменчивостью 100–170%.

Растения *H. sosnowskyi* переходили к цветению в возрасте двух полных лет или позже, т.е. не ранее, чем на третий год от прорастания семени. Доля генеративных особей варьировала от 11 до 25% и была наибольшей у 3- и 6-летних растений (см. табл. 1).

Анализ структуры каудекса *H. sosnowskyi* показал, что на складчатой поверхности после ежегодного отмирания листьев остаются кольцообразные группы листовых рубцов, которые располагаются в виде валиков (см. рис. 1). По числу групп листовых рубцов можно определить возраст видов рода *Heracleum*. Выявлено, что листовые рубцы лучше всего различимы у растений с шириной каудекса от 4 до 10 см в возрасте от 2 до 7 лет. Следует отметить, что доля таких растений не превышала 30% от общего количества изученных. Складчатая поверхность побеговой части каудекса растений *H. sosnowskyi* значительно затрудняла подсчет колец с листовыми рубцами.

Анализ окрашенных поперечных срезов корня *H. sosnowskyi* показал формирование хорошо выраженных зон ежегодного прироста ксилемы в центральном цилиндре — колец ксилемы (рис. 2). На поперечном срезе корня растений первого года жизни ряды водопроводящих элементов ксилемы расходятся радиально от центра к периферии стелы и разделены лучами паренхимы (см. рис. 2а). У изученных растений средний диаметр

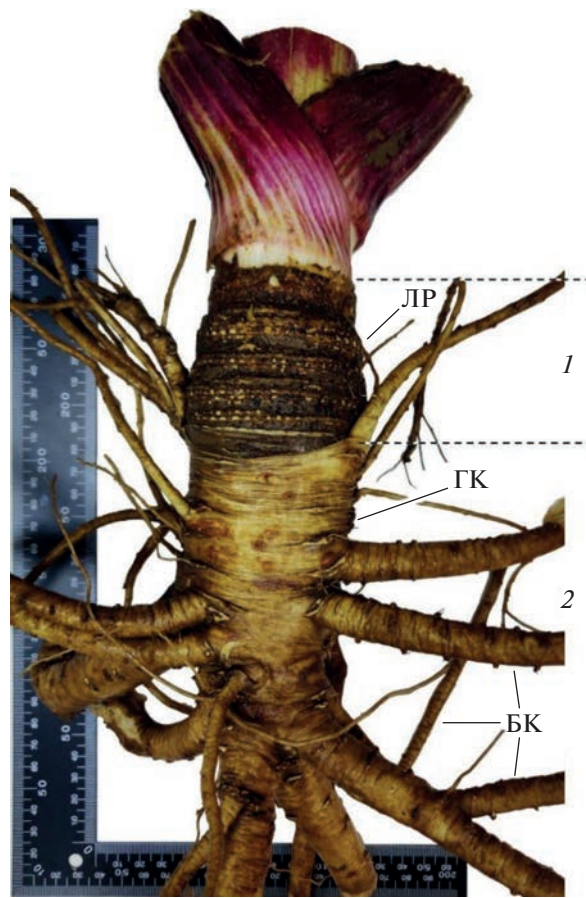


Рис. 1. Подземная часть растений *Heracleum sosnowskyi*: 1 — подземный каудекс с группами листовых рубцов (ЛР); 2 — главный корень (ГК) и боковые корни (БК).

сосудов варьировал от 13 до 51 мкм. К концу периода вегетации по периферии центрального цилиндра в большей части лучей водопроводящие клетки располагаются группами, что создает выраженную визуальную границу прироста ксилемы в первый год жизни. Диаметр стелы на поперечном срезе корня первого года жизни составлял 1–2 мм. В последующие годы диаметр сосудов ксилемы варьировал от 28 до 109 мкм (см. рис. 2б). Лучи водопроводящих клеток ксилемы расширялись за счет формирования групп широкопросветных сосудов в конце периода вегетации. Толщина прироста ксилемы на второй и в последующие годы функционирования корня варьировала от 0.2 до 2.2 мм. Между зонами годичного прироста ксилемы формировалось в разной степени выраженное кольцо паренхимы.

Описанные выше ежегодно повторяющиеся особенности формирования водопроводящей системы у *H. sosnowskyi* позволяют визуально разделять годичные слои прироста ксилемы — годичные кольца. Годичные кольца на поперечных сре-

Таблица 1. Морфоструктура подземных органов растений *Heracleum sosnowskyi* разного возраста

Показатель	Возраст растений, полных лет жизни							
	0	1	2	3	4	5	6	7
Объем выборки	20	11	25	31	22	18	8	3
Длина каудекса и корней, см	8 ± 3 4–13	17 ± 5 10–30	28 ± 18 12–90	38 ± 18 15–90	41 ± 21 10–90	38 ± 12 25–65	33 ± 22 17–80	23 ± 2 20–25
Ширина каудекса, см	0.4 ± 0.1 0.2–0.6	1 ± 1 1–2	2 ± 2 1–7	4 ± 2 1–10	4 ± 3 1–9	4 ± 1 2–6	4 ± 3 2–8	3 ± 1 2–4
Глубина залегания почки возобновления, см	4 ± 1 1–6	6 ± 4 2–16	7 ± 4 3–17	9 ± 4 4–20	9 ± 6 3–25	9 ± 4 5–18	9 ± 5 3–20	7 ± 1 6–8
Сырая масса каудекса и корней, г	0.5 ± 0.3 0.1–1.1	6 ± 6 2–20	146 ± 232 3–800	270 ± 373 3–1340	339 ± 396 7–1360	194 ± 209 7–600	330 ± 513 7–1400	31 ± 1 30–31
Доля генеративных особей, %	0	0	12	23	18	11	25	0

Примечание. В числителе приведено среднее значение $\pm$ стандартное отклонение, в знаменателе — минимальное и максимальные значения выборки.

зах корней хорошо просматривались у 85% изученных особей (104 образца) в возрасте от 0 до 7 полных лет жизни. В остальных случаях четкие границы между годичными кольцами отсутствовали, и определить возраст растений методом ксилохронологии было невозможно.

Исследования показали, что на радиальных срезах каудекса *H. sosnowskyi* хорошо просматриваются границы годичных побегов, сформировавшихся в предыдущие годы жизни (годичные приросты). По нашим данным, в подзоне средней тайги в течение вегетационного периода у вегетативных растений образуются в среднем 2–3 листа. Поскольку несущие их метамеры укорочены,

ежегодно остающиеся листовые рубцы, сформированные в течение одного вегетационного сезона, сильно сближены. При внешнем осмотре они расположены непосредственно друг под другом вокруг каудекса, а их группа — на едином валике в виде кольца, междоузлия не выражены. Однако междоузлия между группами узлов листьев разных лет жизни хорошо определяются при внешнем осмотре. Такое хорошо выраженное междоузлие и группа сближенных узлов составляют *годичный прирост каудекса*. На продольном разрезе в паренхимной сердцевине каудекса в конце каждого вегетационного сезона формируется разделительная зона, состоящая из сильно сжатых в

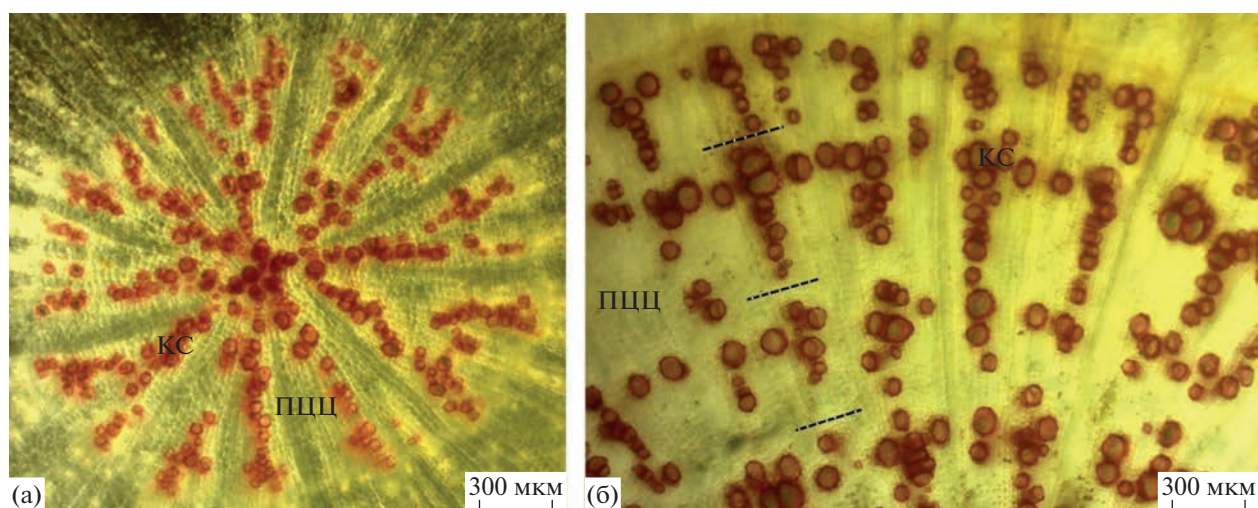


Рис. 2. Фрагмент поперечного среза главного корня растений *Heracleum sosnowskyi* первого (а) и шестого (б) года жизни: флороглюцин + HCl; фазовый контраст; КС — сосуды силенмы, ПЦЦ — паренхима центрального цилиндра. Пунктирной линией обозначены границы годичных колец.

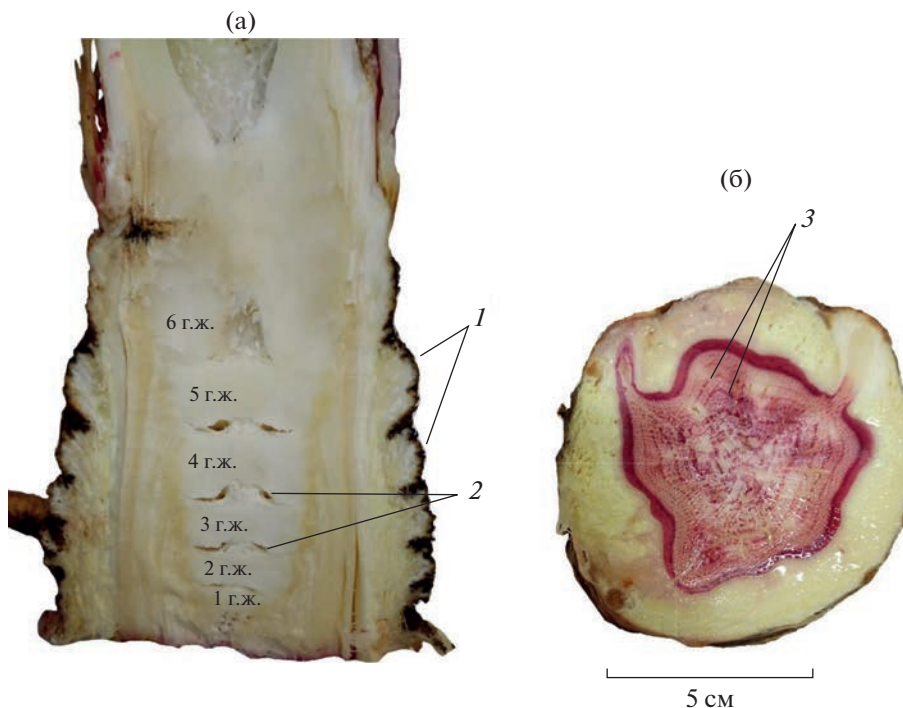


Рис. 3. Продольный срез каудекса (а) и поперечный срез главного корня (б) генеративной особи *Heracleum sosnowskyi* на шестой год жизни (г.ж.): флороглюцин + HCl; 1 — группы листовых рубцов, 2 — зоны разделения годичных побегов, 3 — годовые кольца.

горизонтальной плоскости тонкостенных клеток, на месте которых часто образуются разрывы. Участки паренхимной сердцевины, ограниченные этими разрывами, по сути являются визуальным отображением годичного прироста на продольном разрезе каудекса. Количество годичных приростов соответствовало числу ксилемных колец в основании главного корня (рис. 3), т.е. числу вегетационных периодов.

Таким образом, для определения возраста *H. sosnowskyi* на продольном (радиальном) срезе каудекса следует подсчитывать число остатков годичных приростов, отделенных друг от друга разделительной зоной, хорошо распознаваемой без окрашивания тканей.

Исследование возрастной структуры ценопопуляций *H. sosnowskyi* показало, что количество молодых растений, выросших из семян в текущем году, и особей в возрасте одного полного года жизни составляло 370 ± 309 и 199 ± 288 шт/м² соответственно. Средняя плотность остальных растений в возрасте двух полных лет жизни и старше была на порядок ниже — 17 ± 7 шт/м². Наибольший календарный возраст растений составил 7 полных лет. С увеличением возраста количество особей в составе возрастных групп снижалось (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

На основе полученных нами данных о расположении почек возобновления в почве растения *H. sosnowskyi* следует отнести к геофитам, а не к гемикриптофитам, как было указано ранее [12]. Погружение каудекса на глубину до 10 см способствует защите почек возобновления от вымерзания в условиях сезонного климата [22]. Заглубление каудекса осуществляется благодаря формиро-

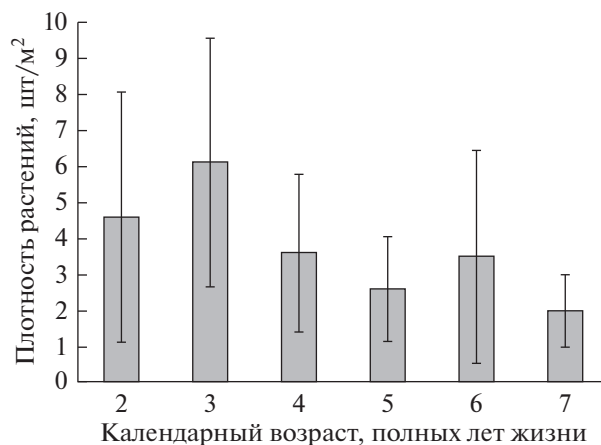


Рис. 4. Возрастной состав ценопопуляций растений *Heracleum sosnowskyi*.

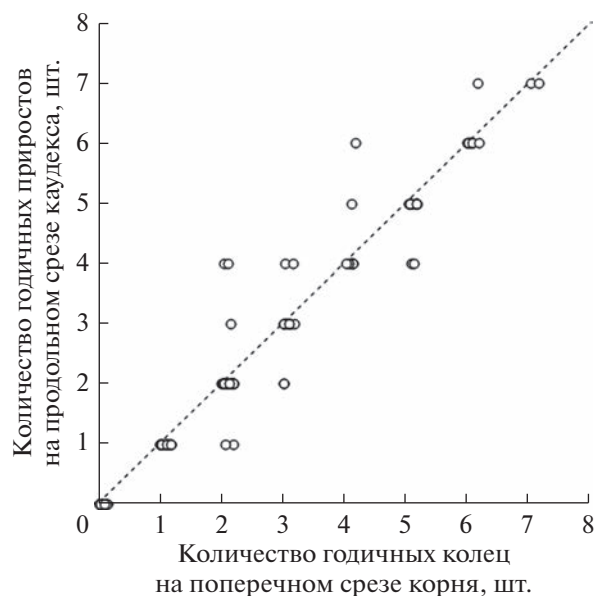


Рис. 5. Календарный возраст растений *Heracleum sosnowskyi*, установленный методом ксилохронологии корня (ось абсцисс) и после подсчета годичных приростов на продольном срезе каудекса (ось ординат). Пунктирная линия соответствует полному совпадению результатов определения возраста растений разными методами ($n = 90$); точки вне линии показывают отклонения в определении возраста растений ($n = 14$).

ванию контрактивной корневой системы, что также обеспечивает поддержание массивных черешков и листьев *H. sosnowskyi*, формирующих характерную для вида архитектуру ценоза [23, 24].

Анализ морфоструктуры каудекса растений видов рода *Heracleum* показал, что ежегодно вегетативный побег удлиняется и формирует кольцо из листовых рубцов, подсчитывая которые можно определить возраст растений [12, 20]. По нашим наблюдениям, на складчатой поверхности каудекса *H. sosnowskyi* редко сохраняются выраженные кольцеобразные годичные группы листовых рубцов. Это ограничивает использование данного метода для оценки реального календарного возраста растений в природных условиях.

Определение возраста трав методом ксилохронологии корня связано с выраженной слоистостью вторичной ксилемы и ее соответствием годичной ритмике развития растений [6]. Необходимым условием применения ксилохронологии является окрашивание водопроводящей ткани корня [4]. Данный метод успешно был апробирован для определения возраста растений *H. mantegazzianum* [13].

Изучение анатомической структуры главного корня растений *H. sosnowskyi* выявило наличие годичных колец, образованных приростами вторичной ксилемы корня (см. рис. 2, 3). Это позволяет использовать ксилохронологический подход

для оценки календарного возраста растений *H. sosnowskyi* в лабораторных условиях.

Нашей задачей было найти простой и эффективный способ определения календарного возраста растений *H. sosnowskyi*, чтобы использовать его в полевых условиях. Для этого мы делали продольные срезы каудекса и подсчитывали число годичных побегов предыдущих лет жизни (годичных приростов), границы которых хорошо выражены в сердцевинной паренхиме (см. рис. 3). Результаты исследований показали, что количество годичных приростов соответствовало числу ксилемных колец в основании главного корня, т.е. числу вегетационных периодов. Этот метод позволяет не прибегать к контрастированию тканей, микроскопии и пригоден для быстрого определения возраста растений в полевых условиях.

Сопоставление данных о календарном возрасте растений *H. sosnowskyi*, полученных разными методами, показало, что в 86% случаев (у 90 из 104 разновозрастных особей) наблюдали точное совпадение количества годичных колец на поперечных срезах корня с числом годичных приростов на продольном разрезе каудекса. Обнаружена высокая и статистически значимая коррелированность полученных разными методами данных: r -Пирсона = 0.97, p -value < 0.0001 (рис. 5).

Изучение возрастной структуры ценопопуляций *H. sosnowskyi* показало, что его заросли имеют значительный демографический фонд, состоящий из всходов и ювенильных особей в первые два года жизни (570 ± 333 шт./м²). Этот фонд поддерживается за счет регулярного плодоношения и пополнения почвенного банка семян *H. sosnowskyi* [24]. В возрасте двух полных лет жизни и старше плотность растений была на порядок ниже. Растения *H. sosnowskyi* поддерживают сравнительно высокий уровень генеративности в возрасте от 2 до 7 лет жизни, что способствует возобновлению ценопопуляций в случае повреждения или гибели части растений. В условиях севера ценопопуляции *H. sosnowskyi* способны к самоподдержанию в течение длительного времени и продолжают расширять свои площади на пригодных территориях [10, 19].

Таким образом, максимальный возраст особей *H. sosnowskyi*, подсчитанный разными методами, составляет в среднем 7 лет. Это согласуется с результатами, полученными нами на основе анализа спутниковых изображений модельных участков. Растения приступали к цветению в возрасте 2–6 лет. Доля генеративных особей в разных возрастных группах была высокой и составляла 25%. В искусственных посадках в условиях севера максимальная продолжительность жизни растений *H. sosnowskyi* была выше и достигала 13 лет [11]. Следовательно, в природных условиях происходило сокращение продолжительности жизни, но

при этом сохранялся высокий уровень репродуктивности растений разных возрастов. В оптимальных экологических условиях произрастания растений на севере ценопопуляции *H. sosnowskyi* возобновляются за счет ежегодного пополнения почвенного банка семян [24]. Это способствует регулярному омоложению ценопопуляций, увеличению скорости их развития, обеспечивает самоподдержание и расселение вида на пригодных территориях в среднетаежной зоне Республики Коми [10, 16, 19].

Анализ возрастной структуры ценопопуляций *H. sosnowskyi* является необходимым инструментом оценки динамики инвазии — размножения, распространения и захвата новых территорий, и будет содействовать разработке стратегий управления видом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение разных методов и подходов к определению календарного возраста растений *H. sosnowskyi* показало, что метод подсчета листовых рубцов на каудексе ненадежен. Морфоанатомическое исследование выявило наличие годичных колец, образованных приростами вторичной ксилемы корня. Это позволяет использовать ксилохронологический подход для оценки календарного возраста растений *H. sosnowskyi*. Установлено, что количество ксилемных колец на поперечном срезе корня соответствует числу остатков годичных приростов на продольном срезе каудекса. Предложенный нами новый метод учета годичных приростов на продольном срезе каудекса является простым и эффективным и позволяет определить календарный возраст растений *H. sosnowskyi*, не прибегая к контрастированию тканей и микроскопии растений. Растения *H. sosnowskyi* в природных ценопопуляциях приступали к цветению в возрасте 2–6 лет, а их календарный возраст достигал в среднем 7 лет. Это свидетельствует о динамично развивающихся, стабильно омолаживающихся ценопопуляциях *H. sosnowskyi* в благоприятных экологических условиях на севере.

Исследование выполнено в рамках НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (№ 122040600021-4), поддержано проектом РФФИ “Моделирование потенциальных ареалов инвазионных видов *Heracleum sosnowskyi* и *Heracleum mantegazzianum* на территории Восточной Европы” (№ 20-54-18002 Болг_а).

Авторы выражают благодарность и.о. директора Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, к.б.н. И.Ф. Чадину за обсуждение результатов работы, глубокоуважаемым рецензентам за

конструктивные предложения при подготовке рукописи.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kattge J., Boenisch G., Diaz S. et al. TRY plant trait database — enhanced coverage and open access // Global Change Biology. 2020. V. 26. № 1. P. 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
2. Работнов А.Т. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 249–262.
3. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. №. 3. С. 169–176.
4. Dietz H., Ullmann I. Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: exception or rule? // Annals of Botany. 1997. V. 80. P. 377–379. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0423>
5. Schweingruber F.H., Poschold P. Growth rings in herbs and shrubs: life span, age determination and stem anatomy // Forest Snow and Landscape Research. 2005. V. 79. № 3. P. 195–415.
6. Степанова А.В. Ксилохронология травянистых и полудревесных двудольных растений // Ботан. журн. 2011. Т. 96. № 6. С. 673–680.
7. Harper J.L., White J.E. The Demography of Plants // Ann. Rev. of Ecology, Evolution, and Systematics. 1974. V. 5. P. 419–463. <https://www.jstor.org/stable/2096894>
8. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. М.: Наука, 1976. 216 с.
9. Rejmanek M., Richardson D.M. What attributes make some plant species more invasive? // Ecology. 1996. V. 77. P. 1655–1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>
10. Chadin I., Dalke I., Zakhochiy I. et al. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // PhytoKeys. 2017. V. 77. P. 71–80. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.77.11186>
11. Болотова Е.С. Продолжительность жизни борщевика Сосновского в условиях культуры в центральной зоне Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР (Ежегодник). Сыктывкар, 1974. С. 54–59.
12. Сацытёрова И.Ф. Борщевики флоры СССР — новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
13. Pergl J., Perglová I., Pyšek P., Dietz H. Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges // American Journal of Botany. 2006. V. 93. № 7. P. 1018–1028.

- <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/-ajb.93.7.1018>
14. Hüls J., Otte A., Eckstein R.L. Population life-cycle and stand structure in dense and open stands of the introduced tall herb *Heracleum mantegazzianum* // Biological Invasions. 2007. V. 9. № 7. P. 799–811. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9082-9>
15. Nehrbass N., Winkler E., Müllerová J. et al. A simulation model of plant invasion: long-distance dispersal determines the pattern of spread // Biological Invasions. 2007. V. 9. P. 383–395. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9040-6>
16. Chadin I., Dalke I., Tishin D. et al. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind // PeerJ. 2021. 9:e11821. <https://doi.org/10.7717/peerj.11821>
17. Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
18. Товстик Е.В., Адамович Т.А., Ашихмина Т.Я. Идентификация участков массового роста борщевика Сосновского с помощью спектральных индексов по данным Sentinel-2 // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 3. С. 34–40. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-3-034-040>
19. Далькэ И.В., Захожий И.Г., Чадин И.Ф. Распространение борщевика Сосновского и мероприятия по его ликвидации на территории МО ГО “Сыктывкар” (Республика Коми) // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 3(205). С. 2–13. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.3\(205\).1](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.3(205).1)
20. Ламан Н.А., Прохоров В.Н., Масловский О.М. Гигантские борщевики — опасные инвазивные виды для природных комплексов и населения Беларуси. Минск: Ин-т экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, 2009. 40 с.
21. Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы: Учеб. пособие. М., 2004. 312 с.
22. Чадин И.Ф., Далькэ И.В., Малышев Р.В. Оценка морозостойкости борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) после удаления снежного покрова в ранневесенний период // Российский журн. биол. инвазий. 2018. № 4. С. 105–116.
23. Tappeiner U., Cernusca A. Model simulation of spatial distribution of photosynthesis in structurally differing plant communities in the Central Caucasus // Ecological Modelling. 1998. V. 113. № 1. P. 201–223. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(98\)00144-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(98)00144-6)
24. Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLOS ONE. 2015. N. 10 (11). P. e0142833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142833>

УДК 599.323

РЕКОНСТРУКЦИЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ ПРИОБЬЯ И ПРИИРТЫШЬЯ ПО ИСКОПАЕМОЙ ФАУНЕ ГРЫЗУНОВ

© 2023 г. С. Е. Голованов^{a, b, *}, Д. Г. Маликов^a

^aИнститут геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН,
Россия 630090 Новосибирск, просп. Академика Коптюга, 3

^bНовосибирский государственный университет, Россия 630090 Новосибирск, ул. Пирогова, 1

*e-mail: svrgolovanov@gmail.com

Поступила в редакцию 26.06.2022 г.

После доработки 05.12.2022 г.

Принята к публикации 16.12.2022 г.

В работе сопоставляются разные подходы при реконструкции условий среды по ископаемым комплексам грызунов (биоклиматический метод и метод реконструкции почвенно-растительных условий по полевкам). Для реконструкции использованы данные по 10 западно-сибирским местонахождениям, датированным второй половиной среднего плейстоцена. Биоклиматический метод реконструирует аридную климатическую зону на юге Западной Сибири (Предалтайская равнина и Среднее Прииртышье) и умеренно холодный и арктический климат для более северных местонахождений. Метод реконструкции почвенно-растительных условий показывает преобладание ксерофитных растительных сообществ для южных местонахождений и мезофитных, мезогигрофитных и гигрофитных для северных. В качестве дополнительных индикаторов условий среды предлагаются специализированные виды-землерои (алтайский цокор, обыкновенная слепушонка) и бриофаги (сибирский лемминг).

Ключевые слова: грызуны, палеоэкология, климатические зоны, средний плейстоцен, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059723030046, **EDN:** ECEERA

Реконструкция условий среды прошлого является важной составляющей четвертичной геологии. Понимание этих процессов особенно актуально в свете современных климатических изменений и их влияния на биоту. Для подобных реконструкций могут использоваться различные данные: литологические, геохимические, палеонтологические и т.д. [1–5]. Важным источником информации являются фаунистические данные из местонахождений мелких млекопитающих, в особенности грызунов, благодаря наличию среди них большого количества специализированных видов [6–8].

Накопленный массив данных по местонахождениям Западной Сибири, обширные выборки из них и геохронологические датировки позволяют проводить реконструкции среды для определенного времени на сравнительно обширных территориях [2, 7]. В ряде работ [2, 9, 10] по ископаемым комплексам грызунов, в частности полевкам, реконструировали температурные или ландшафтные условия для среднего плейстоцена. При этом в некоторых исследованиях показано, что полевки являются плохим индикатором температурных условий из-за высокой приспособляемости к раз-

личным температурным режимам [8]. Климатические реконструкции по малакафауне и флоре из местонахождений “перигляциальной” микротериофауны также расходились с таковыми по полевкам [11].

Перигляциальная, дисгармоничная или гиперборейная фауна среднего и позднего плейстоцена представляет собой безаналоговый комплекс, где вместе присутствуют остатки типично степных и типично тундровых видов [4, 7, 10]. В настоящее время их ареалы разделены обширной таежной зоной и находятся на большом расстоянии друг от друга. “Дисгармоничность” совместного нахождения этих видов может быть выражена географически (несовпадение ареалов) и климатически (несовпадение климатических параметров внутри ареалов) [4]. Совместное нахождение степных и тундровых грызунов интерпретировалось как доказательство существования тундростепных ландшафтов с относительно низкими температурами [10]. В работах [10, 11] отмечено противоречие этой интерпретации с данными по другим группам, что вносит некоторую путаницу при палеогеографических исследованиях. Решение проблемы интерпретации перигляциальной фауны,

а также детализация палеоэкологических реконструкций по грызунам требуют применения и сопоставления различных подходов, что и сделано в данной работе.

Целью исследования являлась реконструкция условий среды для второй половины среднего плейстоцена на территории Западной Сибири на основании анализа видового состава грызунов из аллювиальных местонахождений. Для достижения этой цели были выбраны два подхода. Первый основан на приуроченности видовых ареалов к современным климатическим зонам, что позволяет реконструировать подобные зоны в прошлом [6]. Второй подход исключает зональный принцип и анализирует привязанность грызунов к фитоценозам, на основании чего возможна реконструкция почвенно-растительных условий [8]. В задачи нашего исследования входило: реконструировать условия среды в рамках каждого из выбранных подходов, сравнить результаты и оценить перспективы их совместного либо альтернативного использования при изучении условий среды Западной Сибири во второй половине среднего плейстоцена. Оба подхода впервые использованы для реконструкции условий среды данного региона в среднем плейстоцене. Учитывая тот факт, что предшествующие реконструкции по ископаемым комплексам млекопитающих не всегда согласуются с результатами реконструкций по другим компонентам биоты, оценку возможности использования новых палеоэкологических подходов и их сопоставление можно рассматривать как важную методическую задачу в рамках четвертичной палеоэкологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Местонахождения фауны. Для анализа нами были выбраны 10 западно-сибирских местонахождений грызунов, датированных второй половиной среднего плейстоцена (рис. 1), которые расположены в районах Предальтайской равнины, Среднего Приобья, Среднего и Нижнего Прииртышья. Данные по фауне местонахождений Солоновка, Петропавловское и частично Малиновка-4 были получены авторами данной работы [12]. Фаунистический состав местонахождений Калманка, Чембакчино, Бобровка-2, Кривошеино, Татарка, Новотроицкое и частично Малиновка-4 был взят из литературных источников [9–13]. Биостратиграфический, геохронологический (ЭПР, OSL и U/Th датировки) и другие методы датировали эти местонахождения второй половиной среднего плейстоцена по международной стратиграфической шкале или средним неоплейстоценом по общей стратиграфической шкале [9–25]. Все местонахождения являются аллювиальными. Для некоторых характерно частичное переотложение фауны из более древних слоев. При анали-

зе была использована только фауна “послеваткинского” возраста, т.е. таксоны, существовавшие во второй половине среднего плейстоцена и позднее. В соответствии со списками таксонов для местонахождений, включенных в данную работу, мы рассматриваем экологические характеристики для следующих представителей отряда Rodentia: *Lagurus lagurus*, *Lagurus* sp., *Lagurus* ex gr. *transiens*, *Eolagurus luteus*, *Alexandromys* (= *Microtus*) *oeconomus*, *Lasiopodomys* (= *Microtus*) *gregalis*, *Myospalax myospalax*, *Myospalax* cf. *myospalax*, *Myospalax* sp., *Myodes* (= *Clethrionomys*) *glareolus*, *Craseomys* (= *Clethrionomys*) *rufocanus*, *Myodes* (= *Clethrionomys*) *rutilus*, *Clethrionomys* sp., *Arvicola amphibius* (= *terrestris*), *Arvicola* aff. *terrestris*, *Arvicola kalmankensis*, *Arvicola* aff. *mosbachensis*, *Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis*, *Ellobius talpinus*, *Ellobius* sp., *Dicrostonyx* ex gr. *guillemi-henseli*, *Dicrostonyx* cf. *simplicior*, *Lemmus sibiricus*, *Lemmus* cf. *sibiricus*, *Microtus* ex gr. *middendorffi-hyperboreus*, *Allactaga major*, *Cricetus cricetus*, *Urocitellus* (= *Spermophilus*) *undulatus*. Экологическая характеристика для вымерших таксонов дана по экологическим предпочтениям современных таксонов соответствующей филетической линии. Если в литературе применялась открытая номенклатура, то таксон либо не учитывали из-за высокой вариативности экологической интерпретации (*Microtus* sp.), либо давали усредненную и наиболее вероятную интерпретацию (*Microtus* ex gr. *arvalis-agrestis*, *Microtus* ex gr. *middendorffi-hyperboreus*, *Lagurus* sp., *Myospalax* sp., *Clethrionomys* sp., *Ellobius* sp.).

Методы реконструкций условий среды по грызунам. При анализе материала были использованы и сопоставлены два подхода для реконструкций среды на основе ископаемых фаун млекопитающих. Биоклиматический анализ основывается на приуроченности современных ареалов грызунов к тем или иным климатическим зонам [26, 27]. Метод реконструкции почвенно-растительных условий, напротив, прослеживает связь полевков с определенными фитоценозами, которые могут располагаться в различных климатических зонах [8].

Биоклиматический дискриминантный анализ разработан профессором М. Фернандезом [26]. Метод реконструирует условия среды прошлого по фаунистическому составу ископаемого комплекса, учитывается степень специализации каждого вида по приуроченности их современных ареалов к тем или иным климатическим зонам и сопоставимым с ними зонобиотам. Посредством дискриминантных уравнений определяются первая и вторая наиболее вероятные климатические зоны для ископаемого сообщества.

Продолжением данной методики является реконструкция температурных параметров через множественный регрессионный анализ современных климатических условий, в которых оби-

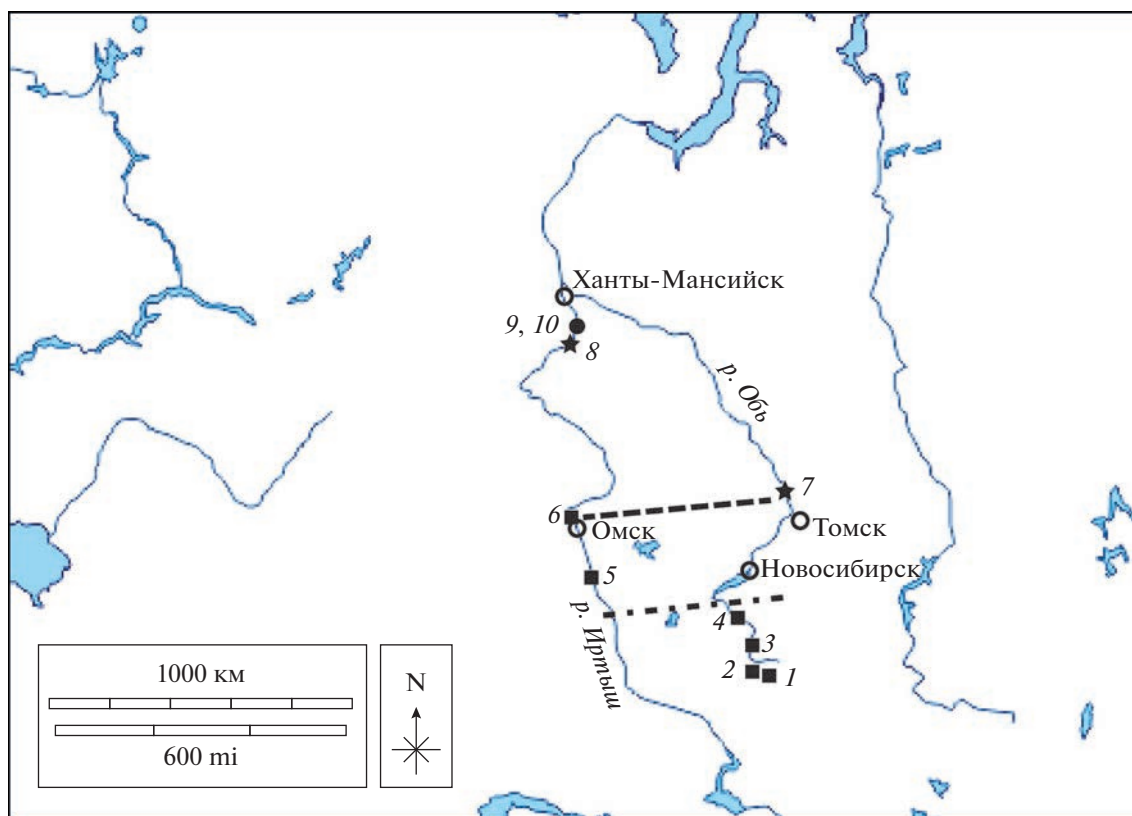


Рис. 1. Исследованные местонахождения грызунов на территории Западной Сибири: Солоновка (1), Петропавловское (2), Калманка (3), Малиновка-4 (4), Татарка (5), Новотроицкое-1 (6), Кривошеино (7), Горная Суббота (8), Бобровка-2 (9), Чембакчино (10); квадрат – аридная климатическая зона, реконструируемая для местонахождений 1–6; звездочка – умеренно холодная зона для местонахождений 7–8; круг – арктическая зона для местонахождений 9–10. Севернее пунктирной линии находятся местонахождения с доминированием грызунов, приуроченных к мезо- и гигрофитным фитоценозам, южнее – местонахождения с доминированием грызунов, приуроченных к ксеро- и мезофитным фитоценозам.

тают сообщества грызунов [27]. Авторами работы [27], в которой была представлена подобная био-климатическая модель для Палеарктики, также был разработан скрипт в среде программирования “R” для вычисления всех параметров. Все расчеты по данной методике были осуществлены нами посредством данного скрипта.

Иная методика реконструкции среды представлена в работе [8]. Согласно данной методике, предложенной Е.А. Марковой, Т.В. Струковой и А.В. Бородиным, почвенно-растительные условия реконструируются через приуроченность современных видов полевок к определенным фитоценозам с наибольшим вниманием к стадиям размножения и переживания неблагоприятных условий. Также учитываются трофическая специализация и условия норения. Авторы этого метода отмечают, что зональный принцип, на котором основан биоклиматический дискриминантный анализ, не может быть использован для реконструкций среды по остаткам мелких млекопитающих [8]. Приводится классификации экологических предпочтений полевок с выделением

4 экологических групп и подгрупп внутри них. В классификации присутствуют следующие группы полевок: виды травянистых сообществ, виды травяно-кустарничковых сообществ, виды растительных сообществ с развитым моховым покровом и виды растительных сообществ с участием древесных и (или) кустарниковых пород, с выраженными защитными свойствами нанорельефа. Помимо этого, можно выделить группы в зависимости от степени увлажнения фитоценозов. В этих группах полевки будут приурочены к ксерофитным, мезофитным и гигрофитным растительным сообществам, а также промежуточным между ними фитоценозам [8].

В оригинальной работе [8] разрешающая способность метода определяется в диапазоне существования современных таксонов на уровне позднего плейстоцена. Вторая половина среднего плейстоцена наиболее близкое к диапазону времени. Мы считаем, что применение данного подхода к местонахождениям этого времени позволяет оценить возможность расширения соответствующего диапазона. При анализе нами учитывались

Таблица 1. Реконструируемые биоклиматическим анализом [27] параметры для местонахождений Западной Сибири

Местонахождение	Cz1 (p1)	Cz2 (p2)	Tmax	Tmin	MAT	MTA
Чембакчино (10)	9 (0.991)	8 (0.009)	9.8	−21.7	−6.6	31.6
Бобровка-2 (9)	9 (0.999)	8 (<0.001)	9.8	−23.2	−7.2	33.1
Горная Суббота (8)	8 (0.893)	9 (0.107)	11.4	−20.9	−5.2	32.3
Кривошеино (7)	8 (0.991)	6 (0.009)	14.7	−19.7	−2.7	34.4
Новотроицкое-1 (6)	7 (0.999)	6 (<0.001)	16.9	−17.9	−0.5	34.9
Татарка (5)	7 (1)	6 (<0.001)	17.6	−16.0	0.8	33.6
Малиновка-4 (4)	7 (1)	6 (<0.001)	18.2	−17.5	0.6	35.7
Калманка (3)	7 (1)	6 (<0.001)	18.7	−15.6	1.7	34.4
Петропавловское (2)	7 (1)	8 (<0.001)	16.1	−24.2	−4.0	40.3
Солоновка (1)	7 (1)	6 (<0.001)	17.6	−18.1	−0.1	35.8

Примечание. Cz1 (Cz2) — первая (вторая) наиболее вероятная климатическая зона для местонахождения; p1 (p2) — значение вероятности реконструкции климатической зоны для местонахождения; Tmax — средняя температура в наиболее жаркий месяц; Tmin — средняя температура в наиболее холодный месяц; MAT (mean annual temperature) — среднегодовая температура; MTA (mean annual thermal amplitude) — средняя температурная амплитуда, рассчитываемая как разница между Tmin и Tmax; 6 — умеренная климатическая зона, 7 — аридная климатическая зона, 8 — умеренно холодная климатическая зона, 9 — арктическая климатическая зона.

остатки алтайского цокора (*Myospalax myospalax*). Хотя данный вид не относится к полевок и не приведен в оригинальной классификации, алтайские цокоры являются специализированными землероями и могут быть сопоставлены с обыкновенными слепушонками (*Ellobius talpinus*) по экологическим предпочтениям.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Посредством среды программирования “R” и скрипта, разработанного для биоклиматического метода [27], для всех 10 местонахождений были реконструированы наиболее вероятные климатические зоны и температурные параметры (табл. 1). Результаты показали зависимость реконструируемой климатической зоны от широтного расположения местонахождения. По ископаемым сообществам юга Западной Сибири с высокой долей вероятности реконструируется аридная климатическая зона. В более северных местонахождениях Нижнего Прииртышья и Среднего Приобья (Горная Суббота и Кривошеино) наиболее вероятна умеренно холодная климатическая зона. Следует отметить, что у местонахождения Горная Суббота наименьший среди всех проанализированных местонахождений коэффициент вероятности первой зоны и наибольший — для второй (арктическая зона). В самых северных из Прииртышских местонахождений (Чембакчино и Бобровка-2) реконструируется арктическая климатическая зона.

Температурные параметры, полученные в ходе расчетов, также показывают взаимосвязь с географическим положением местонахождения. В частности, реконструируемая среднегодовая температура увеличивается по направлению с севера

на юг (см. табл. 1). Исключение составляют южные местонахождения Петропавловское и Солоновка, расположенные в предгорной части Алтая. В обоих местонахождениях среднегодовая температура реконструируется меньше, чем в более северных местонахождениях Калманка и Малиновка-4, приуроченных к Предалтайской равнине.

Реконструкция почвенно-растительных условий по фауне из 10 местонахождений показала постепенное увлажнение фитоценозов по направлению с юга на север. Если на юге Западной Сибири в ископаемых комплексах (Солоновка, Петропавловское, Малиновка-4, Калманка) преобладают виды, приуроченные к ксерофитным и ксеро-мезофитным фитоценозам, то в северных местонахождениях (Чембакчино, Новотроицкое-1, Бобровка, Горная Суббота, Кривошеино) виды, приуроченные к мезофитным, мезогигрофитным и гигрофитным сообществам (рис. 2). В местонахождении Татарка, находящемся между двумя группами местонахождений, реконструируется почти равное распределение экологических групп. В наиболее северном из изученных местонахождений — Чембакчино, виды, приуроченные к ксерофитным и ксеро-мезофитным фитоценозам, занимают наименьшую долю.

Во всех местонахождениях среди грызунов преобладают виды, приуроченные к травянистым растительным сообществам. Важным отличием местонахождений Предалтайской равнины является наличие остатков таких специализированных видов землероев, как алтайский цокор (*Myospalax myospalax*) и обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*). Данные виды не встречаются в Прииртышских местонахождениях [10]. При этом в группе северных местонахождений при-

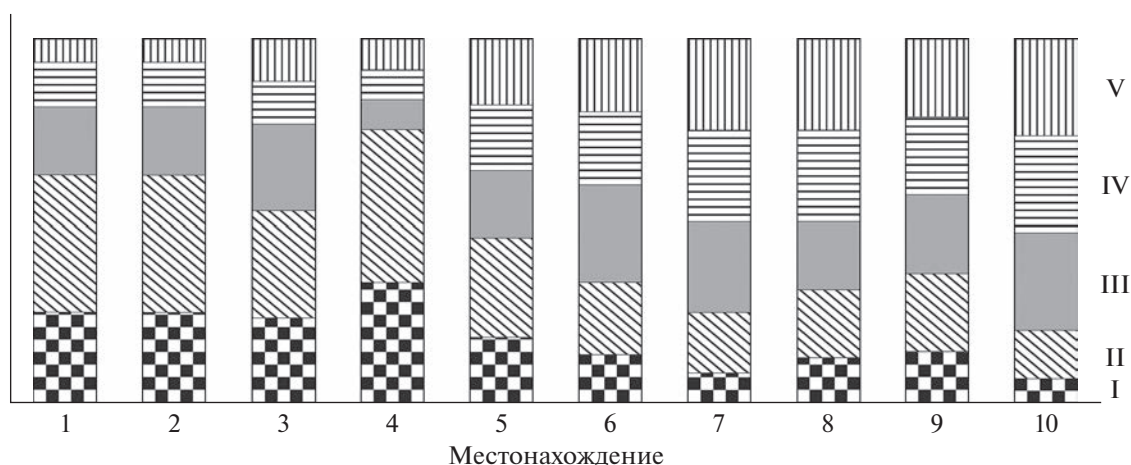


Рис. 2. Соотношение экологических групп полевок в местонахождениях второй половины среднего плейстоцена Западной Сибири: I–V – экологические группы по [8]: I – виды, приуроченные к ксерофитным растительным сообществам, II – мезоксерофитным, III – мезофитным, IV – мезогигрофитным, V – гигрофитным.

сутствуют остатки сибирского лемминга – вида-брюфага, которому необходим развитый моховой покров [8]. В опубликованных палеонтологических коллекциях из местонахождения Татарка отсутствуют остатки как цокоров и слепушонок, так и сибирских леммингов [9, 10], что хорошо согласуется с его промежуточным положением между северными и южными местонахождениями. Исключением является местонахождение Среднего Приобья – Ургам, которое содержит остатки цокоров и сибирских леммингов [10]. К сожалению, отсутствие геохронологических датировок не позволяет достоверно установить верхнюю стратиграфическую границу для данного местонахождения и использовать его при анализе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Реконструируемые биоклиматическим методом зоны для исследуемых местонаждений демонстрируют схожую широтную последовательность с современной последовательностью, при этом границы климатических зон смещаются. Так, аридная климатическая зона (степной – пустынный зонобиом) прослеживается до Среднего Прииртышья (Новотроицкое-1). Далее по направлению на север реконструируется незначительная по протяженности зона умеренно холодного климата (Горная Суббота, Кривошеино) до Нижнего Прииртышья, где уже начинается арктическая зона (Чембакчино, Бобровка-2). Данные границы отличаются от современных границ этих зон, где умеренно холодная зона (таежный зонобиом) простирается на более обширной территории, а арктическая зона присутствует лишь на Крайнем Севере Евразии.

Температурные параметры, реконструируемые для местонаждений, имеют более низкие

значения, чем современные температуры с соответствующих территорий (см. табл. 1). По фауне из местонаждений Чембакчино, Бобровка-2 и Горная Суббота реконструируемая среднегодовая температура составляет -6.6 , -7.2 и -5.2°C соответственно. Современные климатические данные за последние 30 лет из базы данных Meteostat выше реконструируемых в среднем на $5\text{--}7^{\circ}\text{C}$ для Нижнего Прииртышья.

Для местонаждений Предалтайской равнины характерна большая вариативность температурных параметров. Для равнинных местонаждений среднегодовая температура колеблется в диапазоне от 0.6 до 1.7°C , для предгорных – от -0.1 до -4°C . Для современного климата этой территории не свойственны такие температурные колебания. Разность реконструируемых температур может быть объяснена поступлением материала из горных районов с более низкими температурами, неполнотой фаунистического состава равнинных местонаждений и разным временем их формирования. Возможно, это также является подтверждением неправомерности реконструкции температурных условий по грызунам, что ранее обосновывалось другими исследователями [8]. В пользу этого говорит несоответствие данных по растительности и моллюскам из местонаждений Нижнего Прииртышья, которые реконструируют более теплые обстановки [11], чем показывают данные по фауне млекопитающих.

Метод реконструкции почвенно-растительных условий выявил преобладание ксерофитных и ксеро-мезофитных растительных сообществ на территории Предалтайской равнины (см. рис. 2). Для этих местонаждений характерно преобладание видов, приуроченных к травянистым фитоценозам, что позволяет реконструировать наличие открытых ландшафтов. Такая интерпретация

согласуется с палинологическими данными [15] и не противоречит результатам биоклиматического анализа. Характерным свойством ископаемых комплексов этого региона является наличие специализированных видов-землероев, ведущих преимущественно подземный образ жизни. Таким видам нужна развитая подземная фитомасса, чтобы обеспечить их кормом [8]. При этом данные виды будут избегать регионов с повышенной влажностью или пониженной температурой, что должно затруднить для них рытье нор.

В северных местонахождениях, напротив, встречаются остатки сибирских леммингов, которые могут служить индикаторами наличия развитых моховых покровов, что должно соответствовать большей степени увлажнения. То, что сибирские лемминги и слепушонки с цокорами преимущественно не встречаются совместно в местонахождениях второй половины среднего плейстоцена, позволяет использовать эти виды как хороший палеоэкологический маркер. В исследовании по дисгармоничным фаунам плейстоцена Британии [4] было отмечено, что экстремальные температурные значения по холоду разделяют виды сильнее, чем по теплу. С этой точки зрения наличие или отсутствие данных видов можно интерпретировать как показатель сравнительно низких температур.

Отсутствие этих видов в пограничном местонахождении Татарка можно интерпретировать как существование некоего экотона между ареалами видов-землероев и сибирского лемминга. Поэтому их проникновение в Среднее Прииртышье было ограниченным. Свидетельством существования подобного экотона в Среднем Приобье можно считать местонахождение Уртам, где встречаются остатки цокоров и леммингов [10]. Однако отсутствие геохронологических датировок не позволяет достоверно отнести данное местонахождение ко второй половине среднего плейстоцена и использовать его при анализе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты применения разных подходов для реконструкции условий среды во второй половине среднего плейстоцена хорошо согласуются между собой в южной части Западной Сибири (Предалтайская равнина). Данные, полученные с помощью биоклиматического анализа, можно интерпретировать как существование аридной климатической зоны в этом регионе. Для нее будет характерно наличие ксерофитных и ксеро-мезофитных травянистых растительных сообществ, что и реконструирует второй подход. Не противоречат этому и палинологические данные [15]. Видимо, степи и полупустыни, свойственные современной территории Казахстана, простирались значительно севернее и могли доходить до Среднего Прииртышья, что уже отмечали другие ис-

следователи [7, 9, 10]. Биоклиматический анализ позволил дать качественную оценку этому предположению, выраженную в числовых параметрах наиболее вероятных зон для местонахождений.

Для более северных ископаемых сообществ грызунов оценка условий среды расходится. Биоклиматический анализ реконструирует арктический (тундровый) климат для Нижнего Прииртышья. Такая интерпретация согласуется с реконструкциями, полученными ранее по этим фаунам [10], но противоречит данным по моллюскам и растительности [11]. Хотя биоклиматический метод показал наличие природной зональности, он не смог снять связанные с этим противоречия. С другой стороны, реконструкция почвенно-растительных условий по грызунам демонстрирует преобладание мезофитных, мезогигрофитных и гигрофитных травянистых растительных сообществ. Возможной интерпретацией этих данных является наличие увлажненных, открытых ландшафтов, что менее противоречиво с точки зрения других групп флоры и фауны, так как не предполагает обязательное наличие низких температур.

Оба подхода выявили широтную зональность для второй половины среднего плейстоцена на территории Западной Сибири. Границы выявленных климатических/ландшафтных зон не совпадают с современными. В обоих случаях интерпретации имеют свою логику, что позволяет считать правомерным использование этих подходов. Однако противоречие реконструкции условий среды по биоклиматическому методу с интерпретациями по другим группам биоты вызывает определенные вопросы. Возможно, адаптация метода под регион с большим количеством данных по ареалам видов и их климатической приуроченности решит эту проблему. На данный момент более достоверной для Западной Сибири видится реконструкция среды по экологической приуроченности грызунов к фитоценозам.

В качестве индикаторных видов аридной зоны могут выступать специализированные землерои: алтайский цокор и обыкновенная слепушонка. Наличие их остатков в Предалтайских местонахождениях согласуется с реконструкцией аридных условий для данной территории во второй половине среднего плейстоцена. Отсутствие остатков в более северных местонахождениях среднего плейстоцена также не противоречит результатам по обоим методикам, которые показывают либо более увлажненные, либо более низкотемпературные условия. Показательно, что эти виды в исследованных местонахождениях не встречаются совместно с сибирским леммингом, который является специализированным бриофагом [8, 10]. Таким образом, остатки алтайского цокора, обыкновенной слепушонки и сибирского лем-

минга могут быть использованы как маркёры аридных или увлажненных обстановок.

Сбор материала осуществлен в рамках государственного задания ИГМ СО РАН. Анализ данных выполнен в рамках гранта Президента РФ МК-74.2021.1.5.

Авторы выражают благодарность Е.А. Марковой и Мануэлю Фернандезу-Эрнандезу за консультации в методической части и ценные замечания. Также хотим выразить благодарность Б.Б. Илюшину за помощь при работе со средой программирования “R”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Van Kolfschoten Th.* On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe // *Acta Zoologica Cracoviensia*. 1995. V. 38. P. 73–84.
2. *Круковер А.А.* Реконструкция природных условий Казанцевского межледникового на юге Западной Сибири по микротериологическим данным // *Геология и геофизика*. 1999. Т. 40. № 10. С. 1425–1433.
3. *Зыкина В.С., Зыкин В.С.* Лессово-почвенная последовательность и эволюция природной среды и климата Западной Сибири в плейстоцене. Новосибирск: Академическое изд-во “Гео”, 2012. 477 с.
4. *Polly P.D., Eronen J.T.* Mammal associations in the Pleistocene of Britain: implications of ecological niche modelling and a method for reconstructing palaeoclimate // *Developments in Quaternary Science*. 2011. V. 14. P. 279–304.
5. *Lawing A.M., Polly P.D.* Pleistocene climate, phylogeny, and climate envelope models: An integrative approach to better understand species’ response to climate change // *PLoS ONE*. 2011. V. 6(12): e28554. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028554>
6. *Hernández Fernández M., Peláez-Campomanes P.* The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations // *Global Ecology and Biogeography*. 2003. V. 12. P. 507–517. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00057.x>
7. *Бородин А.В.* Полевки (Arvicolinae, Rodentia) Урала и Западной Сибири (эоплейстоцен–современность): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2012. 40 с.
8. *Маркова Е.А., Струкова Т.В., Бородин А.В.* Полевки (Arvicolinae, Rodentia) как объект палеоэкологических исследований: классификация видов центральной части Северной Евразии по экологическим предпочтениям современных форм // *Зоолог. журн.* 2017. Т. 96. Вып. 10. С. 1254–1266. [*Markova E.A., Strukova T.V., Borodin A.V.* Arvicolines (Arvicolinae, Rodentia) as paleoenvironmental proxies: Classification of species inhabiting the central part of Northern Eurasia based on environmental preferences of their modern representatives // *Biology Bulletin*. 2018. V. 45. № 7. P. 156–166.] <https://doi.org/10.7868/S0044513417080104>
9. *Зажигин В.С.* Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 156 с.
10. *Круковер А.А.* Четвертичные микротериофауны приледниковой и внеледниковой зон Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Новосибирск, 1992. 28 с.
11. *Косинцев П.А., Бобковская Н.Е., Бородин А.В.* и др. Трогонтериевый слон Нижнего Иртыша. Екатеринбург: Изд-во “Волот”, 2004. 244 с.
12. *Голованов С.Е.* Реконструкция палеоландшафтов среднего плейстоцена Предалтайской равнины методом биоклиматического дискриминантного анализа мелких млекопитающих // *Материалы XX юбилейной научной конференции (с международным участием) молодых географов Сибири и Дальнего Востока (Иркутск, 24–29 мая 2021 г.)*, Иркутск, 2021. С. 41–43.
13. *Тесаков А.С.* Эволюция фаун мелких млекопитающих и континентальная биостратиграфия позднего кайнозоя юга Восточной Европы и Западной Азии: Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. М., 2021. 167 с.
14. *Шпанский А.В.* Четвертичные крупные млекопитающие Западно-Сибирской равнины: условия обитания и стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. Томск, 2018. 45 с.
15. *Зыкин В.С., Зыкина В.С., Смолянинова Л.Г.* и др. Новые данные по стратиграфии четвертичных отложений предгорий Северо-Западного Алтая (долина реки Песчаной) // *Археология, этнография и антропология Евразии*. 2017. Т. 45. № 3. С. 3–16.
16. *Вольвах Н.Е.* Люминесцентная геохронология лёссово-почвенной последовательности неоплейстоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. Новосибирск, 2022. 26 с.
17. *Зыкина В.С., Вольвах А.О., Зыкин В.С., Вольвах Н.Е.* Особенности строения верхнеплейстоценовой лёссово-почвенной последовательности Колыванского увала Предалтайской равнины // *Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири*. 2018. № 3. С. 54–64.
18. *Архипов С.А., Липке Г.* Результаты ЭПР-датирования раковин *Corbicula tibetensis* из четвертичных отложений Западной Сибири // *Новые данные по геохронологии четвертичного периода*. М.: Наука, 1987. С. 229–235.
19. *Маликов Д.Г., Голованов С.Е.* Морфология первого нижнекоренного зуба *Microtus gregalis* (Rodentia, Arvicolinae) из среднего неоплейстоцена Предалтайской равнины // *Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири*. 2021. № 10с (спецвыпуск). С. 85–90.
20. *Истомин В.Е., Паньчев В.А., Шипицын Ю.Г.* ЭПР-датирование пресноводных раковин *Corbicula tibetensis* из четвертичных отложений Западной Сибири. Новосибирск: ИГИГ, 1988. 8 с.
21. *Максимов Ф.Е., Лаухин С.А., Арсланов Х.А.* и др. Уран-ториевый возраст и условия формирования межледниковых отложений среднего неоплейсто-

- цена на Средней Оби // Вестник СПбГУ. Санкт-Петербург, 2010. Сер. 7, вып. 3. С.103–114.
22. Лаухин С.А. Первые U/Th-даты континентальных отложений верхнего плейстоцена Сибири и их значение для стратиграфии и геохронологии // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2008. № 9. С. 167–182.
23. Волкова В.С. Четвертичные отложения низовьев Иртыша и их биостратиграфическая характеристика. Новосибирск: Наука, 1966. 174 с.
24. Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.
25. Волкова В.С., Архипов С.А., Бабушкин А.Е. и др. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кайнозой Западной Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во “Гео”, 2002. 246 с.
26. Hernández Fernández M. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas // Global Ecol Biogeogr, 2001. V. 10. P. 189–204.
27. Royer A., García Yelo A.B., Laffont R., Hernández Fernández M. New bioclimatic models for the quaternary palaeartic based on insectivore and rodent communities // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2020. V. 560. P. 110040. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110040>

УДК 574.5

ВЛИЯНИЕ ГИПОМАГНИТНЫХ УСЛОВИЙ И ИЗМЕНЕНИЯ СОЛЕННОСТИ ВОДЫ НА ПРОДУКЦИОННЫЕ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ *DAPHNIA MAGNA* STRAUS

© 2023 г. А. А. Сизова^а, *, Д. А. Сизов^а, В. В. Крылов^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152743 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок

*e-mail: batrakova_a@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2022 г.

После доработки 15.12.2022 г.

Принята к публикации 09.01.2023 г.

Изучено совместное и раздельное влияние различной солености воды (0,5, 1,5 и 3 г/л) и гипомангнитных условий на пресноводных ракообразных *Daphnia magna*. Снижение индукции магнитного поля приводило к значимому уменьшению размеров самок и периода между выводками, увеличению количества производимого потомства и длины тела потомков в первом выводке с последующим уменьшением количества производимого потомства с четвертого по шестой выводки. Увеличение солености воды в меньшей степени сказалось на исследуемых показателях. В воде соленостью 3 г/л первое потомство появилось позже, чем в других группах, и было более многочисленным. Замечен тренд к росту длины хвостовой иглы с повышением солености. Взаимодействие факторов оказывало влияние на сроки появления первого выводка и размеры рачков-производителей. Обсуждаются причины и возможные механизмы возникновения описанных эффектов.

Ключевые слова: *Daphnia magna*, гипомангнитные условия, геомагнитное поле, соленость, глобальные климатические изменения

DOI: 10.31857/S0367059723030071, **EDN:** FOODCI

В последние годы проявления глобальных климатических изменений становятся заметнее. Трансформация параметров окружающей среды сказывается на живых организмах, вызывая изменение ареалов видов, смену стратегий популяций, усиление конкуренции [1–3]. Для человека итогом этих процессов могут стать существенные изменения в структуре и продуктивности биологических ресурсов [4, 5]. Несмотря на вероятностный характер долгосрочных прогнозов, необходимо сегодня оценить влияние возможных изменений климата на биоту.

В числе общих последствий глобальных климатических трансформаций для пресноводных экосистем указывают повышение солености за счет увеличения испарения с поверхности водных масс при недостатке поступления пресной воды [2, 3]. Кроме того, существенный вклад в засоление пресных вод вносит деятельность человека: сельское хозяйство, добыча полезных ископаемых, применение антиобледенителей на дорогах и т.п. [6]. Повышение солености водной среды может существенно сказаться на жизнедеятельности и размножении гидробионтов [7, 8].

В геологической истории нашей планеты неоднократно происходил процесс инверсии геомагнитных полюсов, что подтверждается различиями в намагниченности образцов вулканических пород, датированных разным временем [9, 10]. Поскольку такие инверсии случались нерегулярно [11], существует вероятность, что регистрируемое в последние годы ускорение движения магнитных полюсов по коридорам инверсии может быть начальной стадией этого процесса [12]. В геологической истории инверсии геомагнитных полюсов сопровождалась снижением напряженности магнитного поля Земли [10]. Такие гипомангнитные условия оказывают влияние на живые организмы [13], включая гидробионтов [14–16].

Существует вероятность того, что глобальные климатические изменения совпадут с процессом инверсии магнитных полюсов Земли. Однако в научной литературе нам не удалось найти публикаций об изучении влияния снижения напряженности геомагнитного поля и факторов, сопровождающих глобальные климатические изменения, на животных. Одним из наиболее удобных гидробиологических объектов для таких исследований является рачок *Daphnia magna* Straus — важ-

ное звено в трофической цепи пресноводных экосистем [17]. Дафнии быстро размножаются, неприхотливы при культивировании. *D. magna* — эвригалийный вид ветвистоусых ракообразных [18, 19]. Известно [18, 20], что популяции этого пресноводного вида могут существовать при солености 4‰. В литературе имеются сведения о раздельном влиянии солености [21–23] и гипомангнитных условий [16] на *D. magna*.

Цель настоящей работы — изучить влияние раздельного и совместного действия гипомангнитных условий и разной солености водной среды на морфометрические и продукционные показатели *D. magna*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследований была использована лабораторная культура *D. magna*, предоставленная биологическим факультетом Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова и изначально выделенная из пресноводной популяции. Рачки содержались в лаборатории популяционной биологии и генетики ИБВВ РАН на протяжении 3 лет в пресной воде. Условия культивирования дафний соответствовали стандартным [24]. Рачков содержали при температуре 21°C и фотопериоде 16 ч день/8 ч ночь в аэрированной жесткой воде, соответствующей водной среде в протоколах ASTM [25]. Электропроводность воды составляла 460 См, рН 7.97, содержание кислорода 7.71 мг/л. Воду меняли два раза в неделю. Дафний ежедневно кормили суспензией клеток *Chlorella vulgaris* Beijerinck ($3\text{--}3.5 \times 10^5$ клеток/мл). Водоросли культивировали в среде Тамия и концентрировали при помощи центрифуги (K23D; MLW, Лейпциг, Германия).

В опытах использовали воду соленостью 0.5, 1.5 и 3 г/л. Первое значение соответствует солености, встречающейся в настоящее время в водоемах Ярославской области [26, 27], второе и третье моделируют вероятное увеличение этого показателя в связи с климатическими изменениями [28]. Солености 1.5 и 3 мг/л достигали путем растворения NaCl в культивационной воде. Контроль этих значений производили ежедневно путем измерения электропроводности (AP-2, НМ Digital, Южная Корея) и перевода данного показателя в соленость с учетом количества растворенных ионов. При смене воды всегда готовили новые растворы солей, а контрольные замеры проводили до и после смены.

В опытах использовали геомагнитное поле (51.7 ± 0.2 мкТл) и гипомангнитные условия (0 ± 0.5 мкТл). Первое условие соответствует норме в месте проведения экспериментов, второе моделирует изменения в процессе инверсии магнит-

ных полюсов Земли. Для создания гипомангнитных условий использовали три пары взаимно ортогональных колец Гельмгольца (диаметр 0.5 м), имеющие одинаковые геометрические размеры и общий центр, и три источника постоянного тока (АКИП-1103, Manson Engineering Industrial Ltd., Китай). На обмотку каждой пары колец Гельмгольца подавали ток такой силы, чтобы генерируемое магнитное поле было равным по силе и противоположно направленным каждой из трех компонент геомагнитного поля. При этом в центре системы колец Гельмгольца генерируемое постоянное магнитное поле компенсировало геомагнитное поле за счет суперпозиции. Контроль параметров магнитного поля внутри системы колец Гельмгольца, а также измерение параметров геомагнитного поля проводили ежедневно с помощью трехкомпонентного магнитометра НВ0302А (НПО ЭНТ, Санкт-Петербург).

Опыты проводили в полипропиленовых емкостях объемом 50 мл, содержащих 40 мл среды. Из синхронизированной культуры *D. magna* (потомки F2 одной особи) случайным образом отбирали 120 новорожденных особей не старше 24 ч. Рачков помещали в емкости с водой разной солености — по одной особи в каждую емкость. Одну часть дафний размещали в центре системы колец Гельмгольца, где генерировались гипомангнитные условия, другая оставалась в геомагнитном поле. Таким образом получили 6 экспериментальных групп по 20 рачков в каждой: 1) геомагнитное поле, соленость 0.5 г/л; 2) геомагнитное поле, соленость 1.5 г/л; 3) геомагнитное поле, соленость 3 г/л; 4) гипомангнитные условия, соленость 0.5 г/л; 5) гипомангнитные условия, соленость 1.5 г/л; 6) гипомангнитные условия, соленость 3 г/л.

Экспозиция дафний в исследуемых условиях продолжалась в течение 29 дней. Регистрировали день появления первого выводка, количество производимого потомства в первом выводке, количество производимого потомства в первых пяти выводках, число мертворожденных потомков в выводках, период между выводками, длину тела потомков в первом выводке, смертность родительских особей, а также длину тела, ширину карапакса и длину хвостовой иглы производителей к моменту окончания эксперимента.

Для определения морфометрических показателей рачки были сфотографированы при увеличении $\times 30$ с помощью бинокулярного микроскопа МБС-8 и окуляр-камеры DCM-500 (Hangzhou Huaxin IC Technology, Hangzhou, China). Затем на фотографиях с использованием программы Image-Pro Plus (Media Cybernetics, Rockville, MD, USA) были определены морфометрические показатели путем соотношения числа пикселей, соответствующих промеру, с заданным эталонным размером.

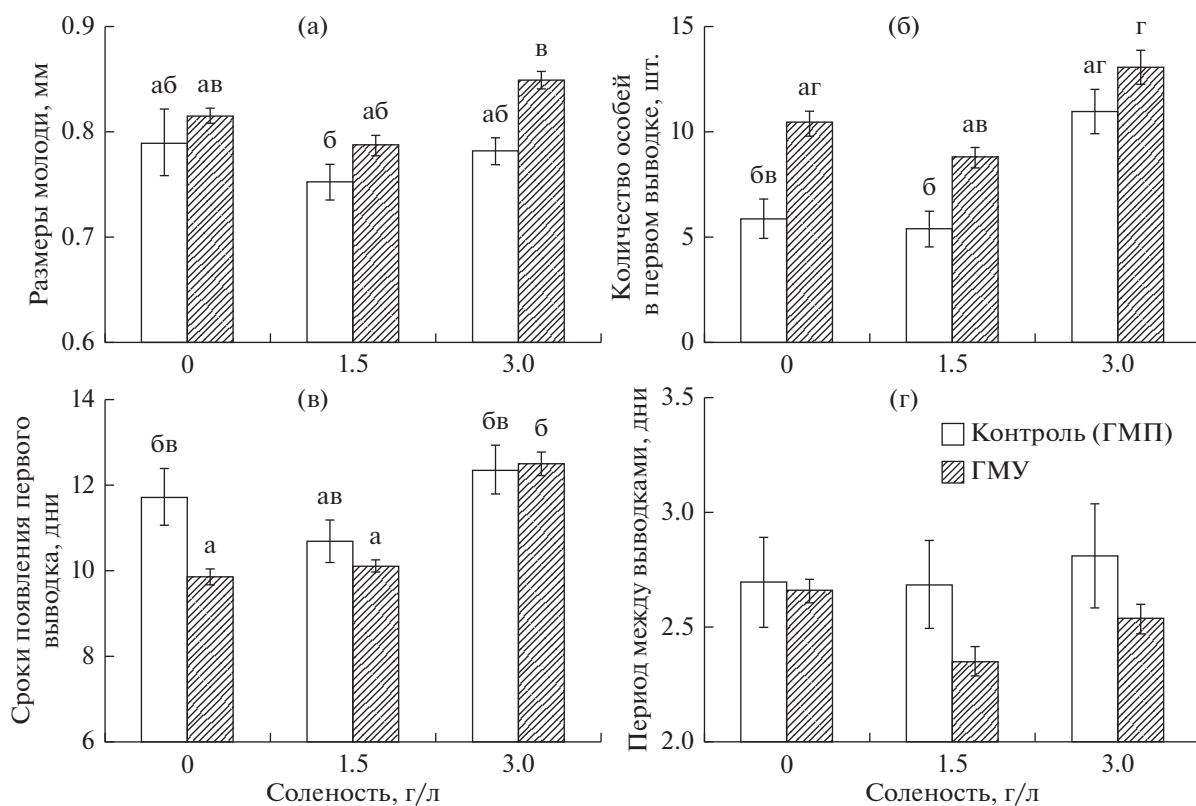


Рис. 1. Влияние магнитных условий и солености на продукционные показатели *D. magna*: а – размеры молоди, б – количество особей в первом выводке, в – сроки появления первого потомства, г – период между выводками. Приведены средние значения, планки погрешностей соответствуют стандартной ошибке. Значимые различия между группами (тест Тьюки, $p < 0.05$) обозначены разными буквами.

Полученные данные имели нормальное распределение, поэтому для анализа использовали двухфакторный дисперсионный анализ. Различия между средними значениями оценивали при помощи апостериорного критерия Тьюки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Смертность дафний до окончания эксперимента составила 2.5% в группах рачков, находившихся в геомагнитном поле. Этот показатель не превышал предел случайного варьирования для контрольных условий при проведении токсикологических исследований [24]. В остальных вариантах выживаемость дафний составила 100%.

Если говорить о первом потомстве, то дисперсионный анализ показал значимое влияние магнитных условий на размеры молоди ($F[1,111] = 19.852$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.15$) и количество особей в первом выводке ($F[1,112] = 26.38$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.19$). Эти эффекты были связаны с увеличением размеров молоди и количества особей в первом выводке у содержавшихся в гипوماгнитных условиях дафний в сравнении с самками, экспонированными в контрольных условиях (рис. 1а, 1б). Фактор соле-

ности также оказывал влияние на эти показатели: $F[2,111] = 5.32$, $p < 0.01$; $\eta^2 = 0.09$ – для размеров молоди; $F[2,112] = 21.42$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.28$ – для количества особей в первом выводке. Здесь основную роль сыграло увеличение данных характеристик при содержании рачков в воде соленостью 3 г/л. Взаимодействие факторов не оказывало влияния на размеры молоди и количество особей в первом выводке.

Сроки появления первого выводка зависели от солености водной среды ($F[2,112] = 12.25$, $p < 0.001$, $\eta^2 = 0.18$). В меньшей степени на этот показатель влияли магнитные условия ($F[1,112] = 5.24$, $p < 0.05$, $\eta^2 = 0.04$) и взаимодействие факторов ($F[2,112] = 3.17$, $p < 0.05$, $\eta^2 = 0.05$). Средние значения показателя в исследованных группах рачков представлены на рис. 1в.

Дисперсионный анализ показал значимое влияние магнитных условий на период между выводками ($F[1,110] = 6.54$, $p < 0.05$, $\eta^2 = 0.06$), что было связано с увеличением этого показателя у дафний в геомагнитном поле в сравнении с рачками, содержавшимися в гипوماгнитных условиях (рис. 1г).

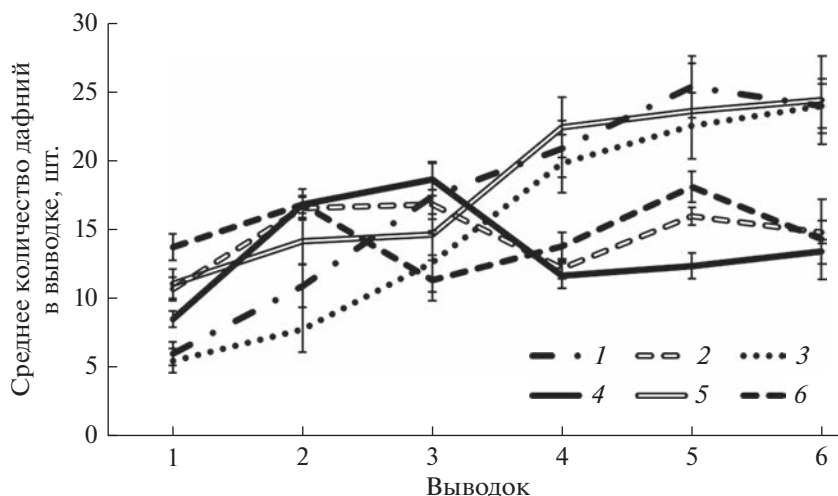


Рис. 2. Динамика изменения количества потомков в выводках *D. magna*: 1 — ГМП, соленость 0.5 г/л; 2 — ГМП, соленость 1.5 г/л; 3 — ГМП, соленость 3 г/л; 4 — ГМУ, соленость 0.5 г/л; 5 — ГМУ, соленость 1.5 г/л; 6 — ГМУ, соленость 3 г/л. Приведены средние значения, планки погрешностей соответствуют стандартной ошибке.

Динамика изменения количества потомков в выводках представлена на рис. 2. Заметны менее обильные по сравнению с другими группами первые выводки у дафний, развивавшихся в среде солёностью 0.5 и 1.5 г/л в геомагнитном поле. Впоследствии, начиная с 4-го выводка, заметно разделение на 2 группы: дафнии, содержащиеся в геомагнитном поле при любой солёности, производили больше молоди, тогда как объёмы выводков у рачков, находившихся в гипомангнитных условиях, были заметно меньше.

Дисперсионный анализ выявил значимое преимущественное влияние магнитных условий на ширину карапакса и длину тела самок на момент окончания эксперимента ($F[1,110] = 14.35, p < 0.001, \eta^2 = 0.12$ и $F[1,110] = 8.21, p < 0.01, \eta^2 = 0.07$ соответственно). Эти эффекты были обусловлены снижением размерных показателей дафний в гипомангнитных условиях (рис. 3а, 3б). В меньшей степени на размеры самок влияло взаимодействие факторов магнитных условий и солёности ($F[2,110] = 4.5540, p < 0.01, \eta^2 = 0.08$). Описанный эффект был вызван тем, что средние значения показателя у дафний, содержащихся в геомагнитном поле при максимальном уровне солёности, были существенно и значимо выше, чем у самок, экспонированных в гипомангнитных условиях при той же солёности (рис. 3а, 3б).

Напротив, на длину хвостовой иглы, солёность ($F[2,108] = 8.12, p < 0.001, \eta^2 = 0.13$) оказывала большее воздействие, чем магнитные условия ($F[1,108] = 5.04, p < 0.05, \eta^2 = 0.04$). Первый эффект обусловлен трендом к увеличению этого показателя с ростом концентрации соли в воде, второй — с незначительным увеличением длины хвостовой иглы в гипомангнитных условиях (рис. 3в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные факторы значимо влияли на продукционные и морфометрические показатели *D. magna*. Можно выделить группу эффектов, вызванных изменением магнитных условий, к которым относятся снижение длины тела, ширины карапакса и незначительное увеличение длины хвостовой иглы у родительских особей, сокращение сроков появления первого выводка, увеличение размеров молоди и количества особей в первом выводке, которое впоследствии сменялось снижением количества потомства, производимого в 4–6-м выводках, при содержании дафний в гипомангнитных условиях.

Эти эффекты соотносятся с полученными ранее данными. В частности, сокращение количества производимого потомства во 2-, 4- и 5-м выводках и снижение размеров родительских особей были описаны при длительном пожизненном содержании *D. magna* в гипомангнитных условиях [16]. Снижение репродуктивного потенциала и размеров производителей при ослаблении индукции геомагнитного поля регистрировали для других видов беспозвоночных: темной цикадки *Laodelphax striatellus* и бурой рисовой цикадки *Nilaparvata lugens* [29]. Имеются сведения о нарушениях раннего развития позвоночных животных в гипомангнитных условиях [30, 31]. Описанные биологические эффекты ослабления индукции геомагнитного поля, по-видимому, имеют общебиологический характер.

Солёность повлияла на меньший набор исследуемых показателей в основном за счет эффектов, связанных с экспонированием рачков в воде с солесодержанием 3 г/л. При этом рост количества производимого потомства в первом выводке при

увеличении сроков появления первого потомства в группах рачков, содержащихся в воде с максимальной соленостью, может быть связано с резорбцией яичников или яиц у некоторых особей. Следующая, более многочисленная генерация потомков у таких особей, формально соответствующая первому выводку, появляется позднее, что приводит к изменениям, наблюдавшимся при экспонировании рачков в воде с солесодержанием 3 г/л. Следует отметить, что *D. magna* — довольно толерантный к изменению солености вид ветвистоусых ракообразных [18, 19]. В экспериментах других исследователей [32–34] соленость порядка 3–4‰ легко переносилась этими животными и также приводила к увеличению размеров тела и репродуктивной функции [35].

Таким образом, различия между группами рачков, развивавшимися в гипомангнитных условиях и геомагнитном поле при солености 3 г/л, можно рассматривать как аддитивные эффекты. Был выявлен эффект увеличения длины хвостовой иглы *D. magna* с повышением солености. В литературе встречаются упоминания об изменении этого признака в ответ на присутствие хищников [36]. В работах, посвященных исследованиям влияния различной солености на дафний, мы не смогли найти упоминаний о подобных эффектах, так как этот морфологический признак учитывается довольно редко. Известно, что длинная хвостовая игла позволяет дафниям медленнее спускаться на дно. Таким животным достаточно более низкая частота биений антенн для противодействия погружению по сравнению с дафниями, имеющими короткую хвостовую иглу [37, 38]. Увеличение хвостовой иглы с ростом солености в наших экспериментах можно рассматривать как адаптивное преобразование для снижения энергетических затрат.

Процессы осморегуляции у пресноводных гидробионтов в ответ на увеличение солености среды хорошо описаны [39]. Возможные механизмы воздействия слабых магнитных полей на организмы в настоящее время представлены несколькими гипотезами [40]. Наиболее часто в литературе обсуждается возможное влияние магнитных полей на ферромагнитные наночастицы в живых тканях [41], на синглет-триплетные переходы в бирадикальных биохимических реакциях [42], на динамику магнитных моментов парамагнитных ионов, протонов и других магнитных ядер [43]. Предполагается, что существенное ослабление геомагнитного поля, которое является ключевым элементом общего магнитного фона, влияет на множество обладающих магнитным моментом частиц в тканях, вызывая биологические эффекты на более высоких уровнях организации [40].

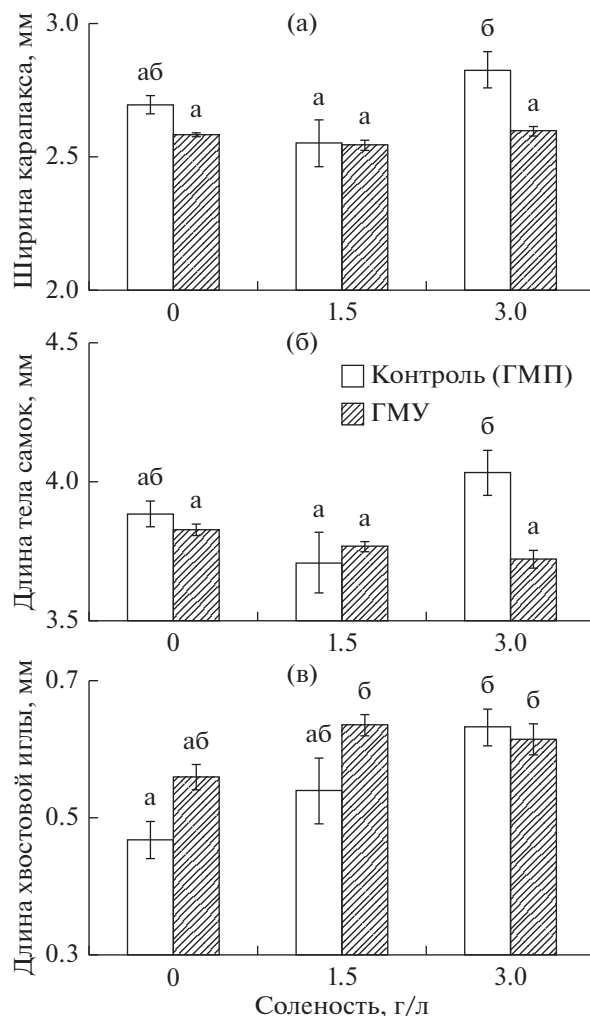


Рис. 3. Влияние магнитных условий и солености на морфометрические показатели *D. magna*: а — ширина карапакса, б — длина тела самок, в — длина хвостовой иглы самок. Приведены средние значения, планки погрешностей соответствуют стандартной ошибке. Значимые различия между группами (тест Тьюки, $p < 0.05$) обозначены разными буквами.

Обнаруженные нами эффекты задержки отрождения первого потомства, снижения количества потомков, производимых в 4–6-м выводках, и размеров рачков-производителей — это неспецифические реакции дафний на неблагоприятные внешние воздействия. Ранее такие эффекты регистрировали у рачков в ответ на присутствие токсикантов, изменение температуры среды, фотопериода, доступности пищи и т. д. [44–48]. Отклонение факторов от оптимума ведет к затратам дополнительных ресурсов и энергии, что приводит к замедлению темпов роста рачков и снижению репродуктивного потенциала. Следует отметить, что результаты описанного эксперимента получены с использованием пресноводной популяции дафний. Вероятно, *D. magna* из солонова-

тых вод могут иначе ответить на исследованные воздействия. Проверка этой гипотезы может стать задачей дальнейших экспериментов.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что изменения в окружающей среде, которые могут возникнуть вследствие глобальных климатических и геофизических процессов и смоделированные в данном эксперименте, существенно влияют на пресноводных ракообразных *D. magna*. Причем фактор солености, который существенно меняется в пределах ареала этого вида, оказывает меньшее воздействие в сравнении со снижением индукции геомагнитного поля. Палеомагнитные данные указывают на то, что последний раз гипомагнитные условия на Земле существовали около 42000 лет назад [11]. Вполне закономерно, что изменения такого стабильного фактора менее ожидаемы организмом и, следовательно, приводили к более заметным эффектам в нашем эксперименте.

Учитывая эвригалийность *D. magna* [18, 19], незначительную смертность рачков в эксперименте и имеющиеся в литературе данные об адаптации этого вида к магнитным воздействиям в ряду поколений [49, 50], можно предположить, что при совпадении процессов засоления пресных вод с понижением индукции геомагнитного поля, сопровождающим инверсии магнитных полюсов Земли, дафнии смогут поддерживать численность популяции при условии, что другие виды в экосистемах будут столь же пластичны. Последнее требует отдельной экспериментальной проверки. Кроме того, чтобы точно знать, обратимы ли наблюдаемые эффекты совместного влияния гипомагнитных условий и засоления водной среды на дафний и позволит ли экологическая пластичность адаптироваться к подобным изменениям, необходимы дополнительные исследования.

Работа выполнена за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-20053, <https://rscf.ru/project/22-24-20053/>.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dutkiewicz S., Scott J.R., Follows M.J. Winners and losers: Ecological and biogeochemical changes in a warming ocean // Glob. Biogeochem. Cycles. 2013. V. 27. P. 463–477. <https://doi.org/10.1002/gbc.20042>
2. Ficke A.D., Myrick C.A., Hansen L.J. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries // Rev. Fish Biol. Fish. 2007. V. 17. P. 581–613.
3. Suen J.P., Lai H.N. A salinity projection model for determining impacts of climate change on river ecosystems in Taiwan // J. Hydrol. 2013. V. 493. P. 124–131. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.04.020>
4. O'Connor M.I., Piehler M.F., Leech D.M. et al. Warming and resource availability shift food web structure and metabolism // PLoS Biol. 2009. V. 7. e1000178. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000178>
5. Bideault A., Galiana N., Zelnik Y.R. et al. Thermal mismatches in biological rates determine trophic control and biomass distribution under warming // Glob. Change Biol. 2020. V. 27. P. 257–269. <https://doi.org/10.1111/gcb.15395>
6. David Cunillera-Montcusí, Meryem Beklioğlu, Miguel Cañedo-Argüelles et al. Freshwater salinisation: a research agenda for a saltier world // Trends Ecol. Evol. 2022. V. 37. P. 440–453. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.12.005>
7. Iqbal K.J., Qureshi N.A., Ashraf M. et al. Effect of different salinity levels on growth and survival of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) // J. Anim. Plant. Sci. 2012. V. 22. P. 919–922.
8. Jeppesen E., Brucet S., Naselli-Flores L. et al. Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity // Hydrobiologia. 2015. V. 750. P. 201–227. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2169-x>
9. Cande S.C., Kent D.V. Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic // J. Geophys. Res. 1995. V. 100. P. 6093–6095.
10. Valet J.-P., Fournier A. Deciphering records of geomagnetic reversals // Rev. Geophys. 2016. V. 54. P. 410–446. <https://doi.org/10.1002/2015RG000506>
11. Lutz T. The magnetic reversal record is not periodic // Nature. 1985. V. 317. P. 404–407. <https://doi.org/10.1038/317404a0>
12. Cooper A., Turney C.S.M., Palmer J. et al. A global environmental crisis 42000 years ago // Science. 2021. V. 371. P. 811–818.
13. Binhi V.N., Prato F.S. Biological effects of the hypomagnetic field: An analytical review of experiments and theories // PLoS One. 2017. V. 12. e0179340.
14. Kantserova N.P., Krylov V.V., Lysenko L.A. et al. Effects of hypomagnetic conditions and reversed geomagnetic field on calcium-dependent proteases of invertebrates and fish // Izv. Atmos. Ocean. Phys. 2017. V. 7. P. 719–723.
15. Golovanova I.L., Filippov A.A., Krylov V.V. Sensitivity of digestive glycosidases to heavy metals in roach *Rutilus rutilus* (L.) yearlings: the consequences of hypogeomagnetic conditions during early ontogenesis // Inland Water Biol. 2019. V. 12. P. 104–108.
16. Krylov V.V., Bolotovskaya I.V., Osipova E.A. The response of European *Daphnia magna* Straus and Australian *Daphnia carinata* King to changes in geomagnetic field // Electromagn. Biol. Med. 2013. V. 32. P. 30–39.
17. Peters P.H., De Bernardi R. *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1987. V. 45. P. 502.
18. Lagerspetz K. Physiological studies on the brackish water tolerance of some species of *Daphnia* // Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. 1955. V. 9. P. 138–143.
19. Ortells R., Reusch T.B.H., Lampert W. Salinity Tolerance in *Daphnia magna* characteristics of genotypes hatching from mixed sediments // Oecologia. 2005. V. 143. P. 509–516.
20. Bengtsson J. Life histories and interspecific competition between three *Daphnia* species in rockpools // J. Anim. Ecol. 1986. V. 55. P. 641–655.

21. Arner M., Koivisto S. Effects of salinity on metabolism and life history characteristics of *Daphnia magna* // Hydrobiologia. 1993. V. 259. P. 69–77.
22. Garreta-Lara E., Campos B., Barata C. et al. Combined effects of salinity, temperature and hypoxia on *Daphnia magna* metabolism // Sci. Total. Environ. 2018. V. 610–611. P. 602–612.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.190>
23. Goncalves A.M.M., Castro B.B., Pardal M.A., Goncalves F. Salinity effects on survival and life history of two freshwater cladocerans (*Daphnia magna* and *Daphnia longispina*) // Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2007. V. 43. P. 13–20.
24. Методика измерений количества дафний (*Daphnia magna* Straus) для определения токсичности питьевых, пресных природных и сточных вод, водных вытяжек из грунтов, почв, осадков сточных вод, отходов производства и потребления методом прямого счета ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.12-06 / Т 16.1:2:2.3:3.9-06. М.: Федеральная служба по надзору в сфере природопользования, 2014. 39 с.
25. Standard practice for conducting acute toxicity tests with fishes, macroinvertebrates and amphibians. Philadelphia: American Standards for Testing and Materials, 1980. 22 p.
26. Буторин Н.В. Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
27. Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А. Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2003. 192 с.
28. Климатический центр Росгидромета. Сценарные прогнозы на основе глобальных моделей CMIP5 <https://cc.voeikovmgo.ru/ru/klimat/izmenenie-klimata-rossii-v-21-veke> (ссылка активна 17.01.2023).
29. Wan G.J., Jiang S., Zhao Z.-C. et al. Bio-effects of near-zero magnetic fields on the growth, development and reproduction of small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* and brown planthopper, *Nilaparvata lugens* // J. Insect Physiol. 2014. V. 68. P. 7–15.
30. Труханов К.А., Гурьева Т.С., Дадашева О.А. и др. Эмбриогенез японского перепела в гипомангнитных условиях применительно к дальним космическим полетам // Радиационная биология. Радиоэкология. 2014. Т. 54. № 2. С. 179–185.
<https://doi.org/10.7868/S086980311402012X>
31. Fesenko E.E., Mezhevikina L.M., Osipenko M.A. et al. Effect of the “zero” magnetic field on early embryogenesis in mice // Electromagn. Biol. Med. 2010. V. 29. P. 1–8.
<https://doi.org/10.3109/15368371003627290>
32. Goncalves A.M.M., Castro B.B., Pardal M.A., Goncalves F. Salinity effects on survival and life history of two freshwater cladocerans (*Daphnia magna* and *Daphnia longispina*) // Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2007. V. 43. P. 13–20.
<https://doi.org/10.1051/limn/2007022>
33. Martínez-Jerónimo F., Martínez-Jerónimo L. Chronic effect of NaCl salinity on a freshwater strain of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera): a demographic study // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2007. V. 67. P. 411–416.
34. Zadereev E.S., Lopatina T.S., Ovchinnikov S.D. et al. The effect of salinity on the grazing rate and survival of *Daphnia magna* females adapted to different salinities // Aquat. Ecol. 2022. V. 56. P. 639–652.
<https://doi.org/10.1007/s10452-021-09941-7>
35. Arnér M., Koivisto S. Effects of salinity on metabolism and life history characteristics of *Daphnia magna* // Hydrobiologia. 1993. V. 259. P. 69–77.
<https://doi.org/10.1007/BF00008373>
36. Caramujo M.-J., Boavida M.-J. Induction and costs of tail spine elongation in *Daphnia hyalina* × *galeata*: reduction of susceptibility to copepod predation // Freshw. Biol. 2000. V. 45. P. 413–423.
37. Jacobs J. Untersuchungen zur funktion und evolution der zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer berücksichtigung der selektion durch fische // Archiv für Hydrobiologie. 1967. Ht 62. S. 467–541.
38. Gieffler S. Schwimm charakteristiken von *Daphnia cucullata* und *Daphnia hyalina* // Diplom-thesis. München: Ludwig-Maximilians-Universität, 1982.
39. Хлебович В.В., Аладин Н.В. Фактор солёности в жизни животных // Вестник РАН. 2010. Т. 80. № 5–6. С. 527–532.
40. Binhi V.N., Prato F.S. Biological effects of the hypomagnetic field: an analytical review of experiments and theories // PLoS One. 2017. V. 12. e0179340.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179340>
41. Walker M.M. A model for encoding of magnetic field intensity by magnetite-based magnetoreceptor cells // J. Theor. Biol. 2008. V. 250. P. 85–91.
42. Buchachenko A.L. Magnetic field-dependent molecular and chemical processes in biochemistry, genetics and medicine // Russ. Chem. Rev. 2014. V. 83. P. 1–12.
43. Бинги В.Н. Первичный физический механизм биологических эффектов слабых магнитных полей // Биофизика. 2016. Т. 61. № 1. С. 201–208.
44. Enserink L., Luttmer W., Maas-Diepeveen H. Reproductive strategy of *Daphnia magna* affects the sensitivity of its progeny in acute toxicity tests // Aquat. Toxicol. 1990. V. 17. P. 15–25.
45. Gliwicz Z.M., Guisande C. Family planning in *Daphnia*: resistance to starvation in offspring born to mothers grown at different food levels // Oecologia. 1992. V. 91. P. 463–467.
46. Lampert W. Phenotypic plasticity of the size at first reproduction in *Daphnia*: the importance of maternal size // Ecology. 1993. V. 74. P. 1455–1466.
47. Enserink L., de la Haye M., Maas H. Reproductive strategy of *Daphnia magna*: implications for chronic toxicity tests // Aquat. Toxicol. 1993. V. 25. P. 111–123.
48. Alekseev V., Lampert W. Maternal effects of photoperiod and food level on life history characteristics of the cladoceran *Daphnia pulex* Forbes // Hydrobiologia. 2004. V. 526. P. 225–230.
49. Krylov V.V., Osipova E.A. The response of *Daphnia magna* Straus to the long-term action of low-frequency magnetic fields // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2013. V. 96. P. 213–219.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.06.012>
50. Krylov V.V., Osipova E.A. The response of *Daphnia magna* Straus to long-term exposure to simulated geomagnetic storms // Life Sciences in Space Research. 2019. V. 21. P. 83–88.
<https://doi.org/10.1016/j.lssr.2019.04.004>

УДК 574.587(571.14)

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ДИНАМИКУ ЗООПЛАНКТОНА СОЛЕНОГО ОЗЕРА КУЛУНДИНСКОЕ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

© 2023 г. Л. В. Веснина^а, *, Д. М. Безматерных^а

^аИнститут водных и экологических проблем СО РАН, Россия 656038 Барнаул, ул. Молодежная, 1

*e-mail: artemia.vesnina@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2022 г.

После доработки 19.01.2023 г.

Принята к публикации 21.01.2023 г.

Представлены результаты изучения влияния основных природных экологических факторов на межгодовую (2017–2021 гг.) и сезонную (с апреля по октябрь) динамику зоопланктона крупного гипергалинного озера Кулундинское, расположенного в Кулундинской степи (Алтайский край, Россия). Проанализирована связь 13 основных показателей структуры зоопланктона (численность и биомасса в целом, основных таксономических групп: коловраток, веслоногих, ветвистоусых и жаброногих рачков, а также разных стадий жизненного цикла артемии) с основными гидрофизическими и гидрохимическими показателями (температура, плотность, минерализация и pH воды) отдельно по ежемесячным и среднегодовым (за вегетационный период) значениям. Более детально проанализировано влияние изученных факторов на характеристики популяции рачка артемии (численность, биомасса и возрастная структура), который доминировал в зоопланктоне этого озера. Выявлено, что гидрофизический и гидрохимический режимы озера в разные годы подвержены значительным изменениям и отражаются на показателях зоопланктона. Изменения в структуре зоопланктона под воздействием природных факторов в основном обусловлены стимулирующим действием повышения минерализации воды на популяцию артемии и ее угнетающим влиянием на соленоватоводную фауну. При уменьшении минерализации воды менее 100 г/дм³ с 2017 г. (127 г/м³) по 2021 г. (96 г/дм³) максимальная (летняя) биомасса артемии уменьшилась с 167 до 17.7 г/м³. При этом максимальные биомассы коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков увеличились с 0.003, 0 и 0.63 до 6.21, 1.35 и 2.65 г/м³ соответственно.

Ключевые слова: зоопланктон, гиперсолёное озеро, динамика сообщества, экологические факторы, артемия, возрастная структура, Алтайский край

DOI: 10.31857/S0367059723030095, **EDN:** FOWDGGZ

Озеро Кулундинское расположено на юге Западной Сибири в области замкнутого стока Обь-Иртышского междуречья. Это крупнейший водоем Кулундинской равнины и Алтайского края. Площадь его акватории в разные годы и сезоны колеблется от 720 до 728 км², средняя глубина 2.6–3.0 м, максимальная глубина 3.5–4.0 м, озерная котловина характеризуется как округлая, немного вытянутая, протяженность около 35 км, берега пологие, местами с солонцово-солончаковыми комплексами. Озеро бессточное, в него впадают реки Кулунда и Суетка. Вода горько-соленая, величина минерализации меняется от 40 до 131 г/л [1]. Гидрологические, гидрохимические и гидробиологические наблюдения Росгидромета на озере не проводятся.

В настоящее время озеро Кулундинское как и ряд других гипергалинных озер этого региона, имеет важное хозяйственное значение для веде-

ния интенсивной добычи водных биологических ресурсов — цист жаброногого рачка артемии, которые используются как стартовый корм в аквакультуре и ценное сырье для производства фармацевтических и косметических препаратов [2, 3]. Однако продуктивность артемии и добыча (вылов) биоресурсов на гипергалинных озерах этого региона подвержены существенным колебаниям и плохо прогнозируются [4].

Водные сообщества наиболее быстро реагируют на изменения экологических факторов, воздействующих на озера. При этом время реакции сообщества определяется характерной продолжительностью жизненных циклов входящих в сообщество видов. Для планктонных беспозвоночных юга Западно-Сибирской равнины жизненные циклы обычно составляют от нескольких дней до нескольких месяцев. Несмотря на довольно длительный период изучения зоопланкто-

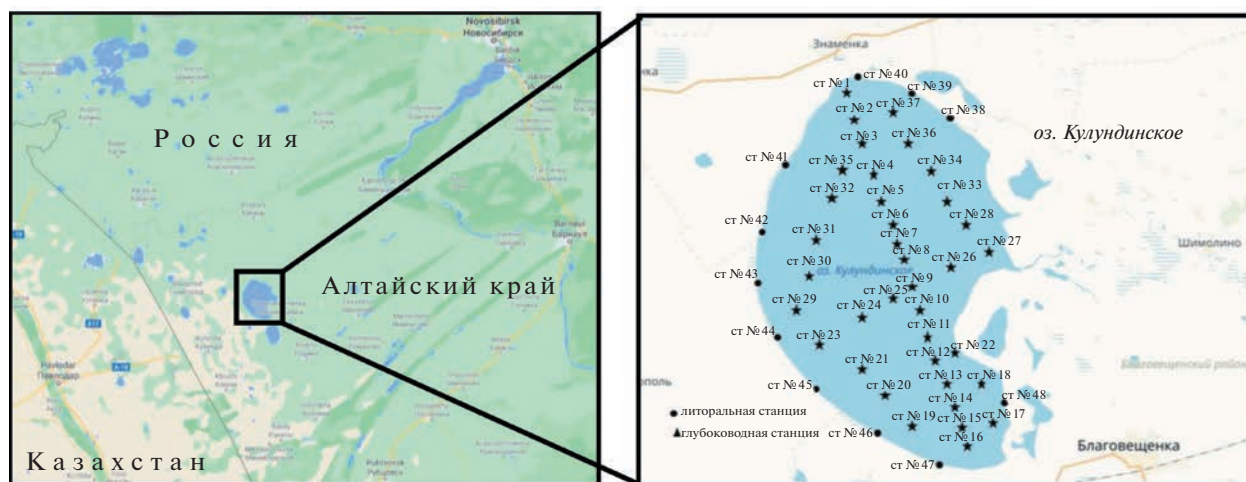


Рис. 1. Карта-схема расположения оз. Кулундинское и станций отбора проб (№ 1–48).

на озеро Кулундинское [5–7], зависимости его динамики от факторов окружающей среды ранее были изучены в основном на уровне феноменологического анализа. Поэтому целью настоящего исследования является изучение состава, структуры и динамики зоопланктона озера под влиянием природных факторов с использованием современных методов математической статистики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Натурные данные получены в ходе комплексных лимнологических и гидробиологических исследований озера Кулундинское в 2017–2021 гг. В течение этих лет пробы отбирали ежемесячно по единой сетке из 48 станций (рис. 1). Отбор и обработку проб зоопланктона проводили по стандартным гидробиологическим методикам [8, 9]. Пробы отбирали ежемесячно в период с апреля (или мая) по октябрь с помощью малой планктонной сети Апштейна (размер ячеи 64 мкм), фиксировали формалином, обрабатывали в камеральных условиях с использованием камеры Богорова и стереомикроскопа МБС-10. Таксономическое определение зоопланктона проводили с использованием ряда пособий [10–12]. Общую минерализацию и рН воды измеряли в аккредитованной лаборатории ОАО «Кучуксульфат».

Для статистического анализа влияния факторов использовали метод главных компонент (РСА) и факторный анализ [13]. Расчеты выполнены в пакетах программ MS Excel-2017 и Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные абиотические факторы. Температура поверхностного слоя воды в оз. Кулундинское за

исследованный период года (апрель–октябрь) максимальных значений достигала в июле 2020 г. – 29,4°C, а минимальных в апреле 2019 г. – 0,1°C. Прозрачность воды в разные периоды времени колебалась от 0,1 м в мае 2019 г. до 1,3 м в апреле 2017 г.

По величине минерализации воды озеро относится к гипергалинным водоемам [14]. В 2017–2021 гг. соленость воды в озере колебалась от 87,0 до 94,2 г/л (табл. 1). По многолетним наблюдениям (2000–2019 гг.) соленость воды находилась в пределах от 32,0 г/дм³ в апреле 2019 г. до 126,8 г/дм³ в апреле 2016 г. Обычно наблюдалось повышение концентрации солей в воде (рапе) к концу вегетационного сезона.

Значение рН воды относилось к слабощелочной области шкалы и колебалось от 7,8 (июль 2020 г.) до 8,9 (май и июль 2017 г., май 2018 и 2021 гг.).

В 2021 г. концентрации нитритов (0,02–0,07 мг/дм³), нитратов (17,2–33,05 мг/дм³) и фосфатов (0,06–0,12 мг/дм³) в разные периоды исследований были невысокими, а содержание ионов аммония (до 4,44 мг/дм³ в мае) было повышенным и значительно превышало норматив (0,05 мг/дм³) ПДК для рыбохозяйственных водоемов России. Перманганатная окисляемость воды колебалась от 28,97 (в апреле) до 89,25 мгО₂/дм³ (в июле), т.е. содержание органических веществ в воде повышенное. Содержание железа в воде составляло 0,07–0,17 мг/дм³, хлоридов – 12,8–38,7 г/дм³, сульфатов – 4,8–17,6 г/дм³. Согласно гидрохимической классификации О.А. Алекина [15], по составу основных ионов вода озера хлоридно-сульфатная группы натрия.

Зоопланктон оз. Кулундинское представлен 9 видами: 6 – Rotifera, 1 – Cladocera, 1 – Copepoda и 1 – Anostraca. Большинство встреченных видов

Таблица 1. Основные физико-химические показатели воды оз. Кулундинское в апреле–октябре 2017–2021 гг. (минимум–максимум)

Показатели	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
Температура, °С	6.0–24.0	5.5–23.6	0.1–28.1	6.4–29.4	4.5–24.0
Прозрачность, м	0.9–1.3	0.3–0.8	0.1–1.0	0.3–0.9	0.4–1.2
pH	8.5–8.9	8.6–8.9	8.3–8.7	7.8–8.8	8.5–8.9
Соленость, г/дм ³	65.6–127	75.1–93.0	32.0–88.6	74.0–94.2	50.0–96.0

относятся к солоноватоводной фауне: *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *K. quadrata* (Müller, 1786), *Hexarthra oxyuris* (Zernov, 1903), *Moina macrocopa* (Straus, 1820). К галобионтам относятся коловратка *Brachionus plicatilis* Müller, 1786, веслоногий рачок *Cletocamptus retrogressus* Schmankech, 1875 и жаброногий рачок *Artemia* sp.

В 2017 г. на фоне опреснения рапы оз. Кулундинское с 126.8 (апрель) до 87.0 г/дм³ (июнь) в мезопланктоне, состоящем только из жаброногого рачка артемии (см. табл. 1), сначала появлялись отдельные представители копепоид (*Cl. retrogressus*), а затем (в октябре) и коловраток (*Br. plicatilis*).

В 2018 г. при продолжающемся уменьшении минерализации (до 75.1 г/дм³ в июле) коловратки и веслоногие рачки вместе составляли 52.4% численности зоопланктона в июне, а в июле их доля увеличилась до 64.7%. В составе зоопланктона впервые отмечены ветвистоусые рачки (*M. macrocopa*), которые составляли 16.2% от общей численности. В августе и сентябре в зоопланктоне преобладали солоноватоводные коловратки, кладоцеры и копепоиды, а жаброногие составляли только 0.5% численности в августе и 0.3% в сентябре.

В 2019 г. соленость воды снизилась до 32.0 г/дм³, в результате чего коловратки с веслоногими рачками в апреле и мае составляли 75.0 и 81.0% численности зоопланктона соответственно, а артемия только 0.3 и 6.2%. В июне отмечалась непродолжительная вспышка численности жаброногов до 82.4%. С июля по октябрь доля артемии значительно снизилась и вновь преобладали солоноватоводные таксоны, доля галобионтов была значительно ниже.

В 2020 г. на фоне некоторого восстановления солености воды (до 94.2 г/дм³) отмечалось стабильное доминирование коловраток, копепоид и кладоцер. Доля артемии в июне составляла только 9.1%, в июле она повысилась до 14.4%, в августе и сентябре вновь снизилась до 0.3 и 0.2% соответственно.

В 2021 г. наблюдалась сходная динамика минерализации воды (максимум – 96.0 г/дм³) и зоо-

планктона. Видовой состав зоопланктона достиг максимального разнообразия (9 видов). Лидирующее положение по численности принадлежало солоноватоводным таксонам. В целом за весь период наблюдений отмечалось увеличение численности рачков артемии и их цист на 30% и уменьшение численности прочих таксонов на 12% по сравнению с 2020 г.

Максимальная численность науплиусов артемии (980 тыс. экз/м³) наблюдалась в апреле 2017 г. (табл. 2) В течение года их численность обычно значительно снижалась, а в октябре 2020 и 2021 гг. они не были обнаружены. Наибольшая численность цист также выявлена в апреле 2017 г. – 849 тыс. экз/м³, затем она ежегодно уменьшалась и в апреле 2021 г. составляла всего 12.2 экз/м³. Максимум присутствия ювенильной стадии артемии было зафиксировано в июле 2017 г. (12.5 тыс. экз/м³). В апреле 2017–2019 гг. и октябре 2020–2021 гг. они отсутствовали. Для численности предвзрослых и взрослых особей артемии наблюдалась сходная динамика.

Анализ влияния экологических факторов. Для выявления основных природных факторов, влияющих на структуру зоопланктона, использовали метод главных компонент. Были проанализированы выборки четырех гидрофизических и гидрохимических факторов (температуры, плотности, минерализации и pH воды) и 13 показателей структуры зоопланктона (численность и биомасса в целом и основных таксономических групп: коловраток, ветвистоусых, веслоногих и жаброногих рачков, а также отдельных стадий жизненного цикла артемии) за 2017–2021 гг. по ежемесячным данным (рис. 2).

По графику “каменистой осыпи” были установлены главные компоненты ГК1, ГК2 и ГК3, охватывающие 59.3% дисперсии всех изученных переменных (табл. 3). Переменные, вошедшие в ГК1, относились в основном к влиянию величины солености на показатели развития популяции артемии. Эти показатели имели большие факторные нагрузки. В ГК2 основное значение имела температура поверхностного слоя воды, а также показатели численности и биомассы коловраток и веслоногих рачков. Их факторные нагрузки были невысокие. Вклад ГК2 в общую дисперсию

Таблица 2. Показатели развития основных таксонов зоопланктона и основных стадий жизненного цикла *Artemia* в апреле–октябре 2017–2021 гг. (минимум–максимум)

Таксоны	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
Численность, тыс. экз/м ³					
Rotifera	0–0.17	0–384	0.12–236	36.2–1820	30.8–1550
Cladocera	0	0–93.6	0–430	0–35.3	0–30.1
Copepoda	0–21.02	2.10–43.0	0.64–143	10.5–89.2	8.94–75.9
Artemia:	0.07–980	0.45–66.0	0.19–34.0	0.06–19.9	15.9–90.6
науплиусы	0.02–980	0.02–65.5	0.19–31.2	0–6.86	0–8.92
ювенильные	0–12.5	0–9.41	0–7.37	0–8.95	0–11.6
предвзрослые	0–14.6	0–4.09	0–15.04	0.01–7.63	0.01–9.92
взрослые	0–1.08	0–1.73	0–0.25	0.05–0.58	0.05–0.31
цисты	129–850	27.8–394	20.1–42.6	12.2–69.7	15.9–90.6
Биомасса, г/м ³					
Rotifera	0–0.0003	0–1.53	0.001–0.95	0.14–7.29	0.12–6.21
Cladocera	0	0–5.06	0–4.59	0–1.59	0–1.35
Copepoda	0–0.63	0.07–1.51	0.02–48.5	0.37–3.12	0.31–2.65
Artemia	0.03–167	0.18–9.28	1.63–20.0	0.35–11.7	0.26–17.7

значительно меньше. К ГК3 можно отнести рН воды, численность и биомассу ветвистоусых рачков. Учитывая низкую факторную нагрузку для рН и небольшую долю от общей объясненной дисперсии, вклад этой компоненты существенно меньше, чем ГК2. Таким образом, ГК1 лидирует в объяснении общей дисперсии, но ее доля не является преобладающей.

Из графика главных компонент (см. рис. 2) следует, что переменные численности и биомассы Rotifera и Copepoda образуют компактную группу в его правой нижней части, что означает их тесную положительную корреляцию, т.е. сходство реакций этих таксонов на изменения окружающей среды. Переменные численности цист и предвзрослой стадии артемии находятся почти по диагонали от первой группы. Это свидетельствует о высокой отрицательной корреляции между ними, что, вероятно, обусловлено их противоположной реакцией на изменения экологических параметров. Наибольшие нагрузки на первую компоненту имеют общая численность и биомасса всех стадий артемии, а также науплиусов, тесно связанных между собой. Они находятся в левой части графика, как и переменная солености воды. Однако связь между этими переменными не прямая, а, вероятно, в некоторой степени опосредованная. Переменная солености лежит напротив переменных численности и биомассы Cladocera, а также численности взрослой артемии, что отражает противоположность их динамики, но факторные нагрузки последних невелики. Можно заметить также противопоставление солености и рН, что, вероятно, обусловлено изменением во-

дородного потенциала воды вследствие выпадения части солей в осадок при высокой минерализации воды.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Озера с повышенной минерализацией воды широко распространены во всем мире [16]. Во второй половине прошлого века начались исследования, раскрывающие важность солености воды для формирования озерных биоценозов, и в частности зоопланктона [17, 18]. Некоторые исследователи определяют соленость как основной экологический фактор, влияющий на таксономическое разнообразие беспозвоночных в континентальных водоемах и морях [19]. Наиболее изучены закономерности изменения числа видов и обилия зоопланктона с увеличением минерализации воды на примерах водоемов Австралии [20–24], Канады [18, 25], Крыма [26–29] и Сибири [30–32]. Показано, что соленость воды в пределах 95–100 г/дм³ является барьером для развития всех солоноватоводных видов.

Многие исследователи полагают, что другие экологические факторы также сильно влияют на структуру биоценозов при увеличении солености озер. Выделенные ими факторы для объяснения изменения таксономического разнообразия включают конкуренцию, хищничество и другие биологические взаимодействия [33, 34]. В нашем случае фактор хищничества можно исключить, поскольку хищные виды не обнаружены. Отмечено [35], что соленость действует на биоценозы совместно с другими факторами, при этом она за-

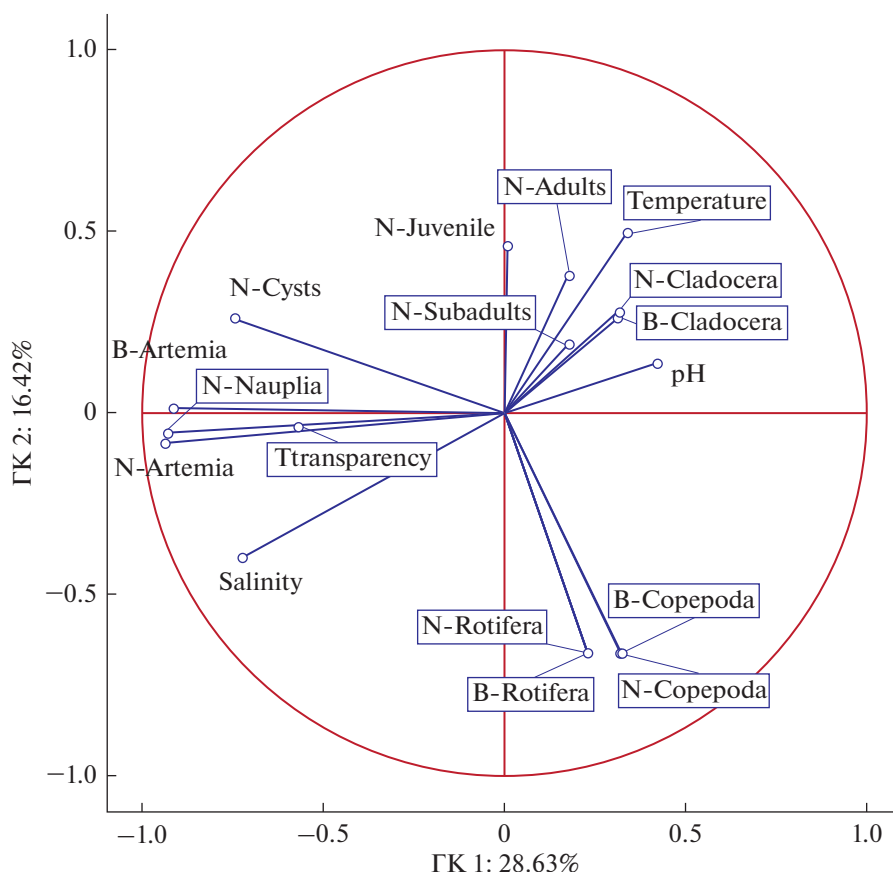


Рис. 2. Результаты анализа влияния экологических факторов на зоопланктон оз. Кулундинское методом главных компонент (Principal Component & Classification Analysis). На осях – значения факторов матрицы корреляций: Salinity – соленость, Transparency – прозрачность, Temperature – температура; стадии жизненного цикла артемии: Nauplia – науплиусы, Juvenile – ювенильные, Subadults – предвзрослые, Adults – взрослые, Cysts – цисты; N – численность, B – биомасса.

трагивает иные факторы, которые затем влияют на характеристики зоопланктона, т.е. действуют опосредованно. Напрямую связана с соленостью плотность воды. Некоторые другие абиотические факторы – температура, прозрачность и pH воды, в течение года, как правило, изменяются синхронно солености, что обусловлено сменой гидрологических сезонов. Эти изменения особенно четко влияют на чередование стадий жизненного цикла рачка артемии. Также показано [18], что воздействие может оказывать не столько сумма ионов в воде, сколько их химический состав.

За период исследования оз. Кулундинское формирующий эффект минерализации воды на структуру сообщества зоопланктона выражался в смене доминанта артемии на солоноватоводные виды. В 2017 г. при минерализации воды более 100 г/дм³ артемия в течение года достигала 100% численности зоопланктона. В 2018–2021 гг. при минерализации менее 100 г/дм³ существенную долю численности зоопланктона составляли коловратки, веслоногие и ветвистоусые рачки. Такая же тенден-

ция отмечена на гипергалинных озерах Крыма [28] и Большом соленом озере (США) [35].

Результаты проведенного анализа с использованием метода главных компонент соответствуют современным представлениям об экологии рачка артемии и его взаимоотношениях с представителями солоноватоводной фауны. При высокой минерализации воды рачок артемия также подвержен негативному воздействию избыточного осмотического давления водной среды, но он приспособлен к этому воздействию значительно лучше своих конкурентов, поэтому получает существенное преимущество [1, 3]. На примере Аральского моря показано [36], что при уменьшении солености основные перестройки в структуре трофической цепи связаны со сменой доминирующих групп зоопланктона с различным типом питания. При этом происходит уменьшение обилия артемии и рост численности мелких галофилов, что, вероятно, связано с конкуренцией за пищу. Результаты нашего анализа подтверждают опосредованность воздействия величины ми-

Таблица 3. Факторные нагрузки для трех главных компонент (ГК1, ГК2 и ГК3) по всему перечню изученных переменных (жирным шрифтом выделены нагрузки >0.7)

Переменные	ГК1	ГК2	ГК3
Температура воды, °C	0.34	0.50	−0.43
Прозрачность воды, м	−0.57	−0.03	−0.01
Минерализация воды, г/дм ³	−0.72	−0.40	−0.13
pH воды	0.42	0.14	0.53
Численность, экз/м ³ :			
Rotifera	0.23	−0.66	−0.23
Cladocera	0.31	0.28	−0.83
Copepoda	0.32	−0.66	−0.27
Artemia (общая)	−0.94	−0.08	−0.23
Биомасса, г/м ³ :			
Rotifera	0.23	−0.66	−0.23
Cladocera	0.31	0.26	−0.82
Copepoda	0.32	−0.66	−0.27
Artemia	−0.92	0.02	−0.27
науплиусов Artemia	−0.93	−0.05	−0.23
ювенильных Artemia	0.01	0.46	−0.02
предвзрослых Artemia	0.18	0.19	0.06
взрослых Artemia	0.18	0.39	−0.40
цист Artemia	−0.75	0.26	0.01
Доля общей дисперсии, %	28.6	16.4	14.3

нерализации на показатели обилия популяции артемии и трофическую цепь оз. Кулундинское.

Согласно биолимнологическому районированию С.В. Герда [37], оз. Кулундинское относится к Барабинско-Кулундинской озерной области. Отличительная особенность озер этого региона — малая глубина котловин и повышенная минерализация воды. Известно [38], что экосистемы озер этой области подвержены циклическим сукцессиям, так как климат на юге Западной Сибири характеризуется чередованием сухих и влажных периодов, что приводит к значительным колебаниям уровня воды и площади бессточных озер [39]. Колебания уровня воды являются причиной существенных изменений гидрохимического и гидробиологического режимов озер [40].

Ранее выполненный Фурье-анализ средних (за вегетационный период) значений минерализации воды оз. Кулундинское и продуктивности артемии в 2000–2020 гг. [41] показал сходство спектров данных. Для обоих рядов выявлены циклы продолжительностью 6–7 лет, а наиболее характерен цикл, равный 10 годам, что близко по продолжительности 11-летнему солнечному циклу. Причем 10-летний цикл наиболее сильно проявляется у величины минерализации.

Для наиболее изученного водоема области замкнутого стока Обь-Иртышского междуречья — оз. Чаны, также характерны ярко выраженные внутривековые колебания гидрологического режима, связанные с изменением увлажненности территории, обусловленной как солнечной активностью, так и переменной климата [42]. Изменение уровня оз. Чаны хорошо коррелирует с изменением годовой суммы осадков на юге Западной Сибири [43]. При изучении многолетней динамики биомассы макрозообентоса этого озера были получены данные [44], которые хорошо согласовывались со структурой колебаний уровня воды оз. Чаны: 1) внутривековые циклы — 40 лет и более; 2) предположительно связанные с солнечной активностью — 10–20 лет; 3) высокочастотные — 3–6 лет [45]. Колебания уровней и солености воды неизбежно ведут к изменению таксономического состава и структуры водных сообществ, в том числе оз. Кулундинское. Именно такой период смены фаз водности с регрессии на трансгрессию был охвачен нами в данном исследовании.

Таким образом, опреснение воды в период трансгрессивной фазы водности в 2017–2021 гг. обусловило потерю доминирующего положения жаброногого рачка в сообществе, как и было отмечено в предыдущие периоды высокой солености воды — 105–140 г/дм³ [5]. В связи с этим в последние годы хозяйственное значение озера уменьшалось из-за отсутствия биосырья — промысловых скоплений цист артемии.

ВЫВОДЫ

1. Среди изученных факторов формирования зоопланктона оз. Кулундинское наибольшее влияние на его состав и структуру оказывала минерализация воды. Эта переменная имеет наибольшую из проанализированных экологических факторов нагрузку в ГК1 (−0.72).

2. В 2017–2021 гг. на оз. Кулундинское наблюдалось резкое изменение состава и структуры зоопланктонного сообщества. Характерный для гипергалинных озер моновидовой артемиевый зоопланктон заместился на комплекс солоноватоводных видов коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков, а также галобионтов *B. plicatilis* и *C. retrogressus*. Роль жаброногов в планктоне снизилась до минимальных значений. Эти изменения обусловлены опреснением воды озера на фоне увеличения его водности.

3. При уменьшении минерализации воды менее 100 г/дм³ с 2017 г. (127 г/дм³) по 2021 г. (96 г/дм³) максимальная (летняя) биомасса артемии снизилась с 167 до 17.7 г/м³. При этом максимальные биомассы коловраток, ветвистоусых и веслоно-

гих рачков увеличились с 0.003, 0 и 0.63 до 6.21, 1.35 и 2.65 г/м³ соответственно.

4. В течение года минимальные значения минерализации воды в озере наблюдались весной, после поступления талых вод с водосборного бассейна, а максимальные отмечались в летний период (в июле). При этом численность артемии максимальна в весенне-летний период, а солоноватоводных видов — в летне-осенний.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ИВЭП СО РАН по теме “Исследование разнообразия и структурно-функциональной организации водных экосистем для сохранения и рационального использования водных и биологических ресурсов Западной Сибири”.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Соловов В.П., Подуровский М.А., Ясюченя Т.Л. Жаброног артемия и перспективы использования ресурсов. Барнаул: Алт. полиграф. комбинат, 2001. 144 с.
2. Соловов В.П., Студеникина Т.Л. Рачок артемия в озерах Западной Сибири: морфология, экология, перспективы хозяйственного использования. Новосибирск: Наука, 1990. 81 с.
3. Lavens P., Sorgeloos P. Manual on the production and use of live food for aquaculture / FAO Fisheries Technical Paper. Rome, FAO, 1996. №361. 295 p.
4. Литвиненко Л.И., Литвиненко А.И., Бойко Е.Г. Артемия в озерах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 2009. 304 с.
5. Веснина Л.В. Биоресурсный потенциал цист артемии озера Алтайского края и факторы его формирования // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2019. № 3 (158). С. 18–30.
6. Веснина Л.В. Влияние факторов среды на динамику численности и биомассу *Artemia* sp. в озере Кулундинское // Сиб. экол. журн. 2002. № 6. С. 637–646.
7. Лисицина Т.О. Влияние факторов среды на изменение видового состава и численности зоопланктона в озере Кулундинское // Современное состояние рыбоводства Сибири: Тез. докл. межрегион. науч.-практ. конф. Новосибирск: Новосиб. гос. аграр. ун-т, 2006. С. 23–26.
8. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
9. Wetzel R.G., Likens G.E. Limnological analyses. Springer, 2000. 429 p.
10. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолыхина С.Я.. М.; СПб.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 495 с.
11. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: ЗИН РАН, 1994. 395 с.
12. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 629 с.
13. Боровиков В.П. Популярное введение в современный анализ данных в системе STATISTICA. М.: Горячая линия—Телеком, 2013. 288 с.
14. Оксюк О.П., Жуковский В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29. № 4. С. 62–76.
15. Алевин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 442 с.
16. Егоров А.Н., Космаков И.В. География и природопользование соленых озер. Новосибирск: Наука, 2010. 183 с.
17. Williams W.D. Inland salt lakes: an introduction // Hydrobiologia. 1981. V. 81. P. 1–14.
18. Hammer U.T. Saline lake ecosystems of the world. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1986. 614 p.
19. Remane A., Schlieper C. Biology of brackish water // Binnengewasser. Schweizerbart'sche, Stuttgart, Wiley, New York, 1971. V. 25. 372 p.
20. Williams W.D. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // Hydrobiologia. 1998. V. 381. P. 191–201.
21. Williams W.D. The uniqueness of salt lakes ecosystems // Productivity Problems of Freshwaters. Warszawa, Krakow, 1972. P. 350–361.
22. Timms B.V. Animal communities in three Victorian lakes of differing salinity // Hydrobiologia. 1981. V. 81/82. P. 181–193.
23. Timms B.V. Saline lakes of the Paroo, inland New South Wales, Australia // Hydrobiologia. 1993. V. 267. P. 269–289.
24. Brock M.A., Shiel R.J. The composition of aquatic communities in saline wetlands in Western Australia // Hydrobiologia. 1983. V. 105. P. 77–84.
25. Hammer U.T. The effects of climate change on the salinity, water levels, and biota of Canadian prairie saline lakes // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. 1990. V. 24. P. 321–326.
26. Иванова М.Б. О зоопланктоне гипергалинных озер // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 5. С. 3–9.
27. Ivanova M.B., Balushkina E.V., Basova S.L. Structural-functional reorganization of ecosystem of hyperhaline lake Saki (Crimea) at increased salinity // Rus. J. Aquat. Ecol. 1994. V. 3. № 2. P. 111–126.
28. Balushkina E.V., Golubkov S.M., Golubkov M.S. et al. Characteristic features of ecosystems of hyperhaline lakes of the Crimea // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2005. B. 308. P. 5–12.
29. Golubkov S., Kemp R., Golubkov M. et al. Biodiversity and the functioning of hypersaline lake ecosystems from Crimea Peninsula (Black Sea) // Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie. 2007. V. 169/1. P. 79–87.
<https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0169-0079>

30. Ермолаева Н.И., Бурмистрова О.С. Влияние минерализации на зоопланктон оз. Чаны // Сиб. экол. журн. 2005. № 2. С. 235–247.
31. Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Кириллов В.В. и др. Факторные характеристики гидробиоценозов озер сухостепной подзоны Обь-Иртышского междуречья // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. 2019. № 8. С. 46–55.
<https://doi.org/10.25221/levanidov.08.06>
32. Ермолаева Н.И., Феттер Г.В. Влияние ионного состава воды на структуру зоопланктона озер Тазеранской степи (западное Прибайкалье) // Аридные экосистемы. 2021. Т. 27. № 4(89). С. 107–117. [Ermolaeva N.I., Fetter G.V. Influence of the Ionic Composition of Water on the Structure of the Zooplankton of the Lakes of the Tazheran Steppe (Western Baikal) // Arid Ecosystems. 2021. V. 11. № 4. P. 411–420.]
<https://doi.org/10.1134/S2079096121040041>
33. Colburn E.A. Factors influencing species diversity in saline waters of the Death Valley, USA // Hydrobiologia. 1988. V. 158. P. 215–226.
34. Green J. Zooplankton associations in East African lakes spanning a wide salinity range // Hydrobiologia. 1993. V. 267. P. 249–256.
35. Wurtsbaugh W.A., Berry T.S. Cascading effects of decreased salinity on the plankton, chemistry and physics of the Great Salt Lake (USA) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 47. P. 100–109.
36. Плотников И.С., Аладин Н.В., Филиппов А.А. Прошлое и настоящее фауны Аральского моря // Зоол. журн. 1991. Т. 70. Вып. 4. С. 5–15.
37. Герд С.В. Опыт биологического районирования территории Союза ССР // Труды VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л.: АН СССР, 1959. С. 131–138.
38. Максимов А.А. Природные циклы: Повторяемость экологических процессов. Л.: Наука, 1989. 233 с.
39. Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности: очерки. Л.: Наука, 1968. 243 с.
40. Обзор экологического состояния озера Чаны (Западная Сибирь) / Х.И. Дрост, Г.К. Буре, И. Григораш и др. Новосибирск: Академ. изд-во “Гео”, 2015. 255 с.
41. Vesnina L.V., Bezmaternykh D.M. Main natural factors determining seasonal and long-term dynamics of zooplankton from Lake Kulundinskoye (Altai Krai) // Ukrainian J. of Ecology. 2021. V. 11 (7). P. 169–173.
https://doi.org/10.15421/2021_254
42. Савкин В.М., Орлова Г.А., Кондакова О.В. Современный водный баланс озера Чаны // География и природные ресурсы. 2006. № 1. С. 123–131.
43. Галахов В.П. Оценка увлажненности юга Западной Сибири (по колебаниям уровня озера Чаны) // Изв. Рус. геогр. об-ва. 2012. Т. 144. Вып. 1. С. 47–51.
44. Безматерных Д.М. Пространственная и временная организация сообществ донных макробеспозвоночных озера Чаны (Западная Сибирь) // Экология. 2016. № 5. С. 368–374. [Bezmaternykh D.M. Spatial and Temporal Organization of Benthic Macroinvertebrate Communities in Lake Chany, Western Siberia // Russ. J. of Ecology. 2016. V. 47. No. 5. С. 480–485.]
<https://doi.org/10.1134/S1067413616050039>
<https://doi.org/10.7868/S0367059716050036>
45. Васильев О.Ф., Савкин В.М., Сапрыкина Я.В. Анализ колебаний уровня озера Чаны // Докл. РАН. 2006. Т. 407. № 4. С. 533–536.