

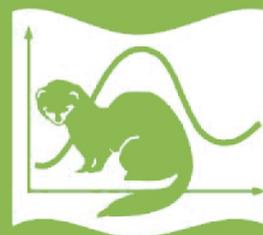
ISSN 0367-0597

Номер 2

Март – Апрель 2024



ЭКОЛОГИЯ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 2, 2024

Воздействие ледяного дождя на леса на острове Русский <i>А. В. Иванов, Д. Г. Замолодчиков, О. М. Кравченко, И. Д. Соловьев</i>	77
Структура ценопопуляций <i>Heracleum sosnowskyi</i> и механизмы поддержания их устойчивости в условиях Севера <i>И. В. Далькэ, С. П. Маслова, И. Г. Захожий, Г. А. Гольке, Ю. А. Смотрина</i>	86
Неспецифические эстеразы животных как биомаркеры загрязнения пестицидами водных экосистем (обзор литературы) <i>А. Г. Кинарейкина, Е. А. Силиванова, Д. Н. Кыров</i>	97
К вопросу о первичном соотношении полов у мухоловки-пеструшки (<i>Ficedula hypoleuca</i>) <i>А. В. Артемьев, В. Н. Вепринцев, Н. А. Карпеченко</i>	112
Функциональное альфа-разнообразие: новая техника вычисления измерения, основанная на расстояниях и учитывающая внутривидовую изменчивость <i>М. В. Ушаков</i>	123
Сравнительный анализ показателей системы крови трех видов неполовозрелых лесных полевок в условиях низких осенних температур <i>Э. А. Тарахтий</i>	137
Население почвообитающих энхитреид (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) европейской части России <i>М. И. Дегтярев, А. С. Зайцев, М. А. Данилова, Е. Ю. Звычайная, Д. И. Коробушкин, Д. А. Медведев, Р. А. Сайфутдинов, К. Б. Гонгальский</i>	148
Краткие сообщения	
Состояние зоопланктонных сообществ озер Банное (Соловецкий архипелаг) и Холмовское (бассейн реки Северной Двины) <i>А. П. Новоселов, Е. Н. Имант, Г. А. Дворянкин, Н. Ю. Матвеев</i>	158

Content

No 2, 2024

Impact of Ice Rain on Forests of Russky Island <i>A. V. Ivanov, D. G. Zamolodchikov, O. M. Kravchenko, and I. D. Soloviev</i>	77
Structure of Cenopopulations of <i>Heracleum sosnowskyi</i> and Mechanisms for Maintaining Their Stability under the North Conditions <i>I. V. Dalke, S. P. Maslova, I. G. Zakhozhiy, G. A. Golke, and Yu. A. Smotrina</i>	86
Non-Specific Animal Esterases as Biomarkers of Pesticide Pollution of Aquatic Ecosystems (Review) <i>A. G. Kinareikina, E. A. Silivanova, and D. N. Kyrov</i>	97
On the Issue of the Primary Sex Ratio in the Pied Flycatcher (<i>Ficedula hypoleuca</i>) <i>A. V. Artemyev, V. N. Veprintsev, and N. A. Karpechenko</i>	112
Functional Alpha Diversity: A New Distance-Based Measurement Calculations Technique That Accounts for Intraspecific Variability <i>M. V. Ushakov</i>	123
Comparative Analysis of Blood System Indicators of Three Species of Immature Forest Voles Under Conditions of Low Autumn Temperatures <i>E. A. Tarakhtii</i>	137
Communities of Soil-living Enchytraeids (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) of the European Part of Russia <i>M. I. Degtyarev, A. S. Zaitsev, M. A. Danilova, E. Yu. Zvyhaynaya, D. I. Korobushkin, D. A. Medvedev, R. A. Saifutdinov, and K. B. Gongalsky</i>	148

Short Communications

State of Zooplankton Communities in Lakes Bannoe (Solovetsky Archipelago) and Kholmovskoe (Northern Dvina River Basin) <i>A. P. Novoselov, E. N. Imant, G. A. Dvoryankin, and N. Yu. Matveev</i>	158
---	-----

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЛЕДЯНОГО ДОЖДЯ НА ЛЕСА НА ОСТРОВЕ РУССКИЙ

© 2024 г. А. В. Иванов^{а, *}, Д. Г. Замолодчиков^{б, с}, О. М. Кравченко^с, И. Д. Соловьев^с

^аИнститут геологии и природопользования ДВО РАН, Россия,
675000, Благовещенск, пер. Релочный, 1

^бЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия,
117234, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32

^сНациональный исследовательский университет “Высшая школа экономики”, Россия,
109028, Москва, бул. Покровский, 11

^сПриморская государственная сельскохозяйственная академия, Россия,
692510, Уссурийск, ул. Блюхера, 44

*e-mail: alexsandrkgg86@mail.ru

Поступило в редакцию 27.01.2023 г.

После доработки 08.11.2023 г.

Принята к публикации 18.11.2023 г.

Опасные погодные явления, число которых увеличивается с глобальным изменением климата, представляют угрозу для лесных экосистем на больших площадях. Сильный и разрушительный ледяной дождь прошел на юге Приморья 19 ноября 2020 г. В результате облома ветвей и стволов на территории о-ва Русский, входящей в состав Владивостокского городского округа, образовалось 9.4 ± 1.7 м³/га валежной древесины, что составило 4.8% от общего запаса стволовой древесины. Более трети всех деревьев лишились 50% кроны. Удельные потери фитомассы кроны, рассчитанные с использованием региональных аллометрических уравнений, оцениваются в 12.2 ± 2.1 т/га. Наиболее уязвимые к ледяному дождю виды (*Tilia amurensis* и *Betula dahurica*) представлены наиболее крупными деревьями, обладающими широкой кроной и большой долей ветвей в общей биомассе. Меньше пострадали виды нижней части полога (*Carpinus cordata* и *Acer mono*). Доля выпавшего запаса древостоя (по отношению к общему запасу) оказалась положительно связана с высотой над уровнем моря ($R^2 = 0.54$, $p = 0.039$), а средний диаметр насаждения значимо коррелировал с фитомассой отпавшей части крон ($R^2 = 0.51$, $p = 0.047$). Значения вегетационного индекса NDVI, полученные на основе снимков MODIS за сезоны 2020 и 2021 гг. (соответственно до и после нарушения), значимо различались.

Ключевые слова: ледяной дождь, изменение климата, о-в Русский, вторичные леса, фитомасса, валеж

DOI: 10.31857/S0367059724020014 EDN: DLFELE

На протяжении последних десятилетий увеличивается число опасных погодных явлений на территории России. С начала XXI в. число метеорологических опасных явлений выросло более чем в 2 раза и составляет уже более 550 в год [1, 2]. Одно из наиболее разрушительных опасных погодных явлений – ледяной дождь (ледяной шторм). В отличие от дождя и снега осадки в виде ледяного дождя формируются когда в нижней тропосфере происходит инверсия температуры: на высотах 1–2 км воздух теплее 0°C, а у поверхности земли температура остается отрицательной [3–5]. Толщина наледи на открытых поверхностях может достигать до 10–15 см. Ледяные дожди часто сопровождаются крупными нарушениями растительного покрова в лесах умеренной зоны с интервалами возврата от 5 до 100 лет [4, 6]. Образование больших масс льда в кронах деревьев может приводить к облому ветвей и стволов и гибели деревьев. Ущерб лесам после ледя-

ных дождей не ограничивается механическими повреждениями; ослабленные деревья становятся уязвимы к различным патогенам (насекомые, грибы, вирусы) [7].

Особенно сильный ущерб ледяные дожди несут на границе суши и океана, где чаще происходят столкновения разнотемпературных воздушных масс. Например, после ледяного дождя в январе 1998 г. на восточном побережье Северной Америки лесные насаждения были повреждены на площади 10 млн га [5, 8].

На территории России последствия ледяных дождей для лесных экосистем до настоящего времени не описывались. Единичные публикации посвящены оценке последствий от этих явлений в городских условиях [3, 9–11]. Сильный ледяной шторм произошел в южной части Приморского края 19 ноября 2020 г., при этом наиболее мощ-

ный ущерб был нанесен инфраструктуре и лесным экосистемам Владивостокского городского округа (п-ов Муравьева-Амурского, о-в Русский).

Цель настоящего исследования – описать состояние лесных насаждений о-ва Русский после ледяного дождя и выявить особенности нарушения структуры древостоев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Объект исследования – лесные экосистемы острова Русский, расположенного в Японском море, в 1 км от материка. Площадь острова составляет 9760 га. С использованием данных растрового слоя рельефа были получены высоты над уровнем моря пробных площадей: средняя высота над уровнем моря составляет 97 м при максимальной высотной отметке 204 м [12]. Среднегодовая температура воздуха составляет 6.0°C, среднегодовое количество осадков – 923 мм (метеостанция г. Владивостока). Леса острова не входят в лесной фонд и располагаются на землях обороны и безопасности и на землях населенных пунктов. Материалов лесоучетных работ для этой территории найти не удалось. Для оценки лесистости острова использовали данные “Tree canopy cover for year” проекта Global Forest Change на 2000 г. [13]. После обрезки слоя по контуру острова получили покрытую лесом площадь 8577 га. Таким образом, лесистость острова оценивается в 87.9%.

Растительность. Вследствие регулярных лесных пожаров коренной тип растительности – хвойно-широколиственные леса – сменился на вторичные растительные сообщества с домини-

рованием дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) [14].

Полевые работы выполняли в мае 2021 г. Облом ветвей и стволов наблюдался у деревьев по всей охваченной рекогносцировочным обследованием территории острова. После обследования были заложены 8 временных пробных площадей (ПП) (рис. 1), которые старались закладывать в типичных для разных частей острова местах, с охватом различных условий произрастания (см. табл. 1).

Пробные площади закладывали в типичных древостоях, наиболее представленных по площади в конкретной части острова; исключались участки с нехарактерным породным составом и явными антропогенными нарушениями (рубки,

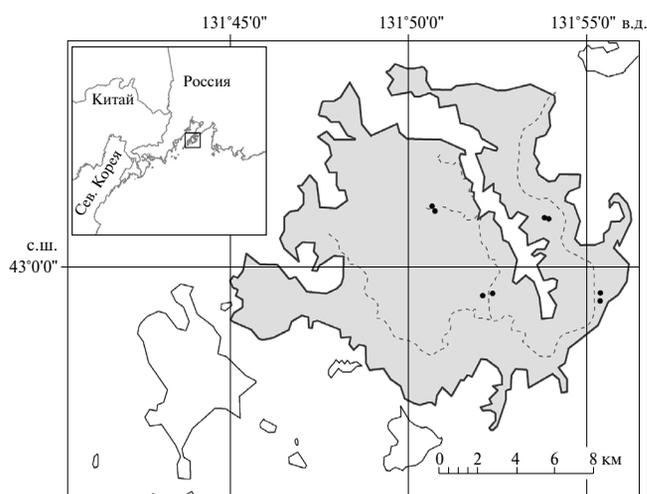


Рис. 1. Маршруты рекогносцировочного обследования (пунктирная линия) и временные пробные площади (черные точки) на территории о-ва Русский.

Таблица 1. Характеристика древостоев пробных площадей

№ ПП	Состав	Высота над уровнем моря, м	Средний диаметр, см	Густота, шт/га	Запас, м ³ /га
1	6Qm3Ta1Bd + Fm,Am	40	21.5 ± 1.8	522	193.4
2	5Ta3 Qm1Fm1Pt + Cc,Am,Pa	55	17.8 ± 0.9	900	191.0
3	5Qm2Ta2Bd1Fm + Bp,Pa	55	18.4 ± 0.7	789	174.5
4	7Qm3Ta + Fm,Bd	50	17.0 ± 0.6	756	126.7
5	4Qm4Ta2Am + Cc,Bd,Fm	130	21.0 ± 1.8	533	197.1
6	8Qm1Ta1Bd + Cc,Am	144	21.1 ± 1.6	556	190.0
7	4Ta3Fm2Am Pa + Qm,S,Ca	36	20.8 ± 1.5	656	223.4
8	4Ta3Fm2Qm1Bd + Am,Uj	30	20.5 ± 1.2	822	260.4

Обозначения видов: Qm – *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., Ta – *Tilia amurensis* Rupr., Bp – *Betula platyphylla* Sukaczew, Bd – *Betula dahurica* Pall., Fm – *Fraxinus mandshurica* Rupr., Am – *Acer mono* Maxim., Uj – *Ulmus japonica*, Sarg., Pt – *Populus tremula* L., Pa – *Phellodendron amurense* Rupr., Cc – *Carpinus cordata* Blume, S – *Salix* L., Ca – *Chosenia arbutifolia* A.K. Skvortsov. Состав древостоя рассчитан по доле запасов каждого вида. Знаком “+” обозначены виды, доля которых в запасе древостоя не превышала 5%.

объекты инфраструктуры), при этом пробные площади находились не ближе чем в 30 м от дорог. Исходя из простой структуры лесных насаждений (леса одноярусные, деревья размещены равномерно, дифференциация их по размерам выражена слабо) размеры пробных площадей были установлены 30×30 м. На каждой пробной площади выполняли сплошной пересчет древостоя — измеряли диаметр деревьев на высоте 1.3 м от поверхности почвы, начиная с 5 см. Всего на 8 ПП измерено 501 дерево. Для 1–3 доминирующих видов древостоя (в зависимости от доли участия) измеряли высоты у 8–12 деревьев каждого вида. Соотношение диаметров и высот (кривая высот) позволяет выбрать соответствующие таблицы для корректного определения объемов стволов и запасов насаждений [15]. Для каждого дерева на пробной площади визуально определяли долю потери кроны вследствие облома ветвей и ствола после ледяного дождя: от 0% — крона не повреждена до 100% — крона полностью отсутствует.

Расчет фитомассы деревьев и древостоев выполняли на основе данных, полученных ранее на территории Уссурийского лесничества. Рубка модельных деревьев выполнялась в августе 2015 и 2016 гг. после полного формирования листвы и хвои. Модельные деревья выбирали как средние по диаметру, высоте и размерам кроны для ступени толщины. Обрезку кроны производили вдоль по стволу, каждую секцию взвешивали с точностью 50 г на электронных весах грузоподъемностью 50 кг. У отделенной от ствола кроны производилась обрезка облиственных (охвоенных) побегов (древесная зелень). По разности общей массы кроны и скелета находили массу облиственных (охвоенных) побегов по секциям. Из обрезанных облиственных (охвоенных) побе-

гов каждой секции формировали навеску массой 200–300 г. В камеральных условиях в навесках отделяли листву (хвою), оставшиеся побеги взвешивали. После сушки (до постоянной массы) проводили повторное взвешивание и определяли содержание сухого вещества и плотность. Полученные значения использовали для пересчета массы листвы и скелета кроны из свежего состояния в абсолютно сухое. Ствол размечали по относительным длинам — 0; 0.1; 0.2; ... 0.9 H (где H — общая длина дерева) и по этим отметкам делили на 10 равных частей. Объем каждой части в коре и без коры вычисляли по формуле усеченного конуса, вершинной части — полного конуса. У секций на относительных высотах 0.2, 0.5 и 0.8 H выпиливали диски, у которых отделяли кору. Диски взвешивали с точностью до 0.1 г, затем в лабораторных условиях высушивали в термостатах при температуре 100–105°C до постоянной массы. По соотношению абсолютно сухой массы и объема образцов древесины и коры стволов рассчитывали их базисную плотность. Умножением базисной плотности на объемы древесины и коры соответствующих отрезков ствола получали абсолютно сухую массу древесины и коры ствола всего дерева.

Для определения фитомассы по трем фракциям (ствол в коре, ветви и листва) были построены региональные аллометрические уравнения. Первичные материалы по надземной фитомассе модельных деревьев, полученные на территории Уссурийского лесничества, опубликованы в работах [16–18], предшествующая версия аллометрических уравнений представлена в работе [19]. В табл. 2 для 10 видов лесообразователей о-ва Русский приводятся параметры аллометрических линейных уравнений, оценивающих над-

Таблица 2. Параметры линейного уравнения (1) для расчета запаса фракций надземной фитомассы деревьев 10 видов

Вид дерева	Ствол в коре				Ветви				Листва			
	k	b	R^2	p	k	b	R^2	p	k	b	R^2	p
<i>Fraxinus mandshurica</i>	210.4	10.8	0.98	<0.001	76.8	9.3	0.96	<0.001	7.0	0.5	0.76	<0.05
<i>Quercus mongolica</i>	242.8	8.3	0.99	<0.001	98.4	20.6	0.94	<0.001	6.3	0.3	0.94	<0.001
<i>Acer mono</i>	183.4	11.2	0.95	<0.001	63.8	3.4	0.94	<0.01	6.3	0.3	0.94	<0.001
<i>Ulmus japonica</i>	208.5	6.0	0.99	<0.001	67.9	7.6	0.92	<0.001	4.6	0.4	0.86	<0.01
<i>Tilia amurensis</i>	166.9	25.1	0.96	<0.001	42.8	2.6	0.94	<0.001	3.5	1.5	0.74	<0.05
<i>Betula platyphylla</i>	264.7	25.1	0.98	<0.001	94.0	30.2	0.94	<0.001	9.4	3.2	0.95	<0.001
<i>Populus tremula</i>	174.5	2.4	0.99	<0.001	32.7	10.8	0.93	<0.001	3.7	0.6	0.98	<0.001
<i>Phellodendron amurense</i>	159.7	2.9	0.97	<0.001	34.6	1.6	0.87	<0.01	1.0	2.7	0.52	0.07
<i>Betula dahurica</i>	186.9	14.5	0.99	<0.001	86.7	24.5	0.94	<0.001	5.1	1.2	0.95	<0.001
<i>Carpinus cordata</i>	290.5	12.4	0.98	<0.001	115.2	5.4	0.96	<0.001	9.0	0.3	0.84	<0.01

Примечание: k и b — коэффициенты уравнения (1), R^2 — коэффициент детерминации, p — уровень значимости.

земную фитомассу трех фракций (ствол в коре, ветви, листья) согласно выражению

$$P_i = kD^2 H + b, \quad (1)$$

где P_i – фитомасса i -й фракции (ствол с корой, ветви и листья); D – диаметр дерева на высоте 1.3 м, м; H – высота дерева, м.

Потерю запаса фитомассы кроны рассчитывали по произведению фитомассы ветвей и листвы на процент потери объема кроны, который определяли при визуальном осмотре кроны с нескольких точек. Также на пробной площади определяли запасы валежа, возникшего после ледяного дождя, методом линейных трансект, модифицированным и адаптированным для лесов Приморского края [20, 21]. Учитывали фрагменты валежа, пересекающие ленту землемерной рулетки, натянутой по периметру пробной площади; у каждого фрагмента измеряли наибольший и наименьший диаметры, длину и указывали вид дерева. Таким образом были получены две различные характеристики насаждений: запас ствольной валежной древесины и потери фитомассы крон, образовавшиеся после катастрофы.

NDVI. Для дополнительной характеристики последствий ледяного дождя получены значения вегетационного индекса NDVI до и после нарушения, которые успешно применяются в экологических исследованиях, в частности для мониторинга изменения состояния растительности [22]. Сезонную динамику NDVI для части территории острова получали на основе серии снимков MODIS с использованием online сервиса EO Browser (<https://www.sentinel-hub.com/explore/eobrowser/>). Индекс определяли для территории площадью 10 км² в северо-западной части острова (где инфраструктура была менее развита) за период 2017–2022 гг.

Анализ данных. Построение линейных моделей и оценку их коэффициентов выполняли в R-Studio [23]. Для определения значимости различий в средних показателях вегетационного индекса использовали критерий Стьюдента, предварительно выполнив проверку распределений на нормальность.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В составе насаждений доминируют *Quercus mongolica* и *Tilia amurensis*, которые занимают от 50 до 100% от общего запаса древостоев (см. табл.

1). Средние диаметры по пробным площадям варьируют от 17.0 ± 0.6 до 21.5 ± 1.8 см, что указывает на относительно молодой возраст лесов и слабую дифференциацию деревьев по размерам.

Абсолютные значения запасов валежа, возникшего после катастрофы, сильно изменяются по ПП: от 2.5 до 17.0 м³/га (коэффициент вариации CV = 50%) со средним значением 9.4 ± 1.7 м³/га. Доля валежа по отношению к запасу древостоя до нарушения также сильно варьирует (2–9 %). На основе среднего значения запаса валежной древесины была получена оценка общего запаса валежа на весь остров путем умножения на покрытую лесом площадь, которая составила 80.6 ± 14.6 тыс. м³. Для сравнения расчетная лесосека (максимальный разрешенный объем заготовки древесины) по всем видам рубок во Владивостокском лесничестве составляет 196 тыс. м³/год, из которых на дровяную древесину приходится 68 тыс. м³ (открытые данные лесохозяйственного регламента лесничества).

Все деревья (501 шт.) были сгруппированы по степени повреждения кроны: повреждено 0–25% кроны – 39% деревьев; повреждено 26–50% кроны – 26%; повреждено 51–75% кроны – 13%; повреждено 76–100% кроны – 22%. Таким образом, почти четверть деревьев из всего массива данных оказались лишены более чем 75% крон. Полученные результаты были экстраполированы на всю покрытую лесом площадь острова. Средние потери фитомассы кроны составили 12.2 ± 2.1 т/га, или 33%.

Разные виды деревьев оказались повреждены неодинаково (рис. 2). Максимальный ущерб нанесен деревьям *Betula dahurica* и *Tilia amurensis*. Крупные деревья этих видов имеют раскидистые кроны с толстыми ветвями первого порядка, часто отходящими от ствола под углами 70–90°, что обуславливает сильный изгибающий момент при образовании большой массы льда и с большой вероятностью приводит к перелому. Важным свойством древесины, связанным с сопротивлением, является максимальная изгибающая нагрузка до разрушения [4]. Наименее пострадали от катастрофы *Acer mono* и *Carpinus cordata* – деревья второй и третьей величины, преимущественно находящиеся под пологом основного древостоя и защищенные им. Вероятно, часть деревьев клена и граба оказались повреждены упавшими ветвями крупных деревьев.

Получены статистически значимые линейные зависимости между следующими характеристиками пробных площадей и размером нарушений. Относительная потеря запаса стволовой древесины положительно коррелирует с высотой над уровнем моря ($R^2 = 0.54$, $p = 0.039$). На больших высотах наблюдается более сильное разрушающее воздействие ледяного дождя, что, вероятно, связано с более благоприятными для образования льда температурными условиями. Из характеристик насаждения (см. табл. 1) наиболее связанным с фитомассой отпавшей части крон оказался средний диаметр древостоя ($R^2 = 0.51$, $p = 0.047$): в насаждениях с более крупными деревьями масса обломанных ветвей больше. Связь степени повреждения (по фитомассе кроны) с густотой древостоя характеризуется коэффициентом детерминации $R^2 = 0.48$, который оказался незначим ($p = 0.053$).

На рис. 3 показана динамика средних летних значений вегетационного индекса NDVI для сезонов 2017–2022 гг. Средние летние значения NDVI в 2020 и 2021 гг. составляют соответственно 0.906 ± 0.036 и 0.850 ± 0.024 и отличаются значительно ($n = 77$, $p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Выбранные 8 пробных площадей в целом характеризуют состояние лесов острова, которые находятся на завершающем этапе перехода от хвойно-широколиственных лесов к чистым дубовым или дубово-березовым древостоям. Полученные запасы насаждений $120\text{--}260 \text{ м}^3/\text{га}$ типичны для вторичных дубняков на юге Приморья [24].

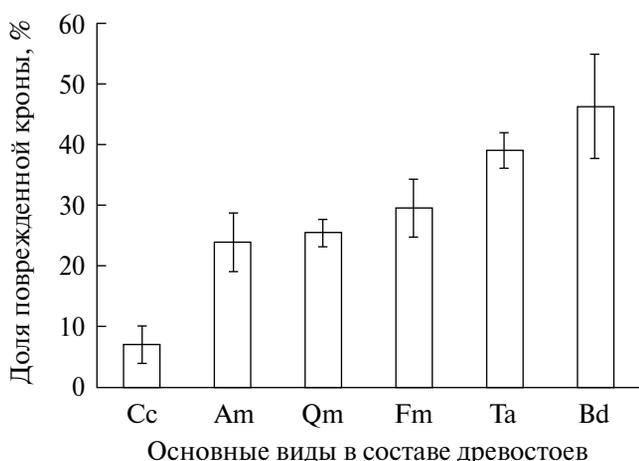


Рис. 2. Степень повреждения крон разных видов ледяным дождем (планки погрешностей показывают ошибку среднего). Обозначения видов см. в табл. 1.

На территории России до настоящего времени последствия ледяных дождей анализировали лишь в контексте разрушительных последствий в городах, где описываются единичные случаи выпадения деревьев [3, 9–11]. Наиболее изучено взаимодействие лесной растительности и ледяных дождей в США и Канаде [6, 25–27], в широтном аспекте близких к Приморью. Во время шторма 1998 г. диаметр гололедных отложений в городах Онтарио и Квебеке составлял 50–100 мм [6]. Диаметр гололедных отложений в г. Владивостоке 20 ноября 2020 г. составил 29 мм [11].

Результат об уязвимости деревьев на о-ве Русский подтверждает исследование, выполненное в смешанных лесах Канады [6], и различия в устойчивости между видами объясняются, в частности, особенностями архитектуры крон, что согласуется с нашими данными. В ходе наблюдений за последствиями ледяного дождя в Канаде (1998 г.) установлено, что более мелкие деревья, как правило, сгибались и оставались без повреждений, в то время как более крупные деревья теряли значительную часть своих ветвей [28]. На о-ве Русский также наиболее подверженными облому ветвей оказались крупные деревья. Найденная нами положительная связь между степенью повреждения ледяным дождем и диаметром ствола обнаружена и в лесах Южного Китая [29]. О влиянии густоты на повреждаемость ледяным дождем в исследованиях нет единого мнения [4].

Высоту над уровнем моря можно считать одним из факторов, определяющих ущерб от ледяного дождя. Как и в г. Владивостоке, в американских Аппалачах и лесах юго-восточного Квебека

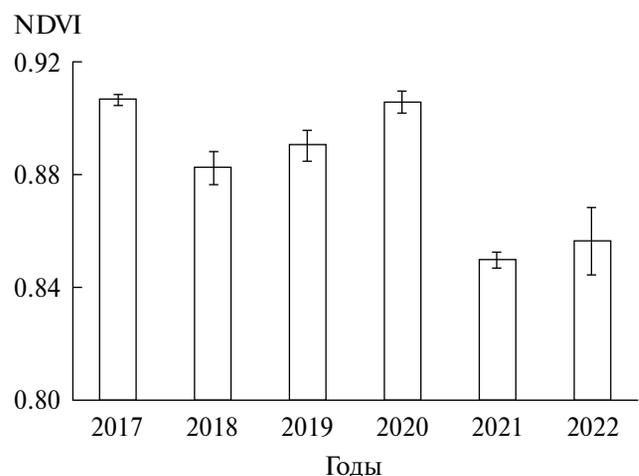


Рис. 3. Средние летние значения NDVI для северо-восточной части о-ва Русский в 2017–2022 гг. (по покрытию MODIS). Планками погрешностей показана ошибка средних значений.

(Канада) пространственная изменчивость повреждений от ледяного шторма оказалась положительно связана с высотой над уровнем моря и экспозицией [30, 31].

Оценка запасов поврежденной древесины имеет важное значение как для понимания масштаба опасного метеорологического явления, так и для расчета экономического ущерба. На фоне аналогичных событий в Северной Америке и Европе ледяной дождь в городском округе Владивостока был не таким катастрофическим. Например, ущерб от ледяного дождя в Словении составил 7 млн м³ [32]. В целом описанные в литературе случаи ледяных дождей были более разрушительными по сравнению с событием на юге Приморья, уничтожая иногда более четверти запаса древостоев [27]. Это может быть связано с различиями в температуре и циркуляции водных масс у побережий Америки и Азии [29]. Общие потери запаса для лесов Приморья не определены, однако последствия ледяного дождя в виде облома ветвей и изгиба стволов (единично) отмечались нами в радиусе по крайней мере 200 км от г. Владивостока. Уменьшение воздействия льда сверху вниз по профилю древостоя является закономерным и описано неоднократно [4, 6, 29] и даже подтверждено в эксперименте с искусственным ледяным дождем и лазерным сканированием образований льда, который подтвердил уменьшение толщины наледи в пологе древостоя [33].

Для разработки мероприятий по адаптации к ледяному дождю важнейшим свойством видов является их способность восстанавливаться после повреждений [6]. Виды деревьев очень сильно различаются по этой способности. Полноценно адаптационный потенциал деревьев и древостоев на о-ве Русский может быть оценен лишь при повторных обследованиях пробных площадей в ходе длительного мониторинга. Однако уже сейчас следует разрабатывать проект адаптационных мероприятий, имея в виду учащение неблагоприятных метеорологических явлений в будущем. Существуют регионы, где ледяные бури являются одним из основных нарушений, определяющих особенности роста, структуры и разнообразия лесных фитоценозов [27].

В ряде исследований [26, 30, 34] проиллюстрирована целесообразность использования вегетационных индексов для оценки последствий ледяного дождя. Поскольку облом ветвей происходит преимущественно равномерно по всему пологу древостоя, уменьшение летних значений

вегетационных индексов заметно на снимках любого разрешения. Последствия сильного ледяного дождя могут проявляться в течение нескольких лет после нарушения; таким образом, ледяной дождь выступает как фактор динамики лесных растительных сообществ [30]. Даже спустя два года после нарушения среднее летнее значение NDVI остается существенно ниже, чем до ледяного дождя (см. рис. 3), однако заметно и его увеличение к 2022 г. В сентябре 2020 г. на юге Приморского края зафиксированы ураганные порывы ветра, вызванные тайфуном “Майсак”, который нанес серьезный ущерб лесным экосистемам. Исследования, выполненные на территории Ботанического сада-института ДВО РАН, показали, что основной тип повреждений после тайфуна – выпадение деревьев полностью [35]. На о-ве Русский подавляющая часть древесной мортмассы образована вследствие облома ветвей (выпадения деревьев на пробных площадях не зафиксировано). Причиной изменения вегетационного индекса летом 2021 г. (см. рис. 3) следует считать ледяной дождь 2020 г.

Ледяной дождь способствует заселению древостоев насекомыми и поражению дереворазрушающими грибами [4, 7]. Для вторичных лесов о-ва Русский на фоне регулярных пожаров и растущего антропогенного пресса следует ожидать сильный дополнительный ущерб в связи с распространением патогенов и неодинаковой скоростью восстановления у разных видов и разных особей [36]. Также массовый облом ветвей и стволов в лесных насаждениях увеличивает риск возникновения лесных пожаров [25]. Беглые низовые весенние пожары на юге Приморья при наличии больших запасов горючих материалов могут перейти в устойчивые, влекущие гибель древостоев. В настоящее время пожарной обстановкой на о-ве Русский обеспокоена общественность, и лесное ведомство принимает решение о расчистке лесов от выпавших стволов и ветвей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные насаждения в прибрежной полосе залива Петра Великого оказались подверженными воздействию ледяного дождя. Эти насаждения являются вторичными, имеют пирогенное происхождение и мало адаптированы к дополнительным физическим воздействиям. Обследование лесов, выполненное спустя 6 мес. после катастрофы, предоставляет предварительную лесоводственную оценку состояния лесов о-ва Русский и позволяет понять масштаб наруше-

ния структуры древостоев и степень уязвимости видов деревьев. В целом леса о-ва Русский и Владивостокского городского округа уязвимы к ледяным дождям. Применение каких-либо лесохозяйственных мер по ликвидации последствий произошедшего нарушения и использованию технологий формирования устойчивых насаждений осложняются статусом лесов острова, которые не входят в государственный лесной фонд. В ближайшее время на территориях, сильно пострадавших от ледяного дождя, необходимы активные меры по организации системного лесопатологического мониторинга.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2020 год. М.: Росгидромет, 2021. 205 с.
2. IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Vex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge: Cambridge University Press, United Kingdom and New York, N.Y., USA, 1535 p.
3. Вильфанд Р.М., Голубев А.Д. Метеорологические условия выпадения ледяных дождей 25–26 декабря 2010 г. над центром европейской части России // Лед и снег. 2011. № 3 (115). С. 119–124.
4. Bragg D.C., Shelton M.G., Zeide B. Impacts and management implications of ice storms on forests in the southern United States // Forest Ecology and Management. 2003. V. 186 (1–3). P. 99–123. doi:10.1016/S0378-1127(03)00230-5
5. Калинин Н.А., Смородин Б.Л. Редкое явление замерзающего дождя в Пермском крае // Метеорология и гидрология. 2012. № 8. С. 27–35.
6. Deschenes E., Brice M.-H., Brisson J. Long-term impact of a major ice storm on tree mortality in an old-growth forest // Forest Ecology and Management. 2019. V. 448. P. 386–394. doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.018
7. Марфенина О.Е., Иванова А.Е., Глушакова А.М. и др. Грибные эпифиты древесных растений после “ледяного дождя” // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 6. С. 377–384.
8. Miller-Weeks M., Eagar C., Petersen C.M. The northeastern ice storm, 1998 : a forest damage assessment for New York, Vermont, New Hampshire, and Maine. N.Y.: North East State Foresters Association, 1999. 32 p.
9. Голубев А.Д., Кабак А.М., Никольская Н.А. и др. Ледяной дождь в Москве, Московской области и прилегающих областях центра европейской территории России 25–26 декабря 2010 г. // Тр. Гидрометеорологического научно-исследовательского центра Российской Федерации. 2013. № 349. С. 214–230.
10. Ананьева А.Е., Болотин С.Н. Воздействие ледяного дождя в Краснодаре на памятники природы // Курортно-рекреационный комплекс в системе регионального развития: инновационные подходы. 2014. № 1. С. 121–124.
11. Леонов И.И., Соколичина Н.Н. Условия формирования ледяного шторма во Владивостоке в ноябре 2020 года // Гидрометеорологические исследования и прогнозы. 2021. № 4 (382). С. 69–83.
12. Amatulli G., Domisch S., Tuanmu M.-N. et al. A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling // Scientific. 2018. V. 5. № 180040. doi:10.1038/sdata.2018.40
13. Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R. et al. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change // Science. 2013. V. 342 (6160). P. 850–853. doi.org/10.1126/science.1244693
14. Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
15. Справочник для учета лесных ресурсов Дальнего Востока. Отв. сост. и науч. ред. В.Н. Корякин. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2010. 525 с.
16. Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Акимов Р.Ю. и др. Надземная фитомасса и квалиметрия некоторых древесных пород Южного Сихотэ-Алиня // Эко-потенциал. 2015. № 1 (9). С. 41–50.

17. Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Иванов А.В. и др. Надземная фитомасса деревьев в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Сообщ. 3 // Эко-потенциал. 2016. № 1 (13). С. 32–36.
18. Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Пауков Д.В. и др. Надземная фитомасса деревьев в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Сообщ. 2 // Эко-потенциал. 2015. № 4 (12). С. 28–31.
19. Иванов А.В., Касаткин А.С., Мудрак В.П., Замолодчиков Д.Г. Надземная фитомасса древостоев хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья // Лесоведение. 2018. № 6. С. 454–463.
20. Грабовский В.И., Замолодчиков Д.Г. Модели оценки запасов валежа по данным учетов на трансектах // Лесоведение. 2012. № 2. С. 66–73.
21. Иванов А.В., Замолодчиков Д.Г., Лошаков С.Ю. и др. Вклад крупных древесных остатков в биогенный цикл углерода хвойно-широколиственных лесов юга Дальнего Востока России // Лесоведение. 2020. № 4. С. 357–366.
22. Черепанов А.С. Вегетационные индексы // Геома-тика. 2011. № 2. С. 98–102.
23. R Core Team 2021 R. A Lang. Environ. Stat. Comput. R Found. Stat. Comput. 2020.
24. Ivanov A.V., Ivanova E.V., Gamaeva S.V. Changes in the diversity of conifer–broadleaf forests of Southern Primorye resulting from selective logging and fires // Russ. Journal of Ecology. 2022. V. 53. № 2. P. 83–90. doi: 10.1134/S1067413622020047
25. Irland L.C. Ice storms and forest impacts // The Science of the Total Environment. 2000. V. 262. P. 231–242. doi: 10.1016/S0048-9697(00)00525-8
26. Olthof I., King D.J., Lautenschlager R.A. Mapping deciduous forest ice storm damage using Landsat and environmental data // Remote Sensing of Environment. 2004. V. 89. P. 484–496. doi:10.1016/j.rse.2003.11.010
27. Lafon C.W. Forest disturbance by ice storms in *Quercus* forests of the southern Appalachian Mountains, USA // Ecoscience. 2006. V. 13. P. 30–43. [http://doi.org/10.2980/1195-6860\(2006\)13\[30:FDBISI\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.2980/1195-6860(2006)13[30:FDBISI]2.0.CO;2)
28. Proulx O.J., Greene D.F. The relationship between ice thickness and northern hardwood tree damage during ice storms // Can. J. For. Res. 2001. V. 31. P. 1758–1767.
29. Zhu L., Zhou T., Chen B., Peng S. How does tree age influence damage and recovery in forests impacted by freezing rain and snow? // Science China Life Sciences. 2015. V. 58. P. 472–479. doi: 10.1007/s11427-014-4722-2
30. Stueve K.M., Lafon C.W., Isaacs R.E. Spatial patterns of ice storm disturbance on a forested landscape in the Appalachian Mountains, Virginia // Area. 2007. V. 39. P. 20–30. doi: 10.1111/j.1475-4762.2007.00722.x
31. Duguay S.M., Arii K., Hooper M. et al. Ice storm damage and early recovery in an old-growth forest // Environ Monit. and Assess. 2001. V. 67. P. 97–108. doi.org/10.1023/A:1006464511158
32. Unay-Gailhard I., Bojnec S. Public support effect on natural disaster management: A case study of ice storms in forests in Slovenia // Land Use Policy. 2020. V. 95. P. 1–13. doi: 10.1016/j.landusepol.2019.01.014
33. Nock C.A., Lecigne B., Taugourdeau O. et al. Linking ice accretion and crown structure: towards a model of the effect of freezing rain on tree canopies // Annals of Botany. 2016. V. 117. P. 1163–73. doi: 10.1093/aob/mcw059
34. Millward A.A., Kraft C.E. Physical influences of landscape on a large-extent ecological disturbance: the northeastern North American ice storm of 1998 // Landscape Ecology. 2004. V. 19. P. 99–111.
35. Dziziurova V.D., Korznikov K.A., Petrenko T.Y. et al. Assessment of the mixed coniferousbroadleaved forest canopy disturbance induced by typhoon Maysak (2020) using drone-borne images near Vladivostok, Russia // Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation. 2022. V. 11. № 2. С. 81–87.
36. Shortle W.C., Smith K.T., Dudzik K.R. Tree Survival and Growth Following Ice Storm Injury. Res. Pap. NE-723. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station, 2003. 4 p.

IMPACT OF ICE RAIN ON FORESTS OF RUSSKY ISLAND**A. V. Ivanov^{1, *}, D. G. Zamolodchikov^{2, 3}, O. M. Kravchenko³, I. D. Soloviev³**¹*Institute of Geology and Nature Management, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, 675000, Russia*²*Center for Forest Ecology and Productivity, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117234, Russia*³*National Research University "Higher School of Economics", Moscow, 109028, Russia*⁴*Primorskaya State Agricultural Academy, Ussuriysk, 692510, Russia***e-mail: aleksandr86@mail.ru*

Abstract—Hazardous weather events, which are increasing in frequency with global climate change, pose a threat to forest ecosystems over large areas. Heavy and destructive icy rain occurred in the south of Primorye on November 19, 2020. As a result of the breaking of branches and trunks on the territory of Russky Island, which is part of the Vladivostok urban district, 9.4 ± 1.7 m³/ha of dead fallen wood, which amounted to 4.8% of the total stock of stem wood, was produced. More than a third of all trees lost 50% of their crown. Specific losses of crown phytomass, calculated using regional allometric equations, are estimated at 12.2 ± 2.1 t/ha. The species that were most vulnerable to ice rain (*Tilia amurensis* and *Betula dahurica*) were represented by the largest trees, with a wide crown and a large proportion of branches in the total biomass. Lower canopy species (*Carpinus cordata* and *Acer mono*) were less affected. The share of the fallen stock of the forest stand (in relation to the total stock) was positively related to the height above sea level ($R^2 = 0.54$, $p = 0.039$), and the average diameter of the stand was significantly correlated with the phytomass of the fallen part of the crowns ($R^2 = 0.51$, $p = 0.047$). NDVI vegetation index values obtained from MODIS images for the 2020 and 2021 seasons (before and after the disturbance, respectively) differed significantly.

Keywords: ice rain, climate change, Russky Island, secondary forests, phytomass, deadwood

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *HERACLEUM SOSNOWSKYI* И МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ИХ УСТОЙЧИВОСТИ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

© 2024 г. И. В. Далькэ^{а,*}, С. П. Маслова^а, И. Г. Захожий^а, Г. А. Гольке^б,
Ю. А. Смотрина^{а,б}

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

^бФГБОУ ВО “СГУ им. Питирима Сорокина”, Россия, 167001, Сыктывкар, просп. Октябрьский, 55

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

Поступила в редакцию 22.08.2023 г.

После доработки 01.11.2023 г.

Принята к публикации 17.11.2023 г.

Исследованы рост и продуктивность, ритм развития, онтогенетическая и пространственная структура ценопопуляций борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на территории Республики Коми. Продолжительность вегетации *H. sosnowskyi* составляла 180–190 дней за счет ранневесеннего прорастания семян и длительной осенней вегетации прегенеративных особей. Изученные ЦП *H. sosnowskyi* характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами, высокими индексами восстановления, что характеризует их как молодые, самовозобновляющиеся. Наибольшую численность в расчете на единицу площади имели ювенильные (710–1700 особей/м²), наименьшую (от 1 до 3 особей/м²) – генеративные растения. Средняя плотность иматурных особей составляла 4–7 шт/м², виргинильных – 12–16 шт/м². Обнаружено отсутствие проростков в период цветения растений, что является следствием синхронного прорастания мерикарпиев и быстрого прохождения этапа послевсходового развития. Растения приступали к цветению в возрасте 2–6 полных лет, максимальный срок жизни особей составил 7 лет. Растения *H. sosnowskyi* характеризовались высокой продуктивностью, формируя до 15 кг/м² сырой фитомассы, половину которой составляли генеративные особи. Основная часть ассимилирующей поверхности генеративных особей располагалась в верхних слоях (по типу “перевернутая пирамида”) и поглощала около 70% поступающей ФАР. Выявленные механизмы самоподдержания ЦП опосредуют распространение и удержание захваченных территорий растениями *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала.

Ключевые слова: *Heracleum sosnowskyi*, ценопопуляции, онтогенетический спектр, фенология, морфоструктура, фитомасса, архитектоника, Республика Коми

DOI: 10.31857/S0367059724020025 EDN: DLEQCR

Стратегия жизни растений определяется оптимизацией длительности онтогенеза, способами и темпами размножения, аллокацией и долговечностью фитомассы, индивидуальными особенностями роста и развития. Основой для изучения жизненного цикла, выявления эколого-фитоценологических и онтогенетических стратегий вида являются популяционные исследования [1–3]. Значительный интерес представляет изучение биологии и экологии, определение адаптационных способностей инвазионных видов растений, способных к быстрому расселению и натурализации вне естественного ареала [4, 5].

Высокорослые борщевики (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum* и *H. persicum*), за-

нимающие обширные вторичные ареалы на территории Европы, являются агрессивными инвазионными растениями [6, 7]. В условиях вторичного ареала эти виды доминируют в составе маловидовых растительных сообществ, сформированных в постагрогенных ландшафтах и на трансформированных территориях. Борщевики поддерживают высокую семенную продуктивность, эффективно используют ресурсы среды и хорошо восстанавливаются после повреждения [8–12]. Учитывая высокие темпы расселения и продолжающуюся экспансию растений рода *Heracleum*, оценка их инвазионного потенциала остается актуальной [13–19]. Для более глубокого понимания и управления распространением видов рода *Heracleum* во вторичном ареале не-

обходимо изучение структурно-функциональных характеристик растений в ценопопуляциях, определяющих самоподдержание и расселение вида.

Цель настоящей работы – изучение роста и ритмов развития, продуктивности, онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Heracleum sosnowskyi* в условиях Севера. Исследование направлено на выявление механизмов, обеспечивающих устойчивость биологического вторжения инвазионного вида на организменном и популяционном уровнях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. *Heracleum sosnowskyi* Manden. (борщевик Сосновского) – многолетний, летнезеленый, травянистый, стержнекорневой, моноподиально нарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом. Подземная часть растений *H. sosnowskyi* представлена погруженным каудексом, на верхушке которого закладывается терминальная зимующая почка возобновления. Главный корень ветвится до 3–4-го порядков, корни имеют контрактильные свойства. Репродуктивный стебель полый, до 3 м и более в длину. Прикорневые (розеточные) и стеблевые листья тройчато- или перистосложные. Зонтики многочисленные, 5–7 шт; центральный зонтик самый крупный [20, 21]. В условиях Европейского Северо-Востока России потенциальная семенная продуктивность *H. sosnowskyi* составляет 15–20 тыс. мерикарпиев на одно генеративное растение [8].

В жизненном цикле *H. sosnowskyi* выделяют четыре периода: латентный, виргинильный, генеративный и сенильный. Период покоя у семян длится несколько месяцев и обусловлен недоразвитием зародыша. Дозревание зародыша происходит при низких температурах (+2...5°). Для семян характерен надземный тип прорастания, полевая всхожесть составляет 20–70%. Виргинильный период длится от 1 до 5 (и более) лет. После короткого периода всходов, появления корешка и гипокотила, несущего семядоли, формируется первый настоящий лист. Дальнейшее развитие связано с образованием прикорневых листьев, активным ростом надземных и подземных органов. Генеративный период длится один вегетационный сезон. Сенильный период наступает после созревания плодов и характеризуется постепенным отмиранием надземных органов и корневой системы [20].

Район исследований и отбор образцов. Сбор данных проводили в юго-западной части Республики Коми (МОГО Сыктывкар и Княжпогостский р-он). Климат территории холодный (континентальный) без сухого сезона, с холодным летом. Среднегодовая температура воздуха около +1°С. Среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) около 17°С, самого холодного (января) около –16°С. Годовое количество осадков составляет 600–700 мм. Появление снежного покрова наблюдается в середине октября, устойчивый снежный покров формируется в первой декаде ноября, сход снежного покрова отмечается в конце апреля – первых числах мая. Переход средней суточной температуры через 0°С весной происходит во второй декаде апреля, осенью – в начале октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней [22].

Экспериментальные участки с ценопопуляциями (ЦП) *H. sosnowskyi* были локализованы на залежных землях (ЦП 1, ЦП 4, ЦП 5) или на территории заброшенных огородов (ЦП 2, ЦП 3, ЦП 6) и приурочены к водоразделам либо надпойменным террасам. Почвенный покров рассматриваемых площадей до начала сельскохозяйственного освоения был представлен автоморфными почвами. Растительный покров представлен злаково-разнотравными сообществами с доминированием *H. sosnowskyi*; к видам травянистых растений с высоким постоянством относились *Urtica dioica*, *Poa pratensis*, *Symphytum asperum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigejos*, *Artemisia vulgaris*, *Festuca pratensis*, *Chrysosplenium alternifolium*, их обилие составляло около 5–10%. Географические координаты участков: ЦП 1 – 61.645695° с. ш., 50.731816° в. д.; ЦП 2 – 61.638128° с. ш., 50.832044° в. д.; ЦП 3 – 61.650820° с. ш., 50.841117° в. д.; ЦП 4 – 61.607331° с. ш., 50.735631° в. д.; ЦП 5 – 62.268674° с. ш., 50.661795° в. д.; ЦП 6 – 61.702186° с. ш., 50.818812° в. д. Площадь ЦП *H. sosnowskyi* варьировала от 0.3 до 6 га и составляла в среднем 1 га.

Участки проведения работ не подвергались отчуждению фитомассы, обработке гербицидами и иным мероприятиям, направленным на борьбу с сорной растительностью. По результатам собственных маршрутных исследований и на основании анализа пространственно-привязанных изображений земной поверхности, доступных в режиме панорамы местности картографических сервисов Google Maps (<https://www.google.ru/maps>), Google Earth Pro (<https://www.google.com/>

intl/ru/earth/versions), возраст изученных ЦП *H. sosnowskyi* превышал 10 лет.

Фенологические наблюдения за растениями *H. sosnowskyi* осуществляли с апреля по октябрь в 2021 и 2022 гг. Исследования структуры ЦП проведены в период цветения генеративных особей (июнь – июль). В ЦП 1 и ЦП 5 закладывали учетные площадки размером 1×1 м, на которых выкапывали все растения, за исключением ювенильных особей. Для отбора и учета ювенильных особей и семян использовали цилиндрический почвенный пробоотборник с внутренним диаметром 10.5 см и высотой 5 см. В почвенных пробах определяли количество семян и ювенильных растений, после чего рассчитывали их численность на единицу площади.

Онтогенетические состояния растений оценивали по форме и степени расчлененности листовой пластинки [9, 21]. Выделяли: проростки (*p*) – однопобеговые особи с двумя продолговатыми семядолями и/или одним простым округлым листом; ювенильные (*j*) – однопобеговые особи с 1–2 (3) тройчато-лопастными листьями; имматурные (*im*) – особи с 1–2 (3) тройчато-лопастными листьями, лопасти с неравномерно пильчато-зубчатым краем; виргинильные (*v*) – особи с несколькими розеточными побегами с тройчато- или перисто-сложными листьями; генеративные (*g*) – особи с репродуктивным и розеточными побегами.

Онтогенетические спектры ЦП сравнивали с использованием показателя сходства (*r*) на основании учета частот общих онтогенетических состояний. Индекс восстановления (I_B) ценопопуляций рассчитывали на основе числа потомков, приходящихся на одну генеративную особь [3].

Для оценки морфометрических характеристик растений и пространственной структуры ценопопуляции *H. sosnowskyi* измеряли массу надземных и подземных органов, длину и диаметр (*y* основания) репродуктивного побега, наибольшую длину листьев с черешками, глубину залегания почки возобновления. Репродуктивное усилие рассчитывали как долю массы соцветий от общей массы генеративной особи [2].

Площадь листьев определяли на основе анализа фотографий, размещенных на вертикальной поверхности листовых пластин с помощью программы ImageJ [23]. Углы наклона черешков листьев и листовых пластинок измеряли по фо-

тографиям профилей зарослей растений также с помощью программы ImageJ [23]. Календарный возраст растений *H. sosnowskyi* оценивали по количеству годичных приростов на продольном срезе каудекса [19].

Поступление фотосинтетической активной радиации (ФАР) измеряли с помощью квантового датчика Li-190SA (Licor Inc., США). Сумму активных температур (САТ) рассчитывали исходя из сведений о среднесуточной температуре воздуха на основании данных метеостанции г. Сыктывкара (индекс ВМО 23804), полученных на ресурсе “Расписание погоды” (<https://rp5.ru>).

В тексте, таблицах и на рисунках приведены средние значения и стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ритм сезонного развития. Фенологические наблюдения показали, что растения *H. sosnowskyi* опережали аборигенные травянистые виды по срокам начала вегетации на 10–15 дней. Появление всходов и начало отрастания ювенильных и имматурных особей *H. sosnowskyi* отмечали в середине апреля – начале мая, после схода снежного покрова (см. рис. 1). Через 7–10 дней разворачивались розеточные листья виргинильных и генеративных растений. Спустя 49–63 дня после отрастания растения начинали бутонизировать. Массовое цветение наблюдали в первой декаде июля, когда накопленная сумма среднесуточных температур более 5°C превышала 1000°C. Начало плодоношения приходилось на середину июля. Во второй декаде августа начинали отмирать прикорневые и стеблевые листья генеративных особей, началось опадение семян. Основная часть семян осыпалась из соцветий в сентябре. Прегенеративные особи сохраняли жизнеспособность до осенних заморозков и появления снежного покрова во второй или третьей декадах октября. Общий период вегетации *H. sosnowskyi* составлял 180–190 дней.

Онтогенетическая и возрастная структура ценопопуляций. Изучение онтогенетических состояний растений *H. sosnowskyi* в период цветения генеративных особей (июнь – июль) выявило отсутствие в составе ЦП проростков (*p*) (см. табл. 1). Численность ювенильных особей (*j*) достигала 1699 шт/м². Средняя плотность растений в имматурном (*im*) состоянии составляла 4–7 шт/м², виргинильных особей (*v*) – 12–16 шт/м². Минимальная численность в составе ЦП отмечена

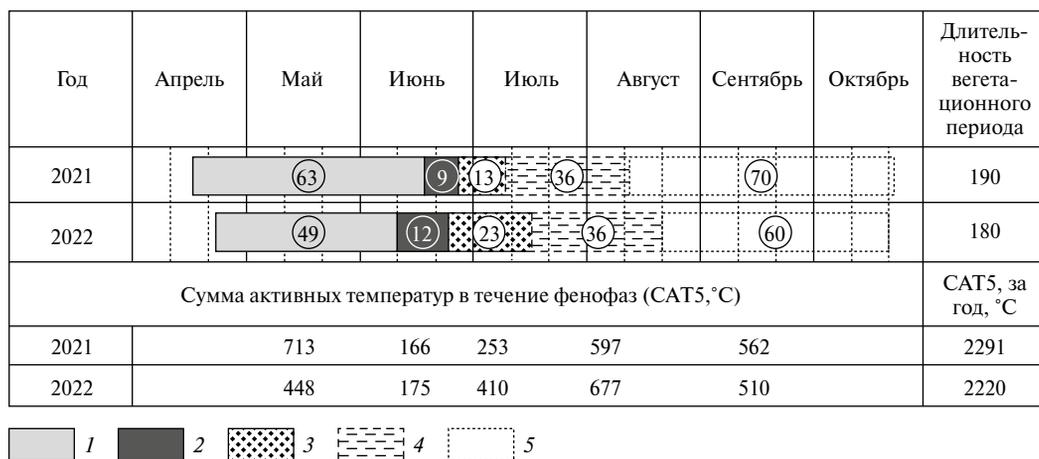


Рис. 1. Сроки прохождения фенофаз растениями *Heracleum sosnowskyi* и теплообеспеченность территории суммой активных температур $> 5^\circ\text{C}$ (CAT5, °C): 1 – появление всходов и вегетативный рост растений, 2 – бутонизация, 3 – цветение, 4 – плодоношение, 5 – расселение плодов и отмирание надземной части растений. Цифры в кружках обозначают продолжительность фенофаз в днях. Представлены данные для ЦП 1–6.

для генеративных особей (g) – 1–3 шт/м². Абсолютная плотность (число особей вида, которое приходится на единицу площади) для растений разных возрастных состояний характеризовалась значительной изменчивостью. Так, в ЦП 1 коэффициент вариации (CV) этого показателя достигал 78% для ювенильных особей. Индексы восстановления ЦП (I_B) были высокими и составляли для ЦП 1 – 1718, для ЦП 2 – 365.

Изучение календарного возраста растений *H. sosnowskyi* различных онтогенетических групп показало, что большинство ювенильных особей (более 95% растений небольшого габитуса с 1–2 округлыми или раздельными листьями) были представлены растениями текущего года развития или в возрасте одного полного года жизни (см. табл. 1). Остальные онтогенетические группы (im , v , g) в составе ЦП включали растения в возрасте от 1 до 7 полных лет. Средний календарный возраст генеративных особей составил 3 полных года.

Морфоструктура надземных и подземных органов. В летний период генеративные особи, имеющие наибольший габитус, формировали внешний вид травянистых сообществ с доминированием *H. sosnowskyi*. В период цветения длина репродуктивного побега генеративных особей достигала 3–3.5 м (см. табл. 2). Общее количество прикорневых (розеточных) и стеблевых листьев было в среднем 7 шт. Длина прикорневых листьев (листовая пластинка и черешок листа) у генеративных особей составляла 200 см, общая площадь листьев – 138 дм²/особь. Каждая генеративная особь накапливала в среднем 4.5 кг сырой массы, при этом на надземные органы приходилось около 80% фитомассы. Доля соцветий в общей массе – 11%, подземной части – 18%. Почки возобновления были погружены в почву на глубину около 14 см.

В середине вегетационного периода прегенеративные особи *H. sosnowskyi* характеризовались значительной изменчивостью морфологических

Таблица 1. Плотность и календарный возраст растений разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях (ЦП) *Heracleum sosnowskyi* (июнь – июль 2021 г.)

Показатель	Онтогенетическое состояние					
	se	p	j	im	v	g
Количество растений в ЦП 1, шт/м ²	161 ± 124	0	1699 ± 1329	7 ± 3	16 ± 2	1 ± 1
Количество растений в ЦП 5, шт/м ²	192 ± 129	0	709 ± 506	4 ± 2	12 ± 7	2 ± 1
Календарный возраст, полных лет*	0 (текущий год жизни)		0–1	1–5	2–7	3–4

Примечание: se – семена, p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g – генеративные особи; * – минимум и максимум.

Таблица 2. Морфофизиологические характеристики растений *Heracleum sosnowskyi* (июнь – июль 2021 и 2022 гг.)

Показатель	Генеративная особь (N = 29)	Имматурные и виргинильные особи (N = 335)
Общая длина каудекса и корней, см	63 ± 15	25 ± 12
Диаметр каудекса (максимальный), см	8 ± 1	2 ± 2
Глубина залегания почки возобновления, см	14 ± 5	7 ± 3
Длина листа (максимальная), см	200 ± 25	97 ± 53
Длина репродуктивного побега, см	295 ± 34	-
Количество листьев, шт/особь	7 ± 2	2 ± 1
Площадь листьев, дм ² /особь	138 ± 61	13 ± 25
Общая фитомасса, г/особь	4526 ± 2959	265 ± 530

Примечание. Представлены данные для ЦП 1–6.

показателей. Длина листа варьировала в диапазоне 43–155 см для имматурных растений и 57–230 см для виргинильных. Существенное варьирование абсолютных значений было характерно и для других количественных признаков (см. табл. 2). Средние значения наибольшей длины листа для данной группы (*im* и *v* растения) составляли 97 см, площадь листьев одной особи – 13 дм². Растения накапливали 265 г сырой массы, 75% которой приходилось на надземные органы. Средняя длина корней – 25 см, диаметр каудекса – 2 см. Почки возобновления были погружены в почву на глубину от 2 до 18 см.

Ювенильные особи *H. sosnowskyi* характеризовались небольшими размерами: длина листа не превышала 10 см, длина корневой системы составляла 5–8 см, общая площадь листьев – менее 10 см². Масса ювенильной особи не превышала 0.5 г. Следует отметить, что в летний период (июнь – июль) значительная часть ювенильных растений не имела листовых пластинок и черешков и находилась в состоянии вынужденного покоя. Доля ювенильных растений в состоянии покоя составляла от 39 % в ЦП 6 до 48% в ЦП 1.

Накопление фитомассы и рост листовой поверхности. Накопление фитомассы отмечали от начала разворачивания листьев зимующими растениями *H. sosnowskyi* (апрель – май) до наступления периода плодоношения в июле (см. рис. 2). В период максимального развития растений запасы фитомассы составляли в среднем 15 кг/м². На отдельных учетных площадках этот показатель достигал 25 кг (см. рис. 2). Вклад генеративных особей в общую фитомассу составлял в среднем 50–65%. Большая часть (свыше 60%) органического вещества, формируемого генеративными особями, приходилась на стебли ре-

продуктивных побегов и черешки листьев. Доля листьев в общей фитомассе составляла 15%.

Площадь листовой поверхности растений менялась синхронно с накоплением фитомассы (см. рис. 2). В июле площадь листьев генеративных растений варьировала от 30 до 245 дм²/особь и была на порядок выше, чем у прегенеративных особей (см. табл. 2).

Архитектоника сообществ и радиационный режим. Изучение пространственной структуры ЦП, проведенное в период максимального накопления фитомассы (июнь – июль), позволило выделить в травянистых сообществах с доминированием *H. sosnowskyi* несколько горизонтальных слоев. В приземном слое (0–50 см над поверхностью почвы) размещались листья ювенильных особей. Выше были расположены два слоя (50–100 см и 100–150 см), образованные преимущественно листьями имматурных и виргинильных растений. В верхнем слое (> 150 см над поверхностью почвы) доминировали прикорневые и стеблевые листья генеративных особей. В пределах выделенных слоев отмечали значительное изменение площади ассимиляционных органов (от 6 до 388 дм²/м²) и условий освещения листьев (см. рис. 3). Распределение общей массы листьев (листовой пластинки и черешка листа), слагающих тот или иной слой, также было ассиметричным (от 13 до 1844 г/м²) с минимумом в приземном и максимумом в верхнем слоях.

В июле, при максимальном развитии ассимиляционных органов виргинильных и генеративных особей и увеличении листового индекса ЦП до 4–6 (см. рис. 2), в приземный слой поступало 10–20 мкмоль/м²с ФАР, что составляло менее 2% от общей интенсивности светового потока.

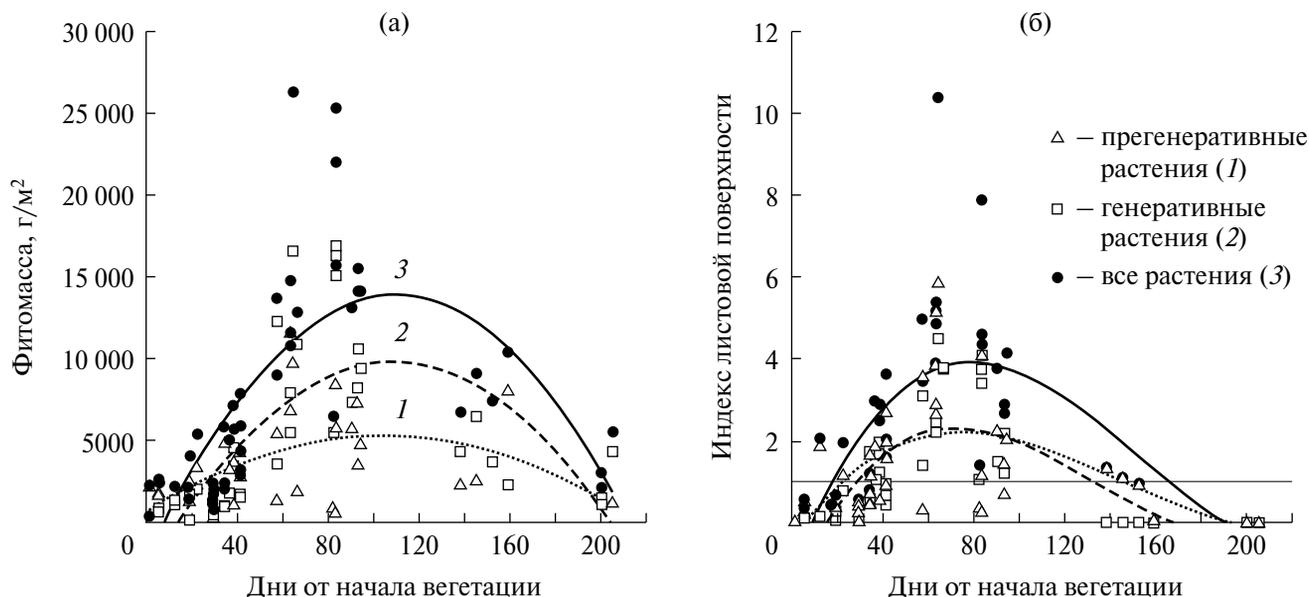


Рис. 2. Динамика накопления фитомассы (а) и индекса листовой поверхности (б) в ценопопуляциях *Heracleum sosnowskyi* в течение вегетационного периода ($N = 50$ площадок, 2021–2022 гг.). Представлены данные для ЦП 1–6.

В этот период в приземном слое локализовалось не более 1% ассимилирующей поверхности ЦП. Листовые пластинки растений ювенильных особей были расположены практически параллельно поверхности почвы, отклонение от горизонтали составляло 17° (см. рис. 3).

В средних слоях (50–150 см) насыщенность пространства листовой массой составляла от 5 до 11%. На этом уровне освещенность изменялась от

30 до 300 мкмоль/м²с, что соответствовало 3–30% от полного притока ФАР. В условиях умеренного затенения растения ориентировали листовые пластинки под углами 35 – 40° к горизонтали.

Верхний слой (> 150 см) занимали ассимиляционные органы генеративных и наиболее развитых виргинильных особей. Насыщенность пространства листовой массой составляла 83%. Листовые пластинки располагались под углами

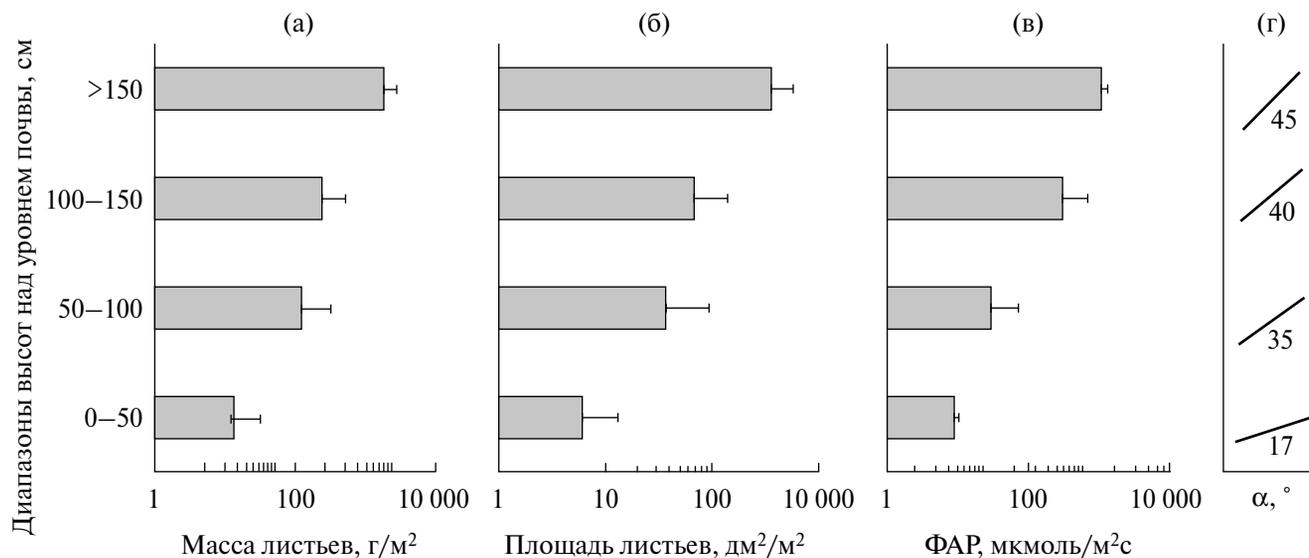


Рис. 3. Распределение массы (а) и площади (б) листьев, наклон плоскости листовой пластинки (в) и поступление фотосинтетически активной радиации (ФАР) в полуденное время суток (г) в ЦП *Heracleum sosnowskyi*. Ось ординат представлена в виде логарифмической шкалы ($N = 18$ площадок, июнь – июль 2021 и 2022 гг.). Представлены данные для ЦП 1–6.

около 45° к горизонтали и поглощали приблизительно 70% поступающей ФАР.

ОБСУЖДЕНИЕ

Успешная адаптация инвазионных видов к почвенно-климатическим условиям захватываемых территорий является одним из важных механизмов, способствующих их натурализации. Значительный градиент экологических условий местообитаний во вторичном ареале указывает на высокий адаптационный потенциал *H. sosnowskyi*.

Результаты исследования показали, что в природно-климатических условиях Севера этот вид характеризуется длительным (180–190 дней) периодом вегетации. Прорастание семян и отрастание ювенильных и имматурных особей отмечали сразу после схода снежного покрова. Это позволяет растениям *H. sosnowskyi* реализовать доступные в весенний период тепловые и световые ресурсы. При прогреве почвы на большую глубину начиналось активное отрастание виргинильных и генеративных особей, формирование листового аппарата которых приводит к затенению растений в приземном слое и оказывает ингибирующее влияние на накопление ими фитомассы.

Холодостойкость и способность прегенеративных особей к активной вегетации до середины октября, когда среднесуточная температура воздуха достигает околонулевых значений, обуславливают эффективное использование ресурсов среды в осенний период. Ранее было показано [24], что растения *H. sosnowskyi* проявляют устойчивость к низким температурам весной и в осенний период за счет сдвига температурного оптимума роста в соответствии с изменениями термических условий среды. Это позволяет обитающим на периферии северной границы вторичного ареала растениям функционировать при низких положительных температурах воздуха в начале и конце сезона вегетации [18, 25].

Длительность вегетации *H. sosnowskyi* связана с особенностями ритма сезонного развития. Показано, что к середине июля до половины ювенильных растений переходят в состояние вынужденного покоя в результате снижения светового довольствия ниже критического уровня. Возобновление вегетации ювенильных особей отмечали в осенний период, после отмирания листьев генеративных растений и увеличения поступления ФАР в приземный слой. Аналогичные дан-

ные были получены для зоны широколиственных лесов, где ювенильные растения *H. sosnowskyi* переходили в состояние покоя летом и возобновляли ростовые процессы осенью [9].

Выявленные особенности ритмики развития *H. sosnowskyi* обеспечивают самоподдержание ЦП и доминирование этого вида в травянистых сообществах в течение всего периода вегетации растений. Для северных территорий длительность вегетации *H. sosnowskyi* практически равна числу дней в году без снежного покрова.

Изученные ЦП *H. sosnowskyi* характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами с высоким уровнем сходства ($r=0.98$). В составе ЦП преобладали особи в прегенеративном состоянии (см. табл. 1), что характеризует ЦП как нормальные и молодые. Средняя плотность имматурных растений составляла 4–7 шт/м², виргинильных – 12–16 шт/м². Генеративные особи отличались значительно меньшей плотностью – 1–3 шт/м². На основе количественных показателей онтогенетической структуры ЦП были рассчитаны индексы восстановления (I_B) ЦП, величины которых составляли $\gg 2$. Полученные значения указывают на высокую эффективность поддержания и восстановления ЦП *H. sosnowskyi*.

Приведенные в табл. 1 плотности популяций и распределение особей по онтогенетическим состояниям оказались сопоставимы с данными о демографической структуре ЦП *H. sosnowskyi* в других частях вторичного ареала. В условиях юго-восточной части п-ова Камчатка в ЦП преобладали прегенеративные особи (450–681 шт/м²), на 1 м² приходилось 3–4 генеративных растения [26]. Несколько меньшая плотность растений отмечена на территории Республики Башкортостан (41–92 шт/м²) и в Приморском крае (78 шт/м²). В составе ЦП доминировали прегенеративные особи – на 1 м² приходилось 2–4 репродуктивных растения [16, 27].

Отличительная особенность структуры изученных нами ЦП *H. sosnowskyi* – крайне малое количество жизнеспособных семян в почвенном банке, отсутствие проростков и высокая плотность ювенильных особей (см. табл. 1). В апреле–мае отмечено практически одновременное прорастание большей части семян и быстрое развитие проростков. Летом (июнь – июль) часть проростков отмирала, а оставшаяся часть растений переходила в ювенильное возрастное состояние. В дальнейшем, при развитии листового аппарата,

наблюдали торможение роста обитающих в приземном слое ювенильных растений. Часть особей этой онтогенетической группы перешла в состояние вынужденного покоя, что сопровождалось отмиранием надземного побега. Это объясняет отсутствие проростков в ЦП *H. sosnowskyi* и высокую плотность ювенильных особей.

Оценка возрастной структуры ЦП выявила, что средний календарный возраст виргинильных и генеративных особей составлял 3 полных года. Растения *H. sosnowskyi* приступали к цветению в возрасте 2–6 лет, а максимальный срок жизни особей составил 7 полных лет. В условиях культуры календарный возраст растений *H. sosnowskyi* достигал 14–16 лет [28], а у близкородственного вида *H. mantegazzianum* в условиях вторичного ареала – 12 лет [14].

В условиях Севера растения *H. sosnowskyi* достигали значительных размеров (см. табл. 2). Благодаря большому габитусу и продуктивности растения *H. sosnowskyi* образуют сообщества с низким обилием других травянистых видов. Максимальное накопление фитомассы (около 15 кг/м²) *H. sosnowskyi* наблюдали к середине вегетационного сезона. В период цветения – начала плодоношения генеративных особей на их долю приходилось более 60% от общей фитомассы. Прегенеративные особи формировали порядка 5 кг/м² фитомассы, что соответствовало лишь третьей части общей массы растений в ценопопуляциях. Полученные нами величины накопления фитомассы растениями *H. sosnowskyi* соответствуют продуктивности этого вида в культуре [21, 29].

Оценка репродуктивного усилия (доли репродуктивных органов от общей массы генеративных растений) показала его низкие значения (11%). При сохранении стабильной плотности генеративных особей в ЦП (1–3 шт/м²) небольшое репродуктивное усилие обеспечивает устойчивое семенное возобновление, удержание занятых территорий и расселение вида [11].

Растения *H. sosnowskyi* мы относим к геофитам [19]: его подземная часть состоит из погруженного каудекса, на верхушке которого закладывается терминальная зимующая почка возобновления. Генеративные растения в возрасте 3–5 лет характеризовались наиболее развитой подземной частью (см. табл. 2). Отличительная особенность *H. sosnowskyi* – значительное погружение каудекса и почек возобновления в почву с увеличением

календарного возраста и габитуса растений. Заглубление каудекса осуществляется с помощью контрактильной системы корней, длина которых может достигать 90 см. Такая жизненная стратегия защищает почки возобновления от механических повреждений и вымерзания. Промерзание почв до критических для зимующих органов растений температур является одним из факторов, лимитирующих расселение и натурализацию инвазионных борщевиков в северных широтах [18].

Ритм развития растений и их морфологическая структура определяли архитектуру сообществ с доминированием *H. sosnowskyi*. В первые 2–3 недели вегетации (апрель – май) проростки и ювенильные растения получали от 25% до 100% падающей фотосинтетически активной радиации (до 1000 мкмоль/м²с), что обеспечивало их активный рост. В дальнейшем, по мере развития ассимиляционных органов иматурных, виргинильных и генеративных растений, распределение в пространстве листовой поверхности и уровня освещенности значительно изменялись.

Наблюдаемый в летний период для травянистых сообществ с участием *H. sosnowskyi* тип вертикального распределения ассимиляционной поверхности (см. рис. 2) известен как “перевернутая пирамида” – “inverted pyramid” [13, 29]. Отличительной особенностью такого способа размещения листового аппарата является значительное увеличение площади ассимиляционной поверхности в вертикальном профиле. Показано, что данный тип размещения ассимиляционных органов наиболее оптимален для маловидовых сообществ. По сравнению с другими типами архитектуры растительного покрова (“пирамида с широким основанием” и “пирамида с узким основанием”) “перевернутая пирамида” обеспечивает более высокий уровень суточной фиксации CO₂ растительным сообществом. При этом наибольшая фотосинтетическая продуктивность отмечается при достижении травостоем листового индекса в диапазоне от 5 до 6. Значение листового индекса для изученных нами ЦП равнялось 4,4, что близко к величинам этого параметра для высокопродуктивных сообществ с *H. sosnowskyi* на Кавказе [13].

Листья растений *H. sosnowskyi* характеризовались диффузным распределением – от практически горизонтального в приземном до плагифильного в верхнем слое (см. рис. 3г), что обеспечивало эффективное поглощение солнечной радиации (см. рис. 3в). Распределение листьев в вертикаль-

ном профиле ЦП определяет специфику функциональных характеристик ассимиляционных органов *H. sosnowskyi*. В условиях затенения обитающие в приземном слое растения имели низкую удельную поверхностную плотность листьев, высокое содержание хлорофиллов в составе светособирающего комплекса фотосинтетического аппарата и высокую эффективность использования света при фотосинтезе [8].

Осенью (август – сентябрь) отмирание листьев генеративных особей приводило к увеличению до 25–50% светового довольствия в среднем и приземном слоях сообществ с доминированием *H. sosnowskyi*. Вегетативные особи сохраняли листовую поверхность на 30–40 дней дольше генеративных, вплоть до октября (см. рис. 2). В начале и конце вегетации растения из приземного и среднего слоев получали на порядок больше световой энергии, чем в летний период, в условиях сильного затенения генеративными особями.

Таким образом, специфика радиационного режима, характерная для сообществ с *H. sosnowskyi*, регулирует периоды ростовой активности и покоя особей разных возрастных состояний, подавляет жизнедеятельность конкурирующей растительности и способствует устойчивому развитию маловидовых сообществ. Затенение приземного слоя является одним из ведущих механизмов средообразующего воздействия *H. sosnowskyi* при его внедрении в аборигенные растительные сообщества [9, 10, 17].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате комплексного исследования структурно-функциональной организации растений в ценопопуляциях *H. sosnowskyi* выявлены механизмы, обеспечивающие устойчивый рост и репродукцию вида в условиях Севера.

Наблюдения за ритмом сезонного развития показали, что продолжительность вегетации *H. sosnowskyi* составляла 180–190 дней. Это обусловлено ранними сроками весеннего отрастания и длительной осенней вегетацией прегенеративных особей, что является конкурентным преимуществом при внедрении *H. sosnowskyi* в естественные и трансформированные фитоценозы.

Для изученных ЦП *H. sosnowskyi* показана высокая плотность ювенильных особей (1700 шт/м²), количество иматурных особей – 4–7 шт/м²,

виргинильных – 12–16 шт/м², генеративных – 1–3 шт/м². Большинство ювенильных особей (более 95% растений) были представлены растениями в возрасте одного полного года жизни. Остальные онтогенетические группы (*im*, *v*, *g*) в составе ЦП включали растения в возрасте от 1 до 7 полных лет. Средний календарный возраст генеративных особей составил 3 полных года.

Ценопопуляции *H. sosnowskyi* характеризовались левосторонними онтогенетическими спектрами. В составе ЦП преобладали особи в прегенеративном состоянии, что характеризует их как нормальные и молодые. Высокие значения индексов восстановления ($I_B \gg 2$) свидетельствуют об эффективности процессов поддержания и восстановления ЦП *H. sosnowskyi*. Отличительная особенность структуры ЦП в период цветения генеративных особей (июнь – июль) – малое количество жизнеспособных семян и отсутствие проростков, что является следствием синхронного прорастания мерикарпиев после схода снежного покрова и быстрого прохождения этапа послевого развития.

Растения *H. sosnowskyi* отличались высокой продуктивностью – формировали до 15 кг/м² сырой фитомассы, половину которой составляли генеративные особи. Основная часть ассимилирующей поверхности генеративных особей располагалась в верхних слоях ЦП по типу “перевернутая пирамида” и поглощала около 70% поступающей ФАР. Фитогенное поле генеративных растений оказывало тормозящее эколого-ценотическое воздействие, регулируя периоды ростовой активности и покоя прегенеративных особей *H. sosnowskyi* и подавляя жизнедеятельность конкурирующей растительности.

Одна из важных адаптивных характеристик *H. sosnowskyi* – способность к заглублению в почву каудекса и расположенных на нем почеч возобновления. Это обеспечивает сохранение жизнеспособности растений и является важным фактором, способствующим выживанию вида в районах с низкими отрицательными температурами воздуха в зимний период.

Выявленные механизмы структурно-функциональной организации *H. sosnowskyi* на уровне растения и ценопопуляции могут стать основой для разработки методов и подходов контроля распространения и повышения эффективности мероприятий по борьбе с инвайдером.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук в рамках НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (№ 122040600021-4). Дополнительные гранты на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Е.В. Иванову (СыктГУ им. Питирима Сорокина) за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. 205 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань: Казанский университет, 1989. 146 с.
- Османова Г.О., Животовский Л.А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологич. 2020. № 2. С. 144–152. DOI: 10.31857/S0002332920020058
- Pyšek P., Richardson D.M. Invasive species, environmental change and management, and health // Annual Review of Environment and Resources. 2010. V. 35. P. 25–55. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- Boardman L., Lockwood J., Angilletta M.J., Meyerson L. The future of invasion science needs physiology // BioScience. 2022. V. 72. № 12. P. 1204–1219. DOI: 10.1093/biosci/biac080
- Ecology and management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). CAB International / Eds. Pyšek P., Cock M.J.W., Nentwig W., Ravn H.P. Gateshead, 2007. P. 352.
- Озерова Н.А., Кривошеина М.Г. Особенности формирования вторичных ареалов борщевиков Сосновского и Мантегацци (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) на территории России // Росс. журн. биологич. инвазий. 2018. № 1. С. 78–87.
- Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhochiy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // PLOS ONE. 2015. V. 10(11). Art. e0142833. DOI: 10.1371/journal.pone.0142833
- Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) // Росс. журн. биологич. инвазий. 2017. № 2. С. 95–106.
- Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н. Нитрофитные травяные сообщества класса *Epilobietea angustifolii* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 в Сожско-Деснинском междуречье // Растительность России. 2018. № 33. С. 19–40.
- Chadin I., Dalke I., Tishin D. et al. A simple mechanistic model of the invasive species *Heracleum sosnowskyi* propagule dispersal by wind // Peer J. 2021. V. 9. Art. e11821. <https://doi.org/10.7717/peerj.11821>
- Лантева Е.М., Захожий И.Г., Далькэ И.В. и др. Влияние инвазии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на плодородие постагрогенных почв Европейского Северо-Востока // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 66–73. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-066-073
- 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)
- 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>
- Baležtienė L., Bartkevičius E. Invasion of *Heracleum sosnowskyi* (Apiaceae) at habitat scale in Lithuania // Journal of Food, Agriculture & Environment. 2013. V. 11. № 2. P. 1370–1375.
- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Рогожникова Д.Р. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden., Apiaceae) в Башкортостане // Росс. журн. биологич. инвазий. 2021. № 1. С. 2–12.
- Арепьева Л.А., Арепьев Е.И., Казаков С.Г. Распространение борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) на южной границе вторичного ареала в европейской части России // Росс. журн. биологич. инвазий. 2021. № 4. С. 2–15. DOI:10.35885/1996-1499-2021-14-2-2-15

18. Захожий И.Г., Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Канев В.А. Эколого-географический анализ распространения *Heracleum persicum*, *H. mantegazzianum* и *H. sosnowskyi* на северной границе вторичного ареала видов в Европе // Росс. журн. биологич. инвазий. 2022. № 1. С. 55–70.
DOI: 10.35885/1996-1499-15-1-55-70
19. Далькэ И.В., Маслова С.П., Плюснина С.Н. и др. Новый метод определения календарного возраста растений *Heracleum sosnowskyi* и оценка на его основе возрастного состава в ценопопуляциях вида на Севере // Экология. 2023. № 3. С. 212–219.
DOI:10.31857/S0367059723030022
20. Кудинов М.М., Касач А.А., Чекалинская И.И. и др. Интродукция борщевиков в Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1980. 200 с.
21. Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.
22. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. Под ред. А.И. Таскаева. М.: ДиК, Дрофа, 1997. 116 с.
23. Schneider C., Rasband W., Eliceiri K. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // Nat Methods. 2012. V. 9. P. 671–675.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
24. Далькэ И.В., Малышев Р.В., Маслова С.П. Экофизиология дыхания растений *Heracleum sosnowskyi* в условиях Севера // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 2. С. 77–82.
DOI: 10.25750/1995-4301-2020-2-077-082
25. Корнева И.Г. Некоторые эколого-биологические особенности развития борщевика Сосновского на Сахалине // Вестник Сахалинского музея. 2004. № 11. С. 390–397.
26. Абрамова Л.М., Девятова Е.А., Штекер Л., Чернягина О.А. К характеристике ценопопуляций борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) в городе Петропавловске-Камчатском (Российский Дальний Восток) // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия: Естественные науки. 2014. Т. 26. № 3 (174). С. 5–8.
27. Черняк Д.М. Изучение семенной продуктивности *Heracleum sosnowskyi* Manden. в условиях юга Приморского края // Международный научно-исслед. журн. 2018. № 8 (74). С. 92–95.
DOI: 10.23670/IRJ.2018.74.8.019
28. 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.
29. Балмазов М.В., Чирков Ю.И., Огородников Б.И. Фитоклиматические особенности и архитектура посевов борщевика Сосновского // Известия ТСХА. 1986. Вып. 6. С. 41–44.

STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS OF *HERACLEUM SOSNOWSKYI* AND MECHANISMS FOR MAINTAINING THEIR STABILITY IN NORTH CONDITIONS

I. V. Dalke^{1,*}, S. P. Maslova¹, I. G. Zakhozhiy¹, G. A. Golke², Yu. A. Smotrina^{1,2}

¹Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982, Russia

²Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, 167001, Russia

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

Abstract—The growth and productivity, rhythm of development, ontogenetic and spatial structure of cenopopulations of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) on the territory of the Komi Republic were studied. The duration of the growing season of *H. sosnowskyi* was 180–190 days due to the early spring germination of seeds and the long autumn growing season of pregenerative individual plants. The studied *H. sosnowskyi* CPs were characterized by left-sided ontogenetic spectra and high recovery indices. These properties characterized them as young and self-renewing plants. The greatest and the lowest numbers per the unit area had the juvenile and the generative plants (710–1700 and 1–3 individuals/m², respectively). The average density of immature and virginile individuals was 4–7 pcs/m² and 12–16 pcs/m², respectively. The absence of seedlings during the flowering period of plants was discovered, resulting from the synchronous germination of mericarps and the rapid passage of the post-emergence development stage. Plants began to flower at the age of 2–6 full years, the maximum lifespan of individuals was 7 years. *H. sosnowskyi* plants were characterized by high productivity. They formed up to 15 kg/m² of wet phytomass, half of which was produced by generative individuals. The main part of the leaf area of the generative individuals was located in the upper layers (like an “inverted pyramid”) and absorbed about 70% of the incoming PAR. The identified mechanisms of the CP self-maintenance mediate the spread and retention of occupied territories which are occupied by *H. sosnowskyi* plants on the northern border of the invaded range.

Keywords: *Heracleum sosnowskyi*, cenopopulations, ontogenetic spectrum, phenology, morphostructure, phytomass, architectonics, Komi Republic

НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ЭСТЕРАЗЫ ЖИВОТНЫХ КАК БИОМАРКЕРЫ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПЕСТИЦИДАМИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

© 2024 г. А. Г. Кинарейкина^{а, *}, Е. А. Силиванова^а, Д. Н. Кыров^б

^аВсероссийский научно-исследовательский институт ветеринарной энтомологии и арахнологии – филиал ТюмНЦ
СО РАН, Россия, 625041, Тюмень, ул. Институтская, 2

^бТюменский государственный университет, Россия, 625003, Тюмень, ул. Володарского, 6

*e-mail: kinareickina@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.12.2022 г.

После доработки 22.11.2023 г.

Принята к публикации 27.11.2023 г.

Загрязнение водных ресурсов пестицидами негативно влияет на водные организмы и делает водные объекты непригодными для использования человеком. Методы химического анализа при обнаружении вещества не дают информацию о его влиянии на экосистему и ее отдельные компоненты. В статье представлены анализ и обобщение литературных данных о возможностях и особенностях использования ферментов гидробионтов в качестве биомаркеров загрязнения водных экосистем пестицидами. Проанализированы публикации из зарубежных и отечественных источников за последние 20 лет, проиндексированных в базах PubMed, Crossref, Web of Science, Scopus, RSCI, посвященные вопросам пестицидного загрязнения водных объектов и использованию ферментов, в частности неспецифических эстераз, в биомониторинге. Раскрыто понятие “биомаркер”, перечислены группы биомаркеров, цели их использования, преимущества и недостатки как источника информации о состоянии экосистемы. Особое внимание уделено работам по исследованию неспецифических эстераз водных организмов (рыб, моллюсков, рачков, амфибий). Рассмотрены основные типы субстратов, использующихся для измерения активности изоформ эстераз, и особенности изменения ферментативной активности в ответ на воздействие пестицидами из разных химических групп (фосфорорганические соединения, карбаматы, пиретроиды). Обозначены факторы, влияющие на активность неспецифических эстераз водных организмов и ограничивающие их использование для оценки загрязнения водных экосистем.

Ключевые слова: неспецифические эстеразы, карбоксилэстеразы, пестициды, пестицидное загрязнение, гидробионты

DOI: 10.31857/S0367059724020036 EDN: DLANWG

Постоянный рост мирового производства продовольствия сопровождается увеличением использования пестицидов в сельском хозяйстве [1, 2], иногда без какого-либо контроля [3]. Все пестициды прямо или косвенно попадают в природную среду и экосистемы в процессе их применения [4], загрязняя в том числе и водные объекты, делая их непригодными и опасными для человека и животных [5–7]. Пути попадания пестицидов в водные источники разнообразны, включая такую антропогенную деятельность, как индустриализация, сельскохозяйственная практика, сброс сточных вод, поверхностный сток, атмосферные осадки и т.д. [6, 8, 9]. В долгосрочной перспективе все загрязняющие вещества могут в конечном итоге привести к деградации функций прибрежной среды [10] и токсическим эффектам для популяций рыб и других гидробионтов [11].

Данный обзор составлен с целью обобщить имеющиеся сведения о возможностях использования неспецифических эстераз (карбоксилэстераз) в качестве биомаркера загрязнения водных экосистем пестицидами. Проанализированы публикации, посвященные следующим вопросам: 1) загрязнение водных экосистем пестицидами; 2) ферменты как биомаркеры; 3) карбоксилэстеразы водных организмов и их функции; 4) факторы, влияющие на активность карбоксилэстераз водных организмов; 5) влияние пестицидов на активность карбоксилэстераз.

ПЕСТИЦИДЫ КАК ЗАГРЯЗНИТЕЛИ

Пестициды – это химические вещества, которые используют для защиты растений от вредителей (насекомые, мелкие животные, грибы, бактерии, нежелательные дикорастущие расте-

ния), в контроле общественного здоровья (медицинская, бытовая дезинсекция) и для защиты животных от переносчиков трансмиссивных болезней [12, 13]. За 30 лет мировое использование пестицидов увеличилось более чем в 1.5 раза — примерно с 2.3 мегатонн в 1980 г. до 4 мегатонн в 2010 г. в годовом исчислении. После этого уровень потребления пестицидов характеризовался незначительным приростом и оставался относительно постоянным, примерно 4.1 мегатонны в год с 2011 г. по 2018 г. Анализ глобального использования пестицидов за период с 1990 г. по 2018 г. выявил основной вклад Азии, на долю которой приходилось около 53% от общего их потребления (см. рис. 1), Северная и Южная Америки использовали около 30%, Европа — 14%, Африка — около 2%, на долю Океании приходился оставшийся 1%. В топ-10 стран мира по использованию пестицидов в среднем за период с 1990 г. по 2018 г. вошли Китай, США, Бразилия, Аргентина, Россия, Франция, Италия, Япония, Колумбия и Канада [12].

Проблема загрязнения водных ресурсов пестицидами актуальна во всем мире [15–19]. Количество остатков пестицидов после их первичного использования обычно слишком велико, чтобы полностью разложиться естественным путем (метаболическим, микробиологическим или фоторазрушением) [12], поэтому при чрезмерном использовании пестициды могут поступать в водные объекты с дождевыми [16, 20], ирригационными [11] и сточными (промышленными и городскими) водами, с отходами сельскохозяй-

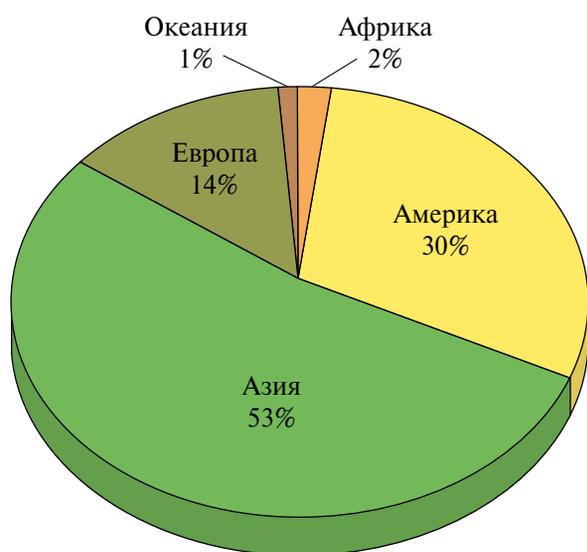


Рис. 1. Глобальное распределение использования пестицидов за 1990–2018 гг. по данным [12, 14].

ственного производства [10, 11, 21–23]. Мониторинг, проведенный в странах Европы в 2013–2020 гг., показал, что доля водных объектов, в которых содержание одного или более пестицидов превышало допустимый уровень, составила 10–25% и 4–11% при исследовании поверхностных и подземных вод соответственно. Количество наименований пестицидов в поверхностных водах варьировало от менее 10 (Исландия, Люксембург, Норвегия, Швеция) до более 100 веществ (Чехия, Франция, Германия, Италия, Нидерланды, Испания) [19].

Согласно исследованию В. Shen с соавт. [15], загрязнение крупнейшего пресноводного озера Бостен в Китае хлорорганическими соединениями является в первую очередь результатом хозяйственной деятельности человека (сельскохозяйственные стоки, бытовые сточные воды), при этом присутствие пестицида дихлордифенилтрихлорэтана (ДДТ) в воде объясняется историческим его накоплением, а в донных отложениях как предыдущими, так и недавними его поступлениями. Потенциальным источником хлорорганических пестицидов (ХОП), загрязняющих р. Донгнай во Вьетнаме, были названы жилые и сельскохозяйственные районы, расположенные в верхней части водосбора или прилегающие к местам отбора проб воды [16].

По данным Росгидромета, в воде и донных отложениях поверхностных водных объектов Российской Федерации регистрируются ХОП, в том числе ДДТ и его метаболиты, изомеры гексахлорциклогексана (ГХЦГ). На протяжении 2015–2021 гг. наиболее загрязненной отдельными ХОП (по среднегодовым концентрациям) была вода в бассейнах рек Северной Двины, Оби, Пура, Надыма, Таза, Волги, рек Черноморского побережья Крыма. Максимальное загрязнение ХОП донных отложений наблюдалось в бассейнах рек Волги, Оби и рек Кольского полуострова в бассейне Баренцева моря [24]. В 2020 и 2021 гг. фосфорорганические пестициды и пестициды иной химической природы (трифлуралин, 2,4-Д, ТЦА, триазиновые гербициды) в воде водных объектов не были обнаружены [25].

Следует отметить, что перечень пестицидов, подлежащих обязательному мониторингу в водных объектах, может быть неодинаков в разных странах. В РФ “Перечень загрязняющих веществ, в отношении которых применяются меры государственного регулирования в области охраны окружающей среды” (утвержденный распо-

ряжением Правительства РФ от 8 июля 2015 г. № 1316-р) для водных объектов включает 249 наименований. Пестициды, внесенные в раздел II “Стойкие органические загрязнители”, ограничены триазиновыми и динитроанилиновыми гербицидами, ХОП (альдрин, метаболиты ДДТ, гексахлорбензол, ГХЦГ), органофосфатами (карбофос, фозалон), фталимидами (каптан). Другие пестициды из широко применяющихся в настоящее время химических классов пиретроидов, неоникотиноидов и фенилпиразолов не перечислены [26]. Ранее исследователи обращали внимание на необходимость контролировать в поверхностных водах Российской Федерации содержание не только стойких органических загрязнителей, но и пестицидов новых химических групп в связи с их потенциальной опасностью для окружающей среды, разнообразным и регулярно обновляемым их ассортиментом и объемами использования на водосборных площадях [27, 28].

Пестициды, присутствующие в воде и донных отложениях водных объектов, могут обладать летальным и сублетальным эффектами по отношению к водным организмам [6]. Например, в р. Рио-Мадре-де-Диос и ее лагуне (Коста-Рика) наблюдалось несколько массовых случаев гибели рыбы, особенно после сильных дождей, которые, как полагают, были вызваны пестицидным загрязнением вследствие поступления дренажных вод с банановых плантаций, ананасовых и рисовых полей. Среди погибших рыб были обнаружены такие виды, как радужный окунь *Parachromis dovii*, черный окунь *Embiotoca jacksoni*, нильская тилапия *Oreochromis niloticus* и другие виды семейства цихловых Cichlidae [29]. Сублетальное действие пестицидов на гидробионты может выражаться в нарушении воспроизводства и других хронических последствиях [6, 29]. Так, у личинок рыб данио-рерио *Danio rerio*, подвергшихся воздействию хлорпирифоса, наблюдалось значительное увеличение процента организмов с морфологическими деформациями (аномальный изгиб позвоночника, отек сердца) [30]. При воздействии смеси пиретроидов (TRISADA®) отмечали поведенческие аномалии у головастиков аргентинской жабы *Rhinella arenarum*, а именно: нескоординированное плавание, спазматические и беспорядочные движения, длительные периоды неподвижности [31].

Гидрофобные органические вещества (в том числе пестициды), накапливающиеся в донных отложениях и биоте водоемов с медленным течением, заиленных участках, притоках, дельтах

и эстуариях, становятся источниками попадания и переноса загрязнителя по пищевой цепи [32]. Концентрации веществ на последующем уровне цепи могут увеличиваться в 10 раз или более по сравнению с предыдущим уровнем, приводя к изменениям в структуре бентического сообщества и видовом разнообразии, изменяя структуру пищевой цепи [29, 32]. Так, при исследовании оз. Зивей в Эфиопии в органах рыб было выявлено наличие ДДТ, гексахлорциклогексанов, хлорданов, гептахлоров, эндосульфана, спирокарбама, дельтаметрина и тяжелых металлов [33].

Пестициды в воде не только представляют опасность для водных организмов, но и делают водные объекты непригодными для использования человеком. Например, в тестах с проращиванием семян растений было показано, что вода, в которой содержание гербицида матолахлора, фунгицидов тебуканозола, пропиконазола и неоникотиноидных инсектицидов суммарно превышало допустимые значения, обладала фитотоксичным эффектом в отношении подсолнечника, огурца, кукурузы и горчицы белой, вследствие чего такая вода не может быть использована для орошения сельскохозяйственных полей [8].

БИОМОНИТОРИНГ И БИОМАРКЕРЫ

Биомониторинг, т.е. регулярное и систематическое использование живых организмов для оценки изменений качества воды, является основным инструментом исследования состояния экосистемы [34]. При биомониторинге биологические маркеры органического/неорганического загрязнения считаются ценными дополнительными инструментами для традиционного химического анализа [35]. Методами аналитической химии можно идентифицировать вещества и метаболиты, но нельзя получить информацию об их биологическом и экологическом воздействии [36], а биомаркеры позволяют определить изменения, которые могут произойти в результате химического воздействия на различных уровнях биологической организации (отдельных особей, видов, популяций, сообществ) [34]. Биомаркеры полезны и в случае, когда установленные значения предельно допустимой концентрации загрязнителя оказываются меньше чувствительности существующих аналитических методов. Считается, что гидробионты хорошо подходят для мониторинга загрязнения водных экосистем, несмотря на видовые различия в основных физиологических характеристиках и чувствительно-

сти определенных биомаркеров к загрязнению окружающей среды [21, 37, 38].

Термин “биомаркер” по определению Академии наук США в широком смысле обозначает любой измеряемый показатель, который отражает взаимодействие между биологической системой и потенциально опасным фактором окружающей среды (физическим, химическим, биологическим) [39]. Биомаркеры разделены на три группы [39, 40]:

а) биомаркеры воздействия (экспозиции) — это экзогенные соединения, их метаболиты или продукты взаимодействия между ксенобиотиком и целевой молекулой или клеткой, содержание которых внутри организма может быть измерено;

б) биомаркеры эффекта — измеряемые биохимические, физиологические, поведенческие показатели организма, которые позволяют судить о произошедшем или возможном ухудшении его состояния;

в) биомаркеры восприимчивости или чувствительности — индикаторы врожденной или приобретенной способности организма реагировать на воздействие ксенобиотика (например, полиморфизм ферментов детоксикации, изменение экспрессии белков-рецепторов, влияющих на восприимчивость к ксенобиотику).

Воздействие ксенобиотиков на отдельные организмы отражается на более высоких уровнях биологической организации со значительной задержкой во времени [41], оценка же биомаркеров позволяет выявить ранние предупреждающие сигналы о таком воздействии [38, 41, 42]. Ответные реакции на воздействие ксенобиотиков на более низких уровнях биологической организации более конкретны, чувствительны, воспроизводимы и их легче определить, но труднее соотносить с экологическими изменениями. Ответы же на более высоких уровнях биологической организации непосредственно свидетельствуют о здоровье экосистем, но их труднее определить, они менее конкретны и проявляются только на поздней стадии, когда ущерб окружающей среде уже нанесен [43, 44].

При проведении мониторинговых исследований следует учитывать, что многие применяемые биомаркеры могут быть неспецифичны и реагируют на экологический стресс в целом. Для использования наиболее подходящего биомаркера

важно знать зависимость доза — реакция между рассматриваемым загрязнителем и биомаркером [39, 44, 45]. При выборе биомаркера важно проводить его валидацию в конкретных условиях, поскольку невозможно предположить наличие причинно-следственных связей на уровне популяции, сообщества или экосистемы на основе данных первичного токсикологического теста [44]. К тому же загрязняющие вещества в природной среде состоят из очень разнообразных и сложных смесей, поэтому единый биомаркер, который можно использовать для полной диагностики загрязнения окружающей среды, невозможен. Данное ограничение преодолевается использованием комбинации биомаркеров [22, 46]. Одним из основных ограничений при использовании биомаркеров является изменение их фоновых, базальных уровней в результате колебаний, обусловленных физиологическими особенностями (гормональный статус, возраст, пол, питание) или условиями окружающей среды (температура, pH, содержание кислорода) [47, 48]. Существенным препятствием для использования биомаркеров является биоремедиация и приспособляемость видов. Некоторые организмы обладают способностью восстанавливать повреждения, вызванные химическими веществами, в результате чего уровень загрязнения может быть недооценен или возможно появление ложноотрицательных результатов [44].

ФЕРМЕНТЫ КАК БИОМАРКЕРЫ

В качестве биомаркеров химического загрязнения водных объектов широко используют ферменты метаболизма ксенобиотиков [22, 44, 49–51], антиоксидантной системы [46, 47, 52] и ферменты-мишени действия определенных веществ [53–56]. Метаболизм ксенобиотиков — это центральный процесс детоксикации, который происходит во всех организмах. Процесс детоксикации проходит в два основных этапа — фаза I и II [22].

Фаза I биотрансформации ксенобиотика обычно заключается в изменении исходной чужеродной молекулы путем создания или модификации функциональных групп (—ОН, —СООН, —SH, —NO₂) в ходе ее окисления, восстановления или гидролиза [42]. К ферментам, участвующим в фазе I, относятся цитохром-P450-монооксигеназы (P450), осуществляющие окисление, гидроксилирование, деалкилирование и десульфурацию [22, 47], и карбоксилэстеразы (CES), осуществляющие гидролиз [50, 51, 57, 58]. Далее

следует реакция конъюгации (фаза II), где к метаболитам фазы I присоединяются эндогенные лиганды, что приводит к образованию более гидрофильных соединений, которые легче выводятся из организма [42, 59].

Ключевыми ферментами II фазы являются уридин-5-дифосфат глюкозилтрансфераза (UDPGT), обеспечивающая гликозилирование метаболитов [47], и глутатион-S-трансфераза (GST) [55, 60], катализирующая конъюгацию глутатиона (GSH) с ксенобиотиками (фосфорорганические пестициды, цитотоксические альдегиды) [61–63]. Так, повышенная активность P450-монооксигеназы и GST в микросомальной фракции печени молоди рыб европейской солеи *Solea solea*, выловленной в 2015 г. на морском участке в устье р. Эбро (Испания), позволила заключить, что данный вид рыб находился под влиянием стрессовых факторов [64].

Воздействие органических токсикантов, в том числе и пестицидов, также усиливает в организме выработку активных форм кислорода (АФК), которые могут повреждать ДНК, белки, липиды и другие молекулы [22]. Увеличение окислительного стресса может привести к индукции антиоксидантных ферментов глутатионредуктазы (GR), глутатионпероксидазы (GPX), глутатионтрансферазы, каталазы, супероксиддисмутазы, что делает возможным их использование в качестве биомаркеров химического загрязнения [46, 47, 52]. На примере двустворчатых моллюсков *Solen marginatus* из устья р. Эбро было показано [46], что ферменты GR и GPX достаточно хорошо отражают наличие окислительного стресса под воздействием обнаруженных в их мягких тканях ксенобиотиков, в том числе пестицидов.

Механизм действия отдельных групп пестицидов (например фосфорорганических, карбаматов, некоторых соединений растительного происхождения) заключается в ингибировании холинэстераз (ChE). В качестве комплексного биомаркера воздействия антихолинэстеразных соединений в токсикологии используют оценку эстеразного статуса (совокупность эстераз организма, взаимодействующих с ФОС) [53, 54]. Под “эстеразным профилем” соединения понимают набор кинетических констант, описывающих ингибиторную активность соединения в отношении эстераз различной функциональной значимости: ацетилхолинэстеразы (AChE), нейротоксичной эстеразы, бутирилхолинэстеразы, карбоксилэстеразы, параоксоназы.

Эстеразный статус включает аспекты воздействия и чувствительности, он в значительной степени определяет видовую и индивидуальную чувствительность к антихолинэстеразным соединениям [53]. Ингибирование активности ацетилхолинэстеразы, бутирилхолинэстеразы, карбоксилэстеразы часто связано с различными типами загрязняющих веществ [55], в основном фосфорорганическими пестицидами (ФОС) и карбаматами (КМ), а также с присутствием тяжелых металлов, поверхностно-активных веществ [62]. Например, хлорпирифос нарушал липидный обмен, вызывал окислительный стресс и приводил к ингибированию AChE и CES, активации GST в печени взрослых особей японской медаки *Oryzias latipes*, содержащихся на протяжении 64 ч в воде с концентрацией пестицида 400 мкг/л [65]. Скармливание хлорпирифос-метила в концентрациях 0,5, 4,2 и 23,2 мг/кг корма в течение 30 дней приводило к ингибированию холинэстеразной активности плазмы молоди атлантической трески *Gadus morhua* [56]. Многие ФОС быстро деградируют в окружающей среде, и в результате уровни загрязнения воды часто за несколько часов оказываются ниже пороговых значений. Однако ингибирование эстераз в организме после воздействия ФОС может сохраняться в течение нескольких дней или недель [66].

Примером использования ферментов в качестве биомаркера пестицидного воздействия на гидробионты является определение активности холинэстераз. В работе N. J. Diepens с соавт. [29] исследована активность ChE у рыб *Parachromis dovii* в лабораторных тестах для оценки применимости этого биомаркера в отношении ФОС (этопрофос, хлорпирифос). Ингибирование ChE у *P. dovii*, наблюдавшееся при воздействии хлорпирифоса и этопрофоса в концентрациях ниже поллетальной (LC50), подтвердило возможность использования ChE как эффективного биомаркера воздействия данных пестицидов.

Однако результаты исследований активности холинэстераз не всегда точны, так как причиной их ингибирования может быть не только загрязнение, необходимо также учитывать активацию компенсаторных механизмов, которые направлены на устранение повреждающего воздействия антихолинэстеразных соединений, что потенциально приводит к снижению активности ChE. Эти естественные защитные механизмы могут влиять на активность ферментов и маскировать фактическое влияние ксенобиотика на ChE, создавая ограничение в использовании ChE в ка-

честве биомаркеров [40]. При изучении реакций нейрохимических биомаркеров в ответ на загрязнение основным ограничением является быстрая посмертная деградация тканей. На значения биомаркеров могут влиять такие посмертные факторы, как температура окружающей среды, продолжительность времени между гибелью организма и сбором тканей, а также количество циклов замораживания-оттаивания биоматериала. Характеристики холинэстераз считаются относительно стабильными нейрохимическими биомаркерами [48].

Таким образом, оценивая загрязнение воды пестицидами и его воздействие на водные организмы, целесообразно использовать в качестве биомаркеров одновременно ферменты, отражающие процессы детоксикации, антиоксидантной защиты и специфического действия химических веществ [46]. Среди факторов, определяющих выбор ферментов-биомаркеров загрязнения, первостепенное значение имеют достаточно высокий уровень их активности в организме, чувствительность к различным внешним токсическим воздействиям, а также простота и надежность методов определения их активности [67].

НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ЭСТЕРАЗЫ

Карбоксилэстеразы – это гетерогенная группа изоферментов, принадлежащих к семейству α -, β -сериновых гидролаз, которые гидролизуют субстраты, содержащие сложноэфирные, амидные и тиоэфирные связи (карбоновые эфиры спиртов, фенолов, нафтолов и липопротеинов), до соответствующего спирта и карбоновой кислоты [46, 68–73]. CES играют значительную роль в трансформации эндогенных молекул (сложных эфиров холестерина) [64], метаболизме таких чужеродных химических веществ [74], как фосфорорганические соединения, пиретроиды, карбаматы [64, 75–78] и других загрязнителей окружающей среды [74, 78–80], способствуя их детоксикации [3, 50, 81].

У позвоночных животных CES доминируют в печени [79, 82], но также присутствуют во многих других тканях, включая почки, кровь, мозг [51, 82], легкие, желудок [83], кишечник [83–85], пищеварительные железы [86], сердце, мышцы [82, 83], яички, жировая ткань, носовые и дыхательные ткани [70]. Например, D. Nos с соавт. [87] описали активность печеночной CES у четырех видов тунца с учетом потенциального влияния размеров рыбы, трофического уровня,

географического положения, влияния пестицидов (дихлофоса). B. Sánchez-Nogué с соавт. [88] обнаружили доминирующую активность CES в печени, почках, гонадах и жабрах у молоди рыб *Solea solea* и *S. senegalensis*. В ходе исследования распределения ферментативной активности в кишечнике нильской тилапии *Oreochromis niloticus* L. наибольшая активность неспецифических эстераз была обнаружена в первых четырех сегментах кишечника – активность фермента наблюдалась как в щеточной кайме, так и в цитоплазме энтероцитов [84].

Для измерения активности изоформ CES используются различные субстраты: 4-нитрофенилбутират (4-NPB), 1-нафтилацетат (α -NA), 1-нафтилбутират (1-NB), 2-нафтилацетат (β -NA), 4-нитрофенилацетат (ρ -NPA) [50, 74]. Выбор подходящих субстратов зависит от вида организма и ткани, но существуют дополнительные факторы, влияющие на активность CES даже в пределах одной и той же ткани и вида (факторы окружающей среды, особенности местообитания, диета, физиологические изменения организма) [46].

Например, при исследовании активности карбоксилэстеразы разных видов рыб (*S. solea*, *Dicentrarchus labrax*, *Trachyrhynchus scabrus*, *Mora moro*, *Alepocephalus rostratus*, *Cataetyx laticeps*), выловленных на различных глубинах Средиземного моря, обнаружено значительное варьирование ферментативной активности в зависимости от вида, субстрата и субклеточной фракции. Гидролиз α -NA был выше, чем ρ -NPA, независимо от субклеточной фракции. В случае α -NA различия между микросомальной и цитозольной средними активностями CES варьировали от 2.6 раза у *S. solea* до 9.6 раза у *A. rostratus*. Разброс активности ρ -NPA–CES между микросомальной и цитозольной фракциями был больше, чем для активности α -NA–CES, варьируя от 3.5 раза у *C. laticeps* до 30.5 раза у *A. rostratus* [47]. При исследовании активности CES у прибрежных видов рыб (*Trachurus trachurus*, *Merluccius merluccius*, *Trisopterus luscus*), выловленных на Галисийском побережье (северо-запад Испании), обнаружено, что скорость гидролиза α -NA в 3–7 раз выше во всех тканях (мозг, мышцы, печень), чем при использовании в качестве субстрата ρ -NPA [82]. А.М. Attademo с соавт. [83] наблюдали различия в активности CES в зависимости от субстрата, ткани и стадии жизни лягушек *Pseudis paradoxa*, собранных во временных прудах прибрежных лесов трех провинций Санта-Фе (Аргентина): у го-

ловастиков и взрослых особей активность CES с использованием ρ -NPA была выше, чем при использовании α -NA в качестве субстрата.

Активность эстераз может различаться в зависимости от вида организма, диеты, пола, физических факторов окружающей среды. Образ жизни является важным фактором, способствующим межвидовым вариациям активности ферментов биотрансформации: сидячие и малоподвижные бентические виды проявляют более низкую активность ферментов по сравнению с более активными пелагическими видами [89]. Также важны размеры тела рыбы, например замечено, что у *S. senegalensis*, *Alpheus rostratus* активность CES снижается с увеличением размера тела [90].

Диета является потенциальным фактором межвидовой изменчивости активности CES. Более высокое разнообразие карбоновых эфиров, присутствующих в растительных материалах, объясняет более высокую активность CES у травоядных и всеядных видов. Также диеты, богатые липидами, приводят к высокому уровню активности CES. Например, максимальные и минимальные значения общей активности CES соответствовали видам рыб с разнообразной (*Trachyrincus scabrus*) и ограниченной (*A. rostratus*) диетой соответственно [47]. И хотя рыбы могут метаболизировать и выделять ксенобиотики, но постоянное воздействие на рацион питания может привести к биоаккумуляции и воздействию на организм [56].

У средиземноморской трески *Lepidion lepidion* все биомаркеры, в том числе и CES, значительно варьируют в зависимости от сезона, причем большинство ферментов демонстрируют увеличение активности весной и ее снижение летом, а также высокую антиоксидантную активность осенью. Сезонная изменчивость ферментативной активности, характерная для *L. lepidion*, вероятно, не связана с колебаниями репродуктивной активности, а является результатом других факторов, например различия в доступности пищи (более высокие потоки частиц весной могут быть ответственны за увеличение активности ферментов биотрансформации, включая CES) [90]. При изучении влияния периода размножения на ферментативную активность у двусторчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis*, *Cerastoderma edule*, *Solen marginatus* не обнаружено четко идентифицируемых различий [46]. По данным J. Damásio с соавт. [37], активность В-эстераз моллюсков *Corbicula fluminea* в заливах дельты р. Эбро (за-

грязнение ФОС) варьировала в зависимости от месяца, демонстрируя наибольший эффект ингибирования в июле и августе. S. Dallarés с соавт. [46] отмечали, что у мидий *M. galloprovincialis* CES более чувствительны к ингибированию загрязнителями, в том числе и пестицидами, в жабрах и пищеварительной железе с мая по июль при использовании субстратов α -NA и ρ -NPA. V. Bresler с соавт. [86] не обнаружили значительной сезонной изменчивости активности CES у моллюсков *Donax trunculus* из Средиземного моря, *Cornus florida* и *Deraeocoris histrio* – из загрязненных в том числе и ФОС, участков Красного моря.

У водных организмов, например молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch*, увеличение нейротоксичности пестицидов (смесь ФОС) наблюдалось при повышенных температурах воды из-за снижения активности AChE и CES [13]. У двусторчатых моллюсков при росте температуры воды увеличивались скорость метаболизма, выработка АФК, изменялась каталитическая эффективность [46]. Тот же эффект был характерен и для лягушек [91]: у *Physalaemus nattereri* и *Rhinella schneideri* отмечалась более высокая восприимчивость CES к гербициду кломазону при повышении температуры.

ВЛИЯНИЕ ПЕСТИЦИДНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ЭСТЕРАЗЫ

Большинство инсектицидов имеют сходный способ действия как на насекомых, так и на многих других животных, в том числе и водных [65, 92]. Из-за скорости метаболизма рыбы метаболизируют ксенобиотики медленнее, чем млекопитающие [92]. Ингибирование эстераз может быть показателем присутствия оксоновых форм фосфорорганических инсектицидов [93–95], карбаматов [3, 42] или сульфаниламидов [46]. Однако ингибирование активности CES является видо- и химически специфическим [49]. Высокие уровни CES в организме гидробионтов могут способствовать устойчивости их к пестицидам, поскольку данные ферменты гидролизуют ФОС [87, 96], пиретроиды и КМ [83, 97].

Карбоксилэстеразы обеспечивают защиту от пестицидного отравления посредством различных механизмов, например прямого гидролиза сложноэфирных связей в ФОС; связывания с ФОС или связывания ФОС с другими белками, что ведет к снижению концентрации доступных молекул ФОС [94, 95]; фосфорилирования CES

путем связывания с сериновой гидроксильной группой в ее активном центре [79].

Таким образом, CES осуществляет защитный механизм, действуя как “поглотитель”, уменьшая количество эффективного пестицида, необратимо связывая активные метаболиты ФОС [98–100] и, следовательно, препятствуя достижению его основной цели – АСhЕ [11, 40, 101] или других биомишеней (ацилпептидгидролаза, гидролаза амидов жирных кислот, арилформамидаза, сывороточный альбумин). Карбоксилэстеразы могут связываться с молекулами пестицидов (смесь хлорпирифоса и атразина [102], монокротофос [103]) в некоторых случаях с большим сродством, чем АСhЕ [104–106]. Следовательно, CES являются вторичными мишенями (нецелевые мишени, взаимодействие с которыми не приводит к физиологическому эффекту), т. е. сайтами альтернативного фосфорилирования [53] / карбамилирования [42]. Поэтому, например, для двустворчатых моллюсков CES служит более адекватным показателем воздействия ФОС, так как часто наблюдается отсутствие влияния пестицидов на активность АСhЕ в жабрах и гемолимфе [46].

О более высоком сродстве карбоксилэстераз гидробионтов к ФОС по сравнению с ацетилхолинэстеразой свидетельствуют и другие исследования. Так, по данным С.Р. Tridico с соавт. [107], воздействие диазиноном вызывало ингибирование CES в жабрах, но не в печени и не влияло на активность АСhЕ у самцов нильской тилляпии *O. niloticus*. Как было показано в работе С. Ribalta и соавт. [47], карбоксилэстераза груборылого гренадера *Trachyrincus scabrus* обладала более высокой активностью и сродством к дихлофосу по сравнению с CES других изученных видов рыб, что делает фермент *T. scabrus* более чувствительным биомаркером действия ФОС. Исследование С. Varata с соавт. [93] свидетельствует о том, что у дафнии *Daphnia* и мексиканского бокоплава *Hyalella azteca* CES были в 50 раз и более чувствительны к ФОС, чем АСhЕ, а ингибирование CES увеличивало для данных организмов токсичность фосфорорганических (в 2 раза) и карбаматных (в 5 раз) пестицидов.

У молоди чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* карбоксилэстераза была ингибирована концентрациями хлорпирифоса, которые не влияли на активность АСhЕ, что также указывает на большее сродство CES к ФОС [98]. В исследовании S.G. Ru с соавт. [103] было выявлено, что пече-

ночная CES у морского окуня *Sciaenops ocellatus* более чувствительна к сублетальным концентрациям пестицида монокротофоса, чем мозговая АСhЕ. При воздействии минимальной концентрации монокротофоса и в течение короткого времени активность печеночной CES подавлялась, достигая самой низкой активности, и оставалась такой с увеличением концентрации и времени. В работе показано, что ингибирование мозговой АСhЕ монокротофосом слабее и ниже, чем у печеночной CES, поэтому последняя является лучшим индикатором при мониторинге загрязнения морской воды монокротофосом.

Помимо ФОС, активность карбоксилэстераз гидробионтов может меняться в ответ на действие других пестицидов. Так, R.C. Lajmanovich с соавт. [31] продемонстрировали зависимость доза – эффект при изучении активности CES у головастиков лягушек *R. arenarum*, подвергшихся воздействию смеси пиретроидов (TRISADA®), причем активность фермента снижалась с увеличением концентрации пестицида. У речного рака *Astacus leptodactylus* также наблюдали снижение активности CES и АСhЕ при исследовании воздействия фунгицида пенконазола, при этом эффект пестицида был дозозависимым [61]. Поскольку скорость ингибирования CES была выше, чем АСhЕ, авторы предположили, что CES более чувствительна к токсичности пенконазола, чем АСhЕ. Вышеописанные наблюдения поддерживают использование CES в качестве биомаркера воздействия агрохимикатов [96].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая приведенные выше сведения, можно отметить, что загрязнение поверхностных вод пестицидами является актуальной мировой проблемой. К сожалению, в нашей стране перечень загрязняющих веществ, содержание которых подлежит государственному мониторингу, не включает многие современные широко применяемые пестициды. Иногда чувствительность существующих аналитических методов не позволяет обнаруживать в воде отдельные пестициды на установленном уровне ПДК и ниже. Альтернативой могут быть методы биоиндикации и биомониторинга с использованием ферментов гидробионтов в качестве биомаркеров.

Эстеразы широко используются в качестве биомаркера определения загрязнения фосфорорганическими пестицидами, карбаматами и другими нейротоксическими веществами.

Использование данных ферментов в качестве биомаркера предпочтительно из-за таких характеристик, как чувствительность к большому количеству значительных загрязнителей окружающей среды, низкая стоимость, простота проведения количественных анализов, адаптивность к огромному числу видов из различных экосистем, хорошая воспроизводимость и биологическая/экологическая значимость [108]. При использовании карбоксилэстераз в качестве биомаркера воздействия пестицидов на водные экосистемы важно знание естественных вариаций их активности у водных организмов в зависимости от вида, пола, особенностей образа жизни и питания, температуры, присутствия других загрязняющих веществ.

На наш взгляд, для измерения ферментативной активности предпочтительнее использовать в качестве субстрата α -НА, поскольку скорость его гидролиза ферментом из разных тканей гидробионтов, как правило, выше, а варьирование между клеточными фракциями меньше, чем в случае использования ρ -НРА. Предпочтительность α -НА в качестве ферментативного субстрата подкрепляется сведениями о большей чувствительности α -эстеразной активности к пестицидному воздействию.

Снижение активности эстераз у гидробионтов может свидетельствовать, с одной стороны, о присутствии пестицидов, являющихся специфическими ингибиторами фермента (в первую очередь ФОС и карбаматов), с другой стороны, может указывать на присутствие других загрязнителей, способных влиять на эстеразную активность (тяжелых металлов, детергентов). Для получения более надежных результатов в ходе биомониторинга водных экосистем целесообразно использовать комплекс биомаркеров. Учитывая, что угнетение эстераз у гидробионтов может быть следствием хронического воздействия на их организм поллютантов в среде обитания, более информативно, по нашему мнению, проводить наряду с биохимическими тестами молекулярные исследования уровня экспрессии генов, кодирующих разные изоформы эстераз, что поможет выявить истинную причину изменения ферментативной активности и охарактеризовать состояние экосистемы в целом.

Таким образом, при экологической оценке водных экосистем после загрязнения пестицидами в набор тестов целесообразно включать биохимические методы оценки биомаркеров.

Это позволит более точно прогнозировать скорость изменения и степень нарушения конкретной экосистемы, включая функционирование естественных механизмов биоремедиации, в том числе при участии гидробионтов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа частично осуществлена в рамках проекта 121042000066-6 “Изучение и анализ эпизодического состояния по болезням инвазионной этиологии и разработка методов научно-обоснованного применения средств дезинсекции, химической и биологической регуляции численности паразитов животных и пчел”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья носит обзорный характер и не содержит исследований людей или животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Casu V., Tardelli F., De Marchi L.* et al. Soluble esterases as biomarkers of neurotoxic compounds in the widespread serpulid *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) // *J. Environ. Sci. Health. B.* 2019. V. 54(11). P. 883–891.
<https://doi.org/10.1080/03601234.2019.1640028>
2. *Devi I.P., Manjula M., Bhavani R.V.* Agrochemicals, environment, and human health // *Ann. Rev. of Environ. and Resour.* 2022. V. 47(1). P. 399–421.
<https://doi.org/10.1146/annurev-environ-120920-111015>
3. *Leite P.Z., Margarido T.C., de Lima D.* et al. Esterase inhibition in tadpoles of *Scinax fuscovarius* (Anura, Hylidae) as a biomarker for exposure to organophosphate pesticides // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2010. V. 17. P. 1411–1421.
<https://doi.org/10.1007/s11356-010-0326-y>
4. *Wang X., Li Q., Li M.* et al. Interference adsorption mechanisms of dimethoate, metalaxyl, atrazine, malathion and prometryn in a sediment system containing coexisting pesticides/heavy metals based on fractional factor design (resolution V) assisted by 2D-QSAR // *Chem. Res. Chin. Univ.* 2018. V. 34. P. 397–407.
<https://doi.org/10.1007/s40242-018-7253-8>
5. *Noguerol T.-N., Boronat S., Casado M.* et al. Evaluating the interactions of vertebrate receptors with persistent pollutants and antifouling pesticides using recombinant yeast assays // *Anal.*

- Bioanal. Chem. 2006. V. 385(6). P. 1012–1019. <https://doi.org/10.1007/s00216-006-0476-4>
6. *Shefali G., Kumar R., Sankhla M.S.* et al. Impact of pesticide toxicity in aquatic environment // *Biointerf. Res. in Appl. Chem.* 2021. V. 11(3). P. 10131–10140. <https://doi.org/10.33263/BRIAC113.1013110140>
 7. *Pawełczyk A.* Assessment of health risk associated with persistent organic pollutants in water // *Environ. Monit. Assess.* 2013. V. 185(1). P. 497–508. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2570-8>
 8. *Gvozdenac S., Bursić V., Vuković G.* et al. Phytotoxic effects of irrigation water depending on the presence of organic and inorganic pollutants // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2016. V. 23(18). P. 18596–18608. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7024-3>
 9. *Wu Y., Wang X., Li Y.* et al. Polybrominated diphenyl ethers, organochlorine pesticides, and polycyclic aromatic hydrocarbons in water from the Jilulong River Estuary, China: levels, distributions, influencing factors, and risk assessment // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2017. V. 24(10). P. 8933–8945. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4782-2>
 10. *Du H.T., Kunzmann A.* The sediment load and deposition by river discharge and their relation to organochlorine pesticides pollutants in the sediment bottom of Nha Trang Bay, Vietnam // *Ocean Sci. J.* 2015. V. 50. P. 455–466. <https://doi.org/10.1007/s12601-015-0041-1>
 11. *Korkmaz V., Güngördü A., Özmen M.* Comparative evaluation of toxicological effects and recovery patterns in zebrafish (*Danio rerio*) after exposure to phosalone-based and cypermethrin-based pesticides // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2018. V. 160. P. 265–272. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.05.055>
 12. *Ponnuchamy M., Kapoor A., Senthil Kumar P.* et al. Sustainable adsorbents for the removal of pesticides from water: a review // *Environ. Chem. Lett.* 2021. V. 19. P. 2425–2463. <https://doi.org/10.1007/s10311-021-01183-1>
 13. *Wee S.Y., Aris A.Z.* Ecological risk estimation of organophosphorus pesticides in riverine ecosystems // *Chemosphere.* 2017. V. 188. P. 575–581. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.09.035>
 14. FAOSTAT – URL: <http://www.fao.org/faostat/en/#-data/> (дата обращения: 02.11.2022).
 15. *Shen B., Wu J., Zhao Z.* Organochlorine pesticides and polycyclic aromatic hydrocarbons in water and sediment of the Bosten Lake, Northwest China // *J. Arid. Land.* 2017. V. 9. P. 287–298. <https://doi.org/10.1007/s40333-017-0008-4>
 16. *Nguyen T.X., Nguyen B.T., Tran H.T.T.* et al. Seasonal, spatial variation, and potential sources of organochlorine pesticides in water and sediment in the lower reaches of the Dong Nai River system in Vietnam // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2019. V. 77(44). P. 514–526. <https://doi.org/10.1007/s00244-019-00653-6>
 17. *Syafrudin M., Kristanti R.A., Yuniarto A.* et al. Pesticides in drinking water-a review // *Int. J. Environ. Res. Public. Health.* 2021. V. 18(2). Art. 468. <https://doi.org/10.3390/ijerph18020468>
 18. *Rad S.M., Ray A.K., Barghi S.* Water pollution and agriculture pesticide // *Clean Technol.* 2022. V. 4. P. 1088–1102. <https://doi.org/10.3390/cleantechnol4040066>
 19. European Environment Agency. Pesticides in rivers, lakes and groundwater in Europe, December 2022 – URL: <https://www.eea.europa.eu/ims/> (дата обращения: 12.04.2023).
 20. *Zhou J., Zheng D., Jin S.* et al. Analysis and risk assessment of organic pollutants in surface water from Xujiahe basin, China // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2020. V. 105(3). P. 453–459. <https://doi.org/10.1007/s00128-020-02970-2>
 21. *Ozmen M., Güngördü A., Kucukbay F.Z.* et al. Monitoring the effects of water pollution on *Cyprinus carpio* in Karakaya Dam Lake, Turkey // *Ecotoxicology.* 2006. V. 15(2). P. 157–169. <https://doi.org/10.1007/s10646-005-0045-1>
 22. *Hassan I., Jabir N.R., Ahmad S.* et al. Certain phase I and II enzymes as toxicity biomarker: an overview // *Water Air. Soil. Pollut.* 2015. V. 226 (153). P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s11270-015-2429-z>
 23. *Fikarová J., Kříženecká S., Elznicová J.* et al. Spatial distribution of organic pollutants (PAHs and polar pesticides) in the floodplain of the Ohře (Eger) River, Czech Republic // *J. Soils. Sediments.* 2018. V. 18. P. 259–275. <https://doi.org/10.1007/s11368-017-1807-0>
 24. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ежегодники качества поверхностных вод РФ) – URL: <https://www.meteorf.gov.ru/product/infomaterials/ezhegodniki/> (дата обращения: 12.04.2023).
 25. Ежегодник качества поверхностных вод Российской Федерации за 2021 / Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды; гл. ред. к. б. н. М.М. Трофимчук. Ростов н/Д, 2021. 620 с.
 26. Распоряжение Правительства РФ от 8 июля 2015 г. № 1316-п “Об утверждении перечня загрязняющих веществ, в отношении которых применяются меры государственного регулирования в области охраны окружающей среды” (с изменениями и дополнениями от 10.05.2019).
 27. *Skurlatov Y.I., Zaitseva N.I., Shtamm E.V.* et al. New-generation pesticides as a factor of chemical hazard to aquatic ecosystems // *Russ. J. Phys. Chem. B.* 2015. V. 9. P. 490–497. <https://doi.org/10.1134/S1990793115030215>
 28. *Никаноров А.М., Коротова Л.Г.* Пути совершенствования наблюдений за содержанием пестици-

- дов в поверхностных водных объектах Российской Федерации // Метеорология и гидрология. 2013. № 4. С. 89–95.
29. *Diepens N.J., Pfennig S., Van den Brink P.J.* et al. Effect of pesticides used in banana and pineapple plantations on aquatic ecosystems in Costa Rica // *J. Environ. Biol.* 2014. V. 35(1). P. 73–84.
 30. *Pérez J., Domingues I., Monteiro M.* et al. Synergistic effects caused by atrazine and terbuthylazine on chlorpyrifos toxicity to early-life stages of the zebrafish *Danio rerio* // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2013. V. 20(7). P. 4671–4680. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1443-6>
 31. *Lajmanovich R.C., Peltzer P.M., Martinuzzi C.S.* et al. B-esterases and behavioral biomarkers in tadpoles exposed to pesticide pyrethroid-TRISADA® // *Toxicol. Environ. Health Sci.* 2018. V. 10. P. 237–244. <https://doi.org/10.1007/s13530-018-0371-3>
 32. *Nikanorov A.M., Stradomskaya A.G.* Chronic pollution of freshwater bodies: data on accumulation of pesticides, oil products, and other toxic substances in bottom deposits // *Water Resour.* 2007. V. 34. P. 314–320. <https://doi.org/10.1134/S0097807807030098>
 33. *Teklu B.M., Hailu A., Wiegant D.A.* et al. Impacts of nutrients and pesticides from small- and large-scale agriculture on the water quality of Lake Ziway, Ethiopia // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2018. V. 25(14). P. 13207–13216. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-6714-1>
 34. *Pretti C., Cognetti-Varriale A.M.* The use of biomarkers in aquatic biomonitoring: the example of esterases // *Aquatic Conserv.: Mar. and Freshw. Ecosyst.* 2001. V. 11. P. 299–303. <https://doi.org/10.1002/aqc.457>
 35. *Sole M., Hambach B., Cortijo V.* et al. Muscular and hepatic pollution biomarkers in the fishes phycis blennoides and micromesistius poutassou and the crustacean *Aristeus antennatus* in the Blanes submarine canyon (NW Mediterranean) // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2009. V. 57(1). P. 123–132. <https://doi.org/10.1007/s00244-008-9250-2>
 36. *Neamtu M., Ciomasu I.M., Costica N.* et al. Chemical, biological, and ecotoxicological assessment of pesticides and persistent organic pollutants in the Bahlui River, Romania // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2009. V. 16 (Suppl. 1). P. 76–85. <https://doi.org/10.1007/s11356-009-0101-0>
 37. *Damásio J., Navarro-Ortega A., Tauler R.* et al. Identifying major pesticides affecting bivalve species exposed to agricultural pollution using multi-biomarker and multivariate methods // *Ecotoxicology.* 2010. V. 19(6). P. 1084–1094. <https://doi.org/10.1007/s10646-010-0490-3>
 38. *Van der Oost R., Beyer J., Vermeulen N.P.* Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment: a review // *Environ. Toxicol. Pharmacol.* 2003. V. 13(2). P. 57–149. [https://doi.org/10.1016/s1382-6689\(02\)00126-6](https://doi.org/10.1016/s1382-6689(02)00126-6)
 39. Biomarkers and risk assessment: concepts and principles. IPCS. Environmental health criteria 155. Geneva: WHO, 1993. 82 p.
 40. *Gonçalves A.M.M., Rocha C.P., Marques J.C.* et al. Fatty acids as suitable biomarkers to assess pesticide impacts in freshwater biological scales—a review // *Ecol. Indic.* 2021. V. 122. Art. 107299. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107299>
 41. *Holdway D.A., Brennan S.E., Ahokas J.T.* Short review of selected fish biomarkers of xenobiotic exposure with an example using fish hepatic mixed-function oxidase // *Austral Ecology.* 1995. V. 20. P. 34–44. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1995.tb00520.x>
 42. *Rodrigues C., Guimarães L., Vieira N.* Combining biomarker and community approaches using benthic macroinvertebrates can improve the assessment of the ecological status of rivers // *Hydrobiologia.* 2019. V. 839. P. 1–24. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-03991-7>
 43. *Au D.W.* The application of histo-cytopathological biomarkers in marine pollution monitoring: a review // *Mar. Pollut. Bull.* 2004. V. 48(9–10). P. 817–834. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.02.032>
 44. *Lomartire S., Marques J.C., Goncalves A.M.* Biomarkers based tools to assess environmental and chemical stressors in aquatic systems // *Ecol. Indic.* 2021. V. 122. Art. 107207. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107207>
 45. *Pereira B.B., de Campos Júnior E.O.* Enzymatic alterations and genotoxic effects produced by sublethal concentrations of organophosphorous temephos in *Poecilia reticulata* // *J. Toxicol. Environ. Health A.* 2015. V. 78(16). P. 1033–1037. <https://doi.org/10.1080/15287394.2015.1050566>
 46. *Dallarés S., Carrasco N., Álvarez-Muñoz D.* et al. Multi-biomarker biomonitoring approach using three bivalve species in the Ebro Delta (Catalonia, Spain) // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2018. V. 25(36). P. 36745–36758. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-3614-6>
 47. *Ribalta C., Sanchez-Hernandez J.C., Sole M.* Hepatic biotransformation and antioxidant enzyme activities in Mediterranean fish from different habitat depths // *Sci. Total. Environ.* 2015. V. 532. P. 176–183. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.06.001>
 48. *Basu N.* Applications and implications of neurochemical biomarkers in environmental toxicology // *Environ. Toxicol. Chem.* 2015. V. 34(1). P. 22–29. <https://doi.org/10.1002/etc.2783>
 49. *Baker J.K., Long S.M., Hassell K.L.* et al. Health status of sand flathead (*Platycephalus bassensis*), inhabiting an industrialised and urbanised embayment, Port Phillip Bay, Victoria as mea-

- sured by biomarkers of exposure and effects // PLoS One. 2016. V. 11(10). Art. e0164257. P. 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164257>
50. Solé M., Freitas R., Viñas L. et al. Biomarker considerations in monitoring petrogenic pollution using the mussel *Mytilus galloprovincialis* // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2020. V. 27(25). P. 31854–31862. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-09427-3>
 51. Solé M., Vega S., Varó I. Characterization of type “B” esterases and hepatic CYP450 isoenzymes in *Senegalese sole* for their further application in monitoring studies // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2012. V. 78. P. 72–79. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2011.11.013>
 52. Koenig S., Fernandez P., Company J.B. et al. Are deep-sea organisms dwelling within a submarine canyon more at risk from anthropogenic contamination than those from the adjacent open slope? A case study of Blanes canyon (NW Mediterranean) // Prog. Oceanogr. 2013. V. 118(Suppl. 3). P. 249–259. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.07.016>
 53. Makhaeva G., Rudakova E., Richardson R. Investigation of the esterase status as a complex biomarker of exposure to organophosphorus compounds // Biomed. Chem.: Res. Methods. 2018. V. 1(3). Art. e00028. <https://doi.org/10.18097/BMCRM00028>
 54. Barriga-Vallejo C., Aguilera C., Cruz J. et al. Ecotoxicological biomarkers in multiple tissues of the neotenic *Ambystoma* spp. for a non-lethal monitoring of contaminant exposure in wildlife and captive populations // Water, Air, Soil. Pollut. 2017. V. 228. Art. 415. <https://doi.org/10.1007/s11270-017-3590-3>
 55. Aguilera C., Leija A., Torres M. et al. Assessment of environmental quality in the tamaulipas laguna Madre, Gulf of Mexico, by integrated biomarker response using the Cross-Barred Venus clam *Chione elevata* // Water, Air, Soil. Pollut. 2019. V. 230. Art. 27. <https://doi.org/10.1007/s11270-019-4078-0>
 56. Olsvik P.A., Larsen A.K., Berntssen M.H.G. et al. Effects of agricultural pesticides in aquafeeds on wild fish feeding on leftover pellets near fish farms // Front. Genet. 2019. V. 10. Art. 794. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00794>
 57. Güngördü A., Uçkun M., Yoloğlu E. Integrated assessment of biochemical markers in premetamorphic tadpoles of three amphibian species exposed to glyphosate- and methidathion-based pesticides in single and combination forms // Chemosphere. 2016. V. 144. P. 2024–2035. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.10.125>
 58. Velki M., Lackmann C., Barranco A. et al. Pesticides diazinon and diuron increase glutathione levels and affect multixenobiotic resistance activity and biomarker responses in zebrafish (*Danio rerio*) embryos and larvae // Environ. Sci. Eur. 2019. V. 31. Art. 4. <https://doi.org/10.1186/s12302-019-0186-0>
 59. Solé M., Antó M., Baena M. et al. Hepatic biomarkers of xenobiotic metabolism in eighteen marine fish from NW Mediterranean shelf and slope waters in relation to some of their biological and ecological variables // Mar. Environ. Res. 2010. V. 70(2). P. 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2010.04.008>
 60. Solé M., Varó I., González-Mira A. et al. Xenobiotic metabolism modulation after long-term temperature acclimation in juveniles of *Solea senegalensis* // Mar. Biol. 2015. V. 162. P. 401–412. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2588-2>
 61. Alkan Uçkun A., Barım Öz Ö. Acute exposure to the fungicide penconazole affects some biochemical parameters in the crayfish (*Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) // Environ. Sci. Pollut. Res. 2020. V. 27(28). P. 35626–35637. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-09595-2>
 62. Jemec A., Drobne D., Tišler T. et al. Biochemical biomarkers in environmental studies – lessons learnt from enzymes catalase, glutathione S-transferase and cholinesterase in two crustacean species // Environ. Sci. Pollut. Res. 2010. V. 17(3). P. 571–581. <https://doi.org/10.1007/s11356-009-0112-x>
 63. Moreira S.M., Guilhermino L. The use of *Mytilus Galloprovincialis* acetylcholinesterase and glutathione S-transferases activities as biomarkers of environmental contamination along the northwest Portuguese coast // Environ. Monit. Assess. 2005. V. 105(1–3). P. 309–325. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-3854-z>
 64. Crespo M., Solé M. The use of juvenile *Solea solea* as sentinel in the marine platform of the Ebre Delta: in vitro interaction of emerging contaminants with the liver detoxification system // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2016. V. 23(19). P. 19229–19236. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7146-7>
 65. Jeon H.J., Lee Y.H., Mo H.H. et al. Chlorpyrifos-induced biomarkers in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2015. V. 23(2). P. 1071–1080. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4598-0>
 66. Hannam M.L., Hagger J.A., Jones M.B. et al. Characterisation of esterases as potential biomarkers of pesticide exposure in the lugworm *Arenicola marina* (Annelida: Polychaeta) // Environ. Pollut. 2008. V. 152(2). P. 342–350. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.022>
 67. Есимбекова Е.Н., Торгашина И.Г., Калябина В.П. и др. Ферментативное биотестирование: научные основы и применение // Сибирский экологич. журн. 2021. Т. 28. № 3. С. 364–382. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210308>
 68. Solé M., García de la Parra L.M., Alejandro-Grimaldo S. et al. Esterase activities and lipid peroxidation levels in offshore commercial species of the NW Mediterranean Sea // Mar. Pollut. Bull. 2006. V. 52(12). P. 1708–1716. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.07.015>
 69. Li S.N., Fan D.F. Activity of esterases from dif-

- ferent tissues of freshwater fish and responses of their isoenzymes to inhibitors // *J. Toxicol. Environ. Health*. 1997. V. 51(2). P. 149–157. <https://doi.org/10.1080/00984109708984018>
70. *Wheelock C.E., Phillips B.M., Anderson B.S.* et al. Applications of carboxylesterase activity in environmental monitoring and toxicity identification evaluations (TIEs) // *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 2008. V. 195. P. 117–178. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77030-7_5
 71. *Solé M., Sanchez-Hernandez J.C.* An in vitro screening with emerging contaminants reveals inhibition of carboxylesterase activity in aquatic organisms // *Aquat. Toxicol.* 2015. V. 169. P. 215–222. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2015.11.001>
 72. *Hirji K.N., Courtney W.A.M.* Non-specific carboxylic esterase-activity in the digestive-tract of the perch, *Perca fluviatilis* L. // *J. of Fish Biology*. 1983. V. 22(1). P. 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1983.tb04719.x>
 73. *Barron M.G., Charron K.A., Stott W.T.* et al. Tissue carboxylesterase activity of rainbow trout // *Environ. Toxicol. Chem.* 1999. V. 18(11). P. 2506–2511. <https://doi.org/10.1002/etc.5620181117>
 74. *Arendarczyk A., Jakubowska A., Zgorska A.* et al. Toxic effects of cadmium-spiked sediments in *Tubifex tubifex*: enzyme biomarkers measurements // *Desal. Water Treatm.* 2014. V. 52(19–21). P. 3798–3803. <https://doi.org/10.1080/19443994.2014.884793>
 75. *Li M.H.* Effects of nonylphenol on cholinesterase and carboxylesterase activities in male guppies (*Poecilia reticulata*) // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2008. V. 71(3). P. 781–786. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2008.02.014>
 76. *Güngördü A., Erkmen B., Kolankaya D.* Evaluation of spatial and temporal changes in biomarker responses in the common carp (*Cyprinus carpio* L.) for biomonitoring the Meric Delta, Turkey // *Environ. Toxicol. Pharmacol.* 2012. V. 33(3). P. 431–439. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2012.01.003>
 77. *Güngördü A., Sireci N., Küçükbay H.* et al. Evaluation of in vitro and in vivo toxic effects of newly synthesized benzimidazole-based organophosphorus compounds // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2013. V. 87. P. 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2012.10.007>
 78. *Zang Y., Zhang X., Huang P.* et al. Cloning and expression of two carboxylesterases, and their activity modulation in chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* under pesticide exposer // *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* 2020. V. 20(7). P. 521–529. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v20_7_02
 79. *Leticia A.G., Gerardo G.B.* Determination of esterase activity and characterization of cholinesterases in the reef fish *Haemulon plumieri* // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2008. V. 71(3). P. 787–797. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2008.01.024>
 80. *Farcy E., Burgeot T., Haberkorn H.* et al. An integrated environmental approach to investigate biomarker fluctuations in the blue mussel *Mytilus edulis* L. in the Vilaine estuary, France // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2013. V. 20(2). P. 630–650. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1316-z>
 81. *Velki M., Meyer-Alert H., Seiler T.B.* et al. Enzymatic activity and gene expression changes in zebrafish embryos and larvae exposed to pesticides diazinon and diuron // *Aquat. Toxicol.* 2017. V. 193. P. 187–200. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2017.10.019>
 82. *Martínez-Morcillo S., Pérez-López M., Míguez M.P.* et al. Comparative study of esterase activities in different tissues of marine fish species *Trachurus trachurus*, *Merluccius merluccius* and *Trisopterus luscus* // *Sci. Total. Environ.* 2019. V. 679. P. 12–22. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.047>
 83. *Attademo A.M., Peltzer P.M., Lajmanovich R.C.* et al. Tissue-specific variations of esterase activities in the tadpoles and adults of *Pseudis paradoxa* (Anura: Hyliidae) // *Water, Air. Soil. Pollut.* 2014. V. 225. Art. 1903. <https://doi.org/10.1007/s11270-014-1903-3>
 84. *Tengjaroenkul B., Smith B.J., Caceci T.* et al. Distribution of intestinal enzyme activities along the intestinal tract of cultured Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. // *Aquaculture*. 2000. V. 182(3–4). P. 317–327. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00270-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00270-7)
 85. *Kozarić Z., Kužir S., Petrinc Z.* et al. Histochemical distribution of digestive enzymes in intestine of gold-line, *Sarpa salpa* L. 1758 // *J. Appl. Ichthyol.* 2006. V. 22(1). P. 43–48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00694.x>
 86. *Bresler V., Bissinger V., Abelson A.* et al. Marine molluscs and fish as biomarkers of pollution stress in littoral regions of the Red Sea, Mediterranean Sea and North Sea // *Helgol. Mar. Res.* 1999. V. 53. P. 219–243. <https://doi.org/10.1007/s101520050026>
 87. *Nos D., Navarro J., Macias D.* et al. Carboxylesterase activities as potential biomarkers of pollution in marine pelagic predators // *Ecol. Indic.* 2021. V. 122. Art. 107217. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107217>
 88. *Sánchez-Nogué B., Varó I., Solé M.* Comparative analysis of selected biomarkers and pesticide sensitivity in juveniles of *Solea solea* and *Solea senegalensis* // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2013. V. 20. P. 3480–3488. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1355-5>
 89. *Solé M., Rodríguez S., Papiol V.* et al. Xenobiotic metabolism markers in marine fish with different trophic strategies and their relationship to ecological variables // *Comp. Biochem. Physiol.* 2009. V. 149(1). P. 83–89. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2008.07.008>
 90. *Koenig S., Solé M.* Natural variability of hepatic biomarkers in Mediterranean deep-sea organisms // *Mar. Environ. Research.* 2012. V. 79. P. 122–131.

- <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.06.005>
91. Freitas J.S., Felício A.A., Teresa F.B. et al. Combined effects of temperature and clomazone (Gamit®) on oxidative stress responses and B-esterase activity of *Physalaemus nattereri* (Leiuperidae) and *Rhinella schneideri* (Bufonidae) tadpoles // *Chemosphere*. 2017. V. 185. P. 548–562. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.07.061>
 92. Schmitt C., McManus M., Kumar N. et al. Comparative analyses of the neurobehavioral, molecular, and enzymatic effects of organophosphates on embryo-larval zebrafish (*Danio rerio*) // *Neurotoxicol. Teratol.* 2019. V. 73. P. 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.ntt.2019.04.002>
 93. Barata C., Solayan A., Porte C. Role of B-esterases in assessing toxicity of organophosphorus (chlorpyrifos, malathion) and carbamate (carbofuran) pesticides to *Daphnia magna* // *Aquat. Toxicol.* 2004. V. 66(2). P. 125–139. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2003.07.004>
 94. Arufe M.I., Arellano J.M., García L. et al. Cholinesterase activity in gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae: characterization and sensitivity to the organophosphate azinphosmethyl // *Aquat. Toxicol.* 2007. V. 84(3). P. 328–336. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2007.06.009>
 95. Ferrari A., Venturino A., de D'Angelo A.M.P. Effects of carbaryl and azinphos methyl on juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) detoxifying enzymes // *Pestic. Biochem. Physiol.* 2007. V. 88(2). P. 134–142. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2006.10.005>
 96. Nigam A.K., Kumari U., Mittal S. et al. Characterization of carboxylesterase in skin mucus of *Cirrhinus mrigala* and its assessment as biomarker of organophosphate exposure // *Fish. Physiol. Biochem.* 2014. V. 40. P. 635–644. <https://doi.org/10.1007/s10695-013-9872-9>
 97. Jeon H.J., Lee Y.H., Mo H.H. et al. Chlorpyrifos-induced biomarkers in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2016. V. 23. P. 1071–1080. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-4598-0>
 98. Wheelock C.E., Eder K.J., Werner I. et al. Individual variability in esterase activity and CYP1A levels in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawyacha*) exposed to esfenvalerate and chlorpyrifos // *Aquat. Toxicol.* 2005. V. 74(2). P. 172–192. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2005.05.009>
 99. Cacciatore L.C., Guerrero N.V., Cochon A.C. Cholinesterase and carboxylesterase inhibition in *Planorbarius corneus* exposed to binary mixtures of azinphos-methyl and chlorpyrifos // *Aquat. Toxicol.* 2013. V. 128–129. P. 124–134. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2012.12.005>
 100. Mit C., Tebby C., Gueganno T. et al. Modeling acetylcholine esterase inhibition resulting from exposure to a mixture of atrazine and chlorpyrifos using a physiologically-based kinetic model in fish // *Sci. Total Environ.* 2021. V. 773. Art. 144734. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144734>
 101. Ferrari A., Lascano C., de D'Angelo A.M.P. et al. Effects of azinphos methyl and carbaryl on *Rhinella arenarum* larvae esterases and antioxidant enzymes // *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.* 2011. V. 153(1). P. 34–39. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2010.08.003>
 102. Xing H., Wang J., Li J. et al. Effects of atrazine and chlorpyrifos on acetylcholinesterase and carboxylesterase in brain and muscle of common carp // *Environ. Toxicol. Pharmacol.* 2010. V. 30(1). P. 26–30. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2010.03.009>
 103. Ru S., Wei X., Jiang M. et al. In vivo and in vitro inhibitions of red drum (*Sciaenops ocellatus*) brain acetylcholinesterase and liver carboxylesterase by monocrotophos at sublethal concentrations // *Water, Air. Soil. Pollut.* 2003. V. 149. P. 17–25. <https://doi.org/10.1023/a:1025607702964>
 104. Siscar R., Varó I., Solé M. Hepatic and branchial xenobiotic biomarker responses in *Solea* spp. from several NW Mediterranean fishing grounds // *Mar. Environ. Res.* 2015. V. 112(Pt A). P. 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.09.001>
 105. Guerreño M., López Armengol M.F., Luquet C.M. et al. Comparative study of toxicity and biochemical responses induced by sublethal levels of the pesticide azinphosmethyl in two fish species from North-Patagonia, Argentina // *Aquat. Toxicol.* 2016. V. 177. P. 365–372. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2016.06.015>
 106. Solé M., Lacorte S., Vinyoles D. Biochemical aspects of susceptibility to stressors in two small cyprinids *Squalius laietanus* and *Barbus meridionalis* from the NW Mediterranean // *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.* 2021. V. 242. Art. 108940. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2020.108940>
 107. Pereira Trídico C., Ferreira Rodrigues A.C., Nogueira L. et al. Biochemical biomarkers in *Oreochromis niloticus* exposed to mixtures of benzo[a]pyrene and diazinon // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2010. V. 73(5). P. 858–863. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2010.01.016>
 108. Nunes B. The use of cholinesterases in ecotoxicology // *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 2011. V. 212. P. 29–59. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8453-1_2

NON-SPECIFIC ANIMAL ESTERASES AS BIOMARKERS OF PESTICIDE POLLUTION OF AQUATIC ECOSYSTEMS (REVIEW)

A. G. Kinareikina^{1,*}, E. A. Silivanova¹, D. N. Kyrov²

¹All-Russian Scientific Research Institute of Veterinary Entomology and Arachnology, Branch of the Tyumen Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Tyumen, 625041, Russia

²University of Tyumen, Tyumen, 625003, Russia

*e-mail: kinareickina@yandex.ru

Abstract—Pollution of water resources with pesticides negatively affects aquatic organisms and makes water bodies unsuitable for use by humans. Chemical analysis methods do not provide information about the impact of a detected substance and its individual components on the ecosystem. The article presents an analysis and synthesis of published data on the possibilities and features of the use of aquatic enzymes as biomarkers of pollution of aquatic ecosystems with pesticides. Publications over the past 20 years, indexed in the PubMed, Crossref, Web of Science, Scopus, and RSCI databases devoted to the issues of pesticide pollution of water bodies and the use of enzymes, in particular nonspecific esterases, in biomonitoring were analyzed. The concept of “biomarker” is revealed, groups of biomarkers, the purposes of their use, advantages and disadvantages as a source of information about the state of the ecosystem are listed. Particular attention is paid to study of nonspecific esterases in aquatic organisms (fish, mollusks, crustaceans, amphibians). The main types of substrates used to measure the activity of esterase isoforms and the features of changes in enzymatic activity in response to exposure to pesticides from different chemical groups (organophosphorus compounds, carbamates, pyrethroids) are considered. The factors influencing the activity of nonspecific esterases of aquatic organisms and limiting their use for assessing pollution of aquatic ecosystems are identified.

Keywords: nonspecific esterases, carboxylesterases, pesticides, pesticide pollution, hydrobionts

УДК 598.288.7:57.017.55

К ВОПРОСУ О ПЕРВИЧНОМ СООТНОШЕНИИ ПОЛОВ У МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

© 2024 г. А. В. Артемьев^а, * , В. Н. Вепринцев^б, Н. А. Карпеченко^с

^аИнститут биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ “Карельский научный центр РАН”,
Россия, 185610, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

^бФилиал ФБУ “Российский центр защиты леса” – “Центр защиты леса Воронежской области”,
Россия, 394087, Воронеж, ул. Ломоносова, д. 105

^сФГБНУ “Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара им. А.Л. Мазлумова”,
Россия, 396030, Воронежская обл., Рамонский район, пос. ВНИИСС

*e-mail: ficedul@gmail.com

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 22.11.2023 г.

Принята к публикации 27.11.2023 г.

Дана оценка первичного соотношения полов в локальной популяции мухоловки-пеструшки в Южной Карелии (Россия) и проанализированы его вариации в выводках в зависимости от особенностей гнездования и характеристик родителей. В 30 обследованных в 2012 г. кладках доля самцов не отличалась от доли самок и составляла 50.8% от общего числа отложенных яиц ($n = 199$), хотя в отдельных гнездах она варьировала от 14.3% до 85.7%. Выявлена слабая положительная корреляция доли самцов в гнезде со сроками гнездования и орнаментацией перьев, формирующих белое пятно на крыле самца (первого третьестепенного махового и 5–6-го больших верхних кроющих второстепенных маховых), и отрицательная – с длиной крыла и третьего первостепенного махового пера самки. Анализ с использованием общих линейных моделей показал значимую связь первичного соотношения полов в выводке только с длиной третьего первостепенного махового пера самки. Обсуждены возможные механизмы изменения соотношения полов в выводках.

Ключевые слова: первичное соотношение полов, мухоловка-пеструшка, *Ficedula hypoleuca*

DOI: 10.31857/S0367059724020041 **EDN:** DKSISO

Проблема соотношения полов в популяциях птиц издавна привлекает внимание исследователей [1, 2]. К настоящему времени накоплен большой фактический материал по вторичному и третичному соотношению полов в популяциях представителей разных систематических групп, но данные по их первичному соотношению ограничены значительно меньшим числом видов, на что неоднократно обращали внимание авторы обзоров по этой теме [3–8]. Э. Майр [1] в свое время отмечал, что первичное соотношение полов у диких птиц легко оценить, поскольку оно равняется вторичному соотношению полов в тех выводках, где птенцы вылупились из всех яиц. Но даже в последние десятилетия накопление таких сведений идет медленно, несмотря на то, что с появлением молекулярно-генетических методов определения пола сбор материала стал более простым и неинвазивным [4, 7, 9]. Мухоловка-пеструшка является одним из наиболее популярных объектов популяционно-экологических исследований, однако дан-

ных по первичному соотношению полов у этого вида до настоящего времени не получено, хотя у близкородственного вида мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) его вариации исследовали в четырех европейских популяциях [10–13].

Интерес к этой проблеме связан с дискуссией о способности птиц регулировать первичное соотношение полов. С появлением обзора Э. Майра [1], обратившего внимание на сильные перекосы в первичном соотношении полов у разных видов птиц, ведутся углубленные исследования в этом направлении. К настоящему времени очерчен довольно широкий круг факторов, оказывающих влияние на соотношение полов при оплодотворении. К их числу относятся: сроки размножения, величина кладки и очередность откладки яиц, качество местообитания и кормовая база, концентрация стероидных гормонов в крови самки во время овуляции, а также ее физическое состояние и возраст; характеристики партнера, в первую очередь связанные с его привлекатель-

ностью для самки [3–7, 9, 14–20]. Авторы большинства обзоров отмечают, что действие этих факторов установлено на ограниченном числе видов, а полученные результаты нередко существенно различаются не только между видами, но и между популяциями одного вида. Пока не выяснены механизмы действия этих факторов и не раскрыта их иерархия, нет единого мнения и относительно способности самки регулировать пол потомков на стадии формирования ооцитов.

Цель настоящей работы – оценка первичного соотношения полов у мухоловки-пеструшки и проверка его связей с рядом факторов, действие которых обнаружено на других видах птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2012 г. на стационаре Маячино ИБ КарНЦ РАН, расположенном на юге Республики Карелия, на побережье Ладожского озера (60°46' с. ш., 32°48' в. д.). На стационаре с 1979 г. по настоящее время ведется мониторинг населения мухоловки-пеструшки с использованием искусственных гнездовий (ИГ), вывешенных в типичных для региона таежных лесах. Подробное описание района проведения работ, сведения по экологии обследованной популяции и основные методы исследований опубликованы ранее [21]. В 2012 г. в 337 ИГ контролировали 83 гнезда мухоловки-пеструшки. Для анализа первичного соотношения полов были выбраны 36 гнезд, в которых птенцы вылупились из всех отложенных яиц и дожили до оперения. В каждом гнезде были точно установлены: дата начала и величина кладки, дата вылупления птенцов, а также отловлены и обследованы оба родителя.

Птенцов на 12-й день после вылупления метили стандартными кольцами, взвешивали, измеряли длину крыла, 3-го первостепенного махового пера (ПМ 3) и цевки. Для определения пола птиц использовали ДНК, полученную из очина растущего наружного рулевого пера. Перо вырвали пинцетом у птенцов в возрасте 8–14 дней, место изъятия обрабатывали раствором перекиси водорода. До выделения ДНК перья хранили в морозилке в этикетированных герметичных Zip lock пакетах при температуре от –18° до –24°С. Выделение ДНК осуществляли модифицированным ЦТАБ-методом [22, 23]. Выделенную ДНК использовали в качестве матрицы в ПЦР с двумя парами праймеров P2+P8 и 1237L+1272H, специфичных к гену хромохеликазы [24]. ПЦР проводили в амплификаторе “Терцик” в течение 2 ч

в смеси следующего состава: 2.5 мкл 10× ПЦР буфера (100 мМ Трис-НСl; рН 8.8; 500 мМ КСl), 25 мМ MgCl₂, смесь 10 мМ нуклеотидтрифосфатов, 10 мМ праймера, 1 ед. Таq ДНК-полимераза и 1 мкл ДНК (20 нг/мкл). Визуализацию и фотофиксацию продуктов амплификации осуществляли на трансиллюминаторе после электрофореза в трис-ацетатном буфере (ТАЕ) в 2%-ном агарозном геле, окрашенном бромистым этидием. Пол птенцов определяли по количеству полос в агарозном геле, ориентируясь по маркеру масс Thermo Scientific #SM0321. В качестве положительного контроля в анализе был использован генетический материал, отобранный у взрослых особей с установленным полом, в качестве отрицательного контроля – реакционная смесь для ПЦР без ДНК.

В 30 гнездах пол был определен у всех 199 птенцов: 101 – самцы и 98 – самки. Еще в 6 выводках из 41 птенца были идентифицированы только 10 самцов и 22 самки. Эти выводки не включили в основной анализ, но морфометрические характеристики птенцов использовали при оценке полового диморфизма слетков. Точность определения пола птенцов генетическим методом была подтверждена отловом 2 самцов и 2 самок из этой выборки, вернувшихся на гнездование в район рождения в 2013 г.

В качестве показателя соотношения полов использовали процентную долю самцов в выводке [25]. В ходе исследования были протестированы связи первичного соотношения полов с качеством гнездовой территории, сроками гнездования, величиной кладки и характеристиками родителей (возраст, длина крыла, ПМ 3, цевки, масса тела, особенности окраски оперения самца). Качество территории оценивали по частоте заселения ИГ птицами. Его рассчитывали по отношению числа сезонов, в которые ИГ было заселено мухоловкой-пеструшкой, к суммарному числу сезонов, когда оно было пригодно для заселения и не занято другими видами [26].

Для характеристики родителей использовали возраст птиц, массу тела и стандартные промеры, взятые на разных стадиях гнездового цикла [21]. Возрастные классы птиц “1 год” и “2 года или старше” определены по особенностям оперения [27], а более старшие классы выделены на основе повторных отловов особей, помеченных в предшествующие сезоны. Известно, что масса птиц варьирует во время гнездования и стабилизируется во второй половине периода выкармли-

вания птенцов [28]. Поэтому при анализе массы родителей были использованы данные по 25 самцам и 17 самкам, взвешенным во время выкармливания 10–14-дневных птенцов, ряды данных по другим показателям взрослых птиц, приведенные в табл. 1, насчитывали по 30 значений.

Для характеристики окраски оперения самцов использовали несколько показателей: по шкале Р. Дроста [29] оценивали степень меланизации оперения, по промерам рассчитывали площадь белого лобного пятна, а по фотографии сложенного крыла на фоне линейки – площадь белого пятна на крыле. По балльной системе Е.В. Иванкиной с соавт. [30] оценивали орнамент на сменившихся во время предбрачной линьки третьестепенных маховых перьях (ТМ 1–3) и внутренних больших верхних кроющих второстепенных маховых (БВКВМ 4–9) – порядковый номер балла отражал площадь белого пятна на опахале.

Родителями птенцов считали самца, участвующего в выкармливании выводка, и самку, насиживавшую кладку. Не исключено, что часть

птенцов были внебрачными потомками этих самцов или вылупились из яиц, подложенных посторонними самками. В исследовании по точному установлению отцовства и материнства у птенцов этого вида, выполненном в двух поселениях птиц в Томской области [31], было показано, что доля потомков, выращенных негенетическими матерями, варьирует от 3.4 до 8.5%, а негенетическими отцами – от 1.9 до 11.8%, и этот показатель зависит от плотности населения и характера местообитания. Мы не проводили генотипирование птенцов, но не исключаем наличие таких потомков в исследованной выборке, что, несомненно, “размывает” оценку влияния качеств родителей на первичное соотношение полов в выводке.

Для дополнительной характеристики отдельных показателей в работе приведены оригинальные, частично опубликованные материалы, собранные в ходе мониторинга локальной популяции в 1979–2022 гг. [21]

Связь переменных оценивали по величине коэффициента корреляции Спирмена (r), значения

Таблица 1. Корреляционные связи доли самцов в выводках мухоловки-пеструшки с некоторыми параметрами гнездования и характеристиками родителей ($n=30$)

Показатель	Изменчивость показателя		Связь с долей самцов в выводке	
	пределы	среднее (медиана)	r	p
Частота заселения ИГ, %	20.6–100	51.9	0.02	0.46
Дата начала кладки	18 мая – 19 июня	26 мая	0.28	0.07
Число яиц в кладке	5 – 8	6.6	0.1	0.31
Самка: возраст, годы	1 – 5	1.9	0.01	0.5
длина крыла, мм	76.5 – 81	78.7	–0.29	0.06
длина ПМ 3, мм	56.5 – 61	59.4	–0.35*	0.03
длина цевки, мм	16.8 – 18.5	17.7	–0.11	0.28
масса тела, г	11.9 – 14.7	13	0.23	0.19
Самец: возраст, годы	1 – 6	2.2	0.01	0.5
длина крыла, мм	77 – 84	80.9	–0.23	0.11
длина ПМ 3, мм	58 – 64.5	61.4	–0.07	0.35
длина цевки, мм	16.7 – 18.5	17.5	–0.13	0.24
масса тела, г	11.5 – 13.7	12.5	0.27	0.1
балл окраски оперения	2 – 7	4**	0.01	0.5
площадь белого пятна на лбу, мм ²	2 – 56	19	0.04	0.43
площадь белого пятна на крыле, мм ²	90 – 290	185	–0.19	0.15
балл окраски ТМ 1	2 – 4	3**	0.38	0.02
балл окраски БВКВМ 5	1 – 3	2**	0.33	0.04
балл окраски БВКВМ 6	1 – 4	2**	0.35	0.03

* Значимые коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

** Для балльных оценок приведена медиана.

средних величин сравнивали с помощью критерия Стьюдента (T), а для сравнения признаков, выраженных в долях и процентах, использовали угловое преобразование Фишера [32]. Для выявления наиболее значимых переменных, влияющих на анализируемые признаки, использован многомерный анализ с построением обобщенных линейных моделей (стандартный GLM) [2]. В расчетах оперировали абсолютными значениями анализируемых признаков без их предварительного преобразования. При расчетах использован пакет Statgraphics Centurion 19 - X64.

Следует отметить, что анализируемая выборка из 30 гнезд была сформирована предвзято, поскольку включала кладки со 100%-ной успешностью насиживания. Однако средние величины (или медианы) всех приведенных в табл. 1 показателей этой выборки значимо не отличались от аналогичных значений, рассчитанных для всех гнезд сезона 2012 г. Поэтому есть все основания полагать, что полученная на ее основе оценка первичного соотношения полов потомства объективно отражала значение этого показателя в локальной популяции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полные кладки в 30 обследованных гнездах мухоловки-пеструшки в сумме содержали 199 яиц. Среди вылупившихся из них птенцов доли самцов (50.75%) и самок (49.25%) значимо не отличались, и первичное соотношение полов в локальной популяции было близким к паритету. Распределение частот встречаемости самцов в кладках соответствовало нормальному (тест Шапиро-Уилка: $W = 0.95$, $p = 0.26$). В отдельных гнездах этот показатель варьировал от 14.3% до 85.7%, а его среднее значение для кладки составило $51 \pm 3.8\%$ (здесь и далее указана ошибка средней). В выводках паритетное соотношение полов встречалось редко, и даже в кладках с четным числом яиц было отмечено только в 2 случаях из 9. В большинстве обследованных гнезд наблюдалось существенное преобладание птенцов одного пола: в 9 выводках доля самцов была менее 38%, а еще в 9 – более 67%.

Результаты корреляционного анализа связей соотношения полов в выводке с показателями гнездования и свойствами родителей приведены в табл. 1.

Качество территории, оцененное по частоте заселения ИГ, на первичном соотношении по-

лов не отражалось. В гнездовых, редко и часто заселяемых птицами (использованных в течение 20–40% и 60–100% сезонов), средние доли самцов на один выводок значимо не отличались и составляли соответственно $49.2 \pm 6.7\%$ ($n = 11$) и $53.2 \pm 4.9\%$ ($n = 12$).

Доля самцов в выводках варьировала в зависимости от сроков гнездования. Уровень значимости коэффициента корреляции этого показателя с датами начала кладки немного превышал допустимый верхний порог (см. табл. 1), но у птиц, начавших размножение в разные сроки, первичное соотношение полов значимо различалось. Среди птенцов, вылупившихся из кладок, начатых в первой половине гнездового сезона, – с 18 мая по 23 мая (дата медианы начала кладки в популяции в 2012 г.), преобладали самки, а в поздних гнездах (1-е яйцо отложено с 24 мая по 19 июня) – самцы. В первой группе гнезд средняя доля самцов в выводке составляла $44.9 \pm 4.5\%$ ($n = 20$), а во второй – $63.4 \pm 5.2\%$ ($n = 10$); ($T = 2.7$, $p < 0.05$).

В кладках разной величины соотношение полов варьировало, но в его динамике выраженного тренда не было. Среднее значение доли самцов для кладок из 5 яиц составляло 73.3% ($n = 3$), из 6 – 38.1% ($n = 7$), из 7 – 53.2% ($n = 18$), а в двух кладках из 8 яиц на долю самцов приходилось 37.5 и 50% птенцов.

Из всех исследованных переменных, характеризующих птиц родителей, доля самцов в выводке значимо коррелировала только с длиной ПМ 3 у самки и орнаментацией перьев, образующих белое пятно на крыле самца. Самки с увеличением длины ПМ 3 чаще продуцировали потомков своего пола. Дистальные концы опахал ПМ 3 и ПМ 4 у мухоловки-пеструшки формируют вершину сложенного крыла птицы, и размеры этих перьев отражаются на длине крыла. У обследованных самок значения длины крыла и ПМ 3 тесно коррелировали ($r = 0.87$, $p < 0.001$), поэтому соотношение полов в выводке было связано и с длиной крыла самки. Уровень значимости коэффициента корреляции этих показателей был чуть выше допустимого верхнего порога (см. табл. 1), но в потомстве самок с крылом короче 79 мм (среднее значение для выборки) преобладали самцы, а у птиц с длиной крыла 79 мм и более – самки. Средние показатели доли самцов в выводках самок с коротким и длинным крылом составляли соответственно $62.1 \pm 4.5\%$ ($n = 12$) и $43.7 \pm 4.9\%$ ($n = 18$) и значимо отличались ($T = 2.8$, $p < 0.01$).

Из всех характеристик самцов на первичном соотношении полов в выводке отражалась только орнаментация ТМ 1 и БВКВМ 5–6: доля самцов в их выводках позитивно коррелировала с размером белых пятен на этих перьях. Примечательно, что соотношение полов потомства не было связано ни с площадью белых пятен на крыле или на лбу самцов, ни со степенью меланизации оперения головы и спины, ни с орнаментацией ТМ 2–3 или БВКВМ 4 и 7–9.

Первичное соотношение полов не было связано и с возрастом родителей. В выводках самок трех возрастных категорий (первогодков, особей 2 лет или старше и птиц старше 3 лет) средние доли самцов значимо не отличались и составляли соответственно $53.8 \pm 4.3\%$ ($n = 12$), $47.4 \pm 6.5\%$ ($n = 13$) и $54.1 \pm 6.5\%$ ($n = 5$). В потомстве самцов сходных возрастных групп распределение полов также значимо не отличалось: на долю самцов в их выводках в среднем приходилось $50.1 \pm 5.9\%$ ($n = 8$), $56.4 \pm 5\%$ ($n = 16$) и $37.9 \pm 9.9\%$ ($n = 6$) птенцов.

Форма брачных отношений, по-видимому, не отражалась на соотношении полов потомства. Среднее значение доли самцов в выводках многогамных птиц составляло $50.3 \pm 2.8\%$ ($n = 28$). В первых гнездах двух полигинных самцов соотношение полов было диаметрально противоположным: у первого доля потомков-самцов составляла 37.5% из 8 птенцов, а у второго – 85.7% из 7 птенцов. Их самки начали кладки одновременно – 22 мая, они не отличались по длине ПМ 3, но первая была первогодком, а вторая – 5-летней птицей. Самцы были сходных размеров, но отличались по возрасту (1 и 3 года), степени меланизации оперения (7 и 3 балла) и размерам белых пятен на ТМ 1 (2 и 3 балла) и БВКВМ 6 (2 и 4 балла).

Перечисленные выше факторы, с которыми прослеживались слабые (иногда незначимые) связи первичного соотношения полов, были протестированы в ходе GLM анализа. Доля самцов в выводке выступала в качестве зависимой

переменной, баллы окраски ТМ 1 и БВКВМ 6 самца были использованы как категориальные (categorical) переменные, а дата начала кладки и длина ПМ 3 самки – как количественные (quantitative). В анализ не включили длину крыла самки и балл окраски БВКВМ 5 самца, так как у самок исключенная переменная коррелировала с длиной ПМ 3, а у самцов – с баллами окраски ТМ 1 и БВКВМ 6.

Анализ полной модели с четырьмя независимыми переменными показал, что ни одна из них не вносила значимого вклада в динамику первичного соотношения полов (см. табл. 2). Не обнаружено значимых связей и при проверке совместного влияния этих переменных на функцию путем поочередного введения в модель их различных комбинаций. Дальнейшая оптимизация модели путем пошаговой отбраковки наименее значимых переменных показала, что доля самцов в выводке была связана только с длиной ПМ 3 самки ($F = 4.21$, $p = 0.049$), хотя коэффициент детерминации итоговой модели был небольшим и составлял 13.1%.

На ряде видов птиц показано [7], что вариации соотношения полов потомства могут быть связаны со степенью выраженности полового диморфизма птенцов. Поэтому мы сравнили морфометрические показатели 12-дневных птенцов разного пола. Перед вылетом из гнезда самцы и самки имели сходную массу тела (13.64 ± 0.1 г; $n = 104$ и 13.78 ± 0.07 г; $n = 112$), длину крыла (41.71 ± 0.28 и 41.63 ± 0.25 мм) и ПМ 3 (23.36 ± 0.28 и 23.79 ± 0.23 мм) и отличались только размерами цевки, более короткой у самцов (17.23 ± 0.07 мм против 17.46 ± 0.05 мм).

Поскольку на росте и развитии птенцов могут отражаться условия выкармливания в гнезде, мы оценили связи их весовых и размерных характеристик с полом птенца и характеристиками гнезда в ходе GLM анализа. Масса тела или один из промеров птенца выступали как функция, пол птенца (число Z хромосом) использован как категориальная переменная, а дата начала кладки и

Таблица 2. Результаты GLM анализа связи первичного соотношения полов у мухоловки-пеструшки со сроками гнездования и характеристиками родителей (по 30 кладкам)

Показатель	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Дата начала кладки	0.366	0.447	1, 22	0.67	0.42
Самка, длина ПМ 3	-4.864	3.39	1, 22	2.41	0.13
Самец, балл окраски ТМ 1	-8.378	8.151	2, 22	1.25	0.31
Самец, балл окраски БВКВМ 6	-27.163	15.176	3, 22	1.78	0.18

число птенцов в выводке — как количественные переменные. В ходе анализа установлено, что с полом птенцов значимо были связаны только вариации длины цевки, в то время как вариации массы тела, длины крыла и ПМ 3 не зависели от пола и были связаны с величиной выводка или сроками начала гнездования (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для объяснения распределения полов в потомстве птиц и млекопитающих обычно используют две гипотезы: Фишера [33], теоретически обосновавшего идею Ч. Дарвина о том, что естественный отбор поддерживает сбалансированное соотношение полов в потомстве при условии, что затраты родителей на производство и репродуктивная ценность самцов и самок равны, и Трайверса—Уилларда [34], предполагающую, что самки способны регулировать соотношение полов в потомстве в зависимости от своего состояния и условий среды обитания. Многие авторы современных обзоров отмечают, что справедливость гипотезы Трайверса—Уилларда подтверждена на ограниченном числе видов птиц. Для большинства исследованных видов птиц не доказана способность самок регулировать первичное соотношение полов, и вполне возможно, что его вариации у многих из них являются пассивным следствием влияния на самку экологической обстановки в период формирования ооцитов [3, 5, 7, 14, 18].

В популяциях большинства видов птиц, не имеющих выраженного полового диморфизма в размерах, соотношение самцов и самок в потомстве обычно приближается к равному [7]. К числу таких птиц со слабо выраженным половым диморфизмом в размерах взрослых и молодых относится и мухоловка-пеструшка [28]. У птенцов перед вылетом из гнезд он проявлялся только в размерах цевки, более длинной у самок [35, наши данные]. Подобное явление, связанное с разной скоростью формирования цевки у птенцов разного пола, отмечено и у мухоловки-белойшейки [36]. Сходная масса тела и степень развития оперения у самцов и самок перед вылетом из гнезд свидетельствуют о том, что родители расходуют одинаковое количество энергии на их воспитание. Равная стоимость производства потомков разного пола соответствует одному из положений гипотезы Фишера, но соблюдается ли ее второе условие относительно репродуктивной ценности самцов и самок, объективно оценить сложно. Выявленные нами ранее особенности рекрутирования птенцов в состав местного населения не позволяют провести корректное сравнение репродуктивной ценности потомков разного пола. Более низкий, чем у самцов, уровень филопатрии и большая дальность natalной дисперсии самок указывают на их меньший вклад в воспроизводство локальной популяции, однако более раннее вступление в размножение свидетельствует в пользу их большей репродуктивной ценности [21].

Таблица 3. Результаты GLM анализа связей массы тела и размеров 12-дневных птенцов мухоловки-пеструшки с их полом, сроками начала кладки и величиной выводка (по промерам 216 птенцов)

Показатель	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Масса тела					
Пол птенца	0.049	0.056	1, 212	1.46	0.228
Дата начала кладки	-0.058	0.011	1, 212	10.85*	0.001
Величина выводка	-0.472	0.109	1, 212	18.89	0.000
Длина крыла					
Пол птенца	-0.043	0.184	1, 212	0.04	0.84
Дата начала кладки	-0.057	0.035	1, 212	0.81	0.37
Величина выводка	-1.224	0.354	1, 212	11.94	0.001
Длина ПМ 3					
Пол птенца	0.189	0.176	1, 212	1.52	0.22
Дата начала кладки	-0.096	0.034	1, 212	1.09	0.3
Величина выводка	-1.049	0.338	1, 212	9.62	0.002
Длина цевки					
Пол птенца	0.107	0.045	1, 212	6.64	0.01
Дата начала кладки	-0.022	0.008	1, 212	2.18	0.14
Величина выводка	-0.191	0.086	1, 212	4.96	0.03

* Значимые величины *F*-критерия выделены полужирным шрифтом.

Равное первичное соотношение полов в обследованной популяции укладывается в рамки гипотезы Фишера, но вариации доли самцов в отдельных выводках, связанные с характеристиками родителей и сроками гнездования, требуют объяснения. В печати нет материалов по значению этого показателя для других частей ареала мухоловки-пеструшки, но вторичное соотношение полов в популяциях из Швеции и Норвегии также значимо не отличалось от равного: доля самцов в выводках составляла 52% ($n = 102$) и 55.6% ($n = 45$) соответственно [37, 38]. У близкородственного вида – мухоловки-белошейки – первичное соотношение полов в популяциях Швеции и Чехии также было близким к паритету: доли самцов в них составляли 52% и 51.8% [11, 12].

У птиц гетерогаметны самки, поэтому первичное соотношение полов потомства связывают с состоянием матери в период формирования ооцитов. Пол птенцов определяется в течение короткого промежутка времени перед овуляцией и оплодотворением при первом делении мейоза, когда одна из половых хромосом сохраняется в ооците, а вторая попадает в неоплодотворяемое полярное тело [7]. Механизм детерминации пола потомков не выяснен, предполагают, что он связан с эндокринным статусом самки во время овуляции, а посредниками между организмом птицы и внешними условиями могут выступать стероидные гормоны [14–16, 19, 25].

Выявленное в обследованной популяции сезонное изменение первичного соотношения полов, скорее всего, отражает сезонный спад репродуктивной активности самок и снижение концентрации гормонов, связанных с размножением у особей, гнездящихся в поздние сроки. Увеличение доли самок в ранних выводках возможно имеет и адаптивное значение, так как самки, выращенные в начале гнездового сезона, начинали размножение в более раннем возрасте, чем особи, появившиеся на свет в поздние сроки. Возраст первой регистрации на контролируемой территории на гнездовании самок, помеченных здесь птенцами, варьировал от 1 года до 6 лет и был прямо связан с датой их вылупления ($r = 0.29$, $p < 0.001$). Самки, появившиеся на свет в первой половине гнездового сезона, начинали размножение в более раннем возрасте (1.28 ± 0.07 года, $n = 78$), чем особи, появившиеся на свет после даты медианы вылупления птенцов в популяции (1.65 ± 0.17 года, $n = 49$); ($T = 2.01$, $p < 0.05$). У самцов подобного не наблюдалось. Воз-

раст первой регистрации на гнездовании у них варьировал от 1 года до 4 лет, не коррелировал с датой вылупления ($r = 0.08$, $p = 0.13$) и был сходным у особей из ранних (1.59 ± 0.06 года, $n = 133$) и поздних (1.64 ± 0.1 года, $n = 56$) выводков.

Сведений о первичном соотношении полов у мухоловки-пеструшки в других частях ареала до настоящего времени не опубликовано. Поэтому для сравнения мы использовали данные по близкородственному виду – мухоловке-белошейке, полученные в ходе исследований первичного или вторичного соотношения полов в ее четырех европейских популяциях: на о. Готланд (Швеция) [11, 25], в Неполомицкой пуше (Польша) [10], в природном парке Велки Косирж (Чехия) [12] и в горах Пилис (Венгрия) [13, 39].

При изучении связи сроков размножения и соотношения полов в выводках этого вида были получены противоречивые результаты. Сходное с нашим смещение соотношения полов в сторону самцов в поздних выводках было зарегистрировано в 2002 г. в венгерской популяции [39]. В более позднем исследовании этой популяции на объединенных материалах 2005, 2007 и 2010 гг. выявлена обратная тенденция, но авторы призывали интерпретировать ее осторожно, поскольку проанализированный ряд данных охватил лишь небольшую часть периода начала кладок [13]. На уменьшение доли самцов в выводках в ходе сезона размножения указывали исследователи чешской популяции мухоловки-белошейки, но уровень значимости выявленной связи немного превышал допустимый верхний порог ($p = 0.056$) [10]. Еще в двух популяциях, польской и шведской, этот параметр варьировал независимо от сроков гнездования [10, 11, 25].

Первичное соотношение полов в нашей популяции не было связано с величиной кладки. К сходным выводам об отсутствии связи между величиной кладки и соотношением полов в выводке пришли и исследователи мухоловки-белошейки в Швеции, Чехии и Венгрии [12, 25, 39].

В нашем исследовании на первичном соотношении полов не отражались ни возраст, ни масса тела родителей, ни большинство их размерных характеристик. Среди всех рассмотренных параметров только длина ПМ 3 и крыла самки слабо коррелировали с долей самцов в выводке. Известно, что у птиц этого вида длина крыла несколько увеличивается с возрастом [28]. В контролируемой популяции у 927 самок, обследованных в 2011–

2022 г., длина ПМ 3 менялась с возрастом, и эти показатели слабо коррелировали ($r = 0.24$, $p < 0.001$). Наш анализ не выявил связи соотношения полов потомства с возрастом самки, и, возможно, длина ПМ 3 отражала не только возрастные, но и другие особенности птиц.

В нескольких публикациях по мухоловке-белошейке были исследованы связи возраста, массы тела и длины цевки самцов и самок с соотношением полов потомства, но длину ПМ 3 или крыла птиц авторы не тестировали. Как и в нашем исследовании, у мухоловки-белошейки не выявлено связей возраста или массы родителей с долей самцов в их выводках [11, 12, 25, 39]. В шведской популяции и у птиц Венгрии соотношение полов в выводках не было связано с длиной цевки самки [11, 39]. При исследовании венгерской популяции было обнаружено, что данный параметр был связан с длиной цевки самца [13], хотя подобного не прослеживалось ни в более раннем анализе материалов по этой популяции [39], ни в двух исследованиях птиц Швеции [11, 25].

Из нескольких проанализированных нами особенностей окраски оперения самцов соотношение полов в выводках коррелировало только с обилием белого цвета на ключевых перьях, формирующих белое пятно на крыле. На сложенном крыле самца видимая часть пятна сформирована участками белого цвета на ТМ перьях и внутренних БВКВМ, меняющихся в ходе предбрачной линьки. У всех обследованных нами самцов на зимовках сменились ТМ 1–3 и БВКВМ 5–9, а у 47% особей – БВКВМ 4. Проксимальную часть белого пятна формируют ТМ, причем наиболее крупный участок белого цвета расположен на ТМ 1. Дистальную часть белого пятна у большинства особей образуют БВКВМ 5 и 6: площадь и яркость данного участка белого цвета связаны с орнаментацией этих перьев. Вероятно, на состояние самки влияла не общая площадь белого пятна на крыле партнера, а ключевые участки белого оперения, которыми выступали ТМ 1 и БВКВМ 5–6. Эти перья формируют периферийные части белого пятна и, очевидно, вносят наиболее существенный вклад в вариацию его формы и площади. Известно, что птицы воспринимают ультрафиолетовую часть спектра, и, возможно, на состояние самки влияли не форма или площадь белых пятен на перьях самцов, а степень отражения ими ультрафиолетового излучения, варьирующая у особей с разной орнаментацией перьев [40], но для проверки этого предположения требуется специальное исследование.

Изучение связей соотношения полов в потомстве мухоловки-белошейки с особенностями окраски самцов дали противоречивые результаты. В шведской популяции на материалах 1994 г. была обнаружена прямая связь доли самцов в потомстве с площадью белого лобного пятна родителя [25], однако анализ данных за 2004–2006 гг. такой связи не выявил. Более того, авторы выяснили, что из всех рассмотренных факторов на первичное соотношение полов значимо влияла только доступность гнездовых территорий в ближайших окрестностях [11]. В чешской популяции первичное соотношение полов было связано с площадью белого пятна на крыле самца [12]. В двух исследованиях венгерской популяции подобного не отмечено [13, 39], но там первичное соотношение полов было связано с уровнем агрессивности самца [13].

Противоречивые результаты, полученные при исследовании соотношения полов в потомстве мухоловки-белошейки, подтверждают, что этот параметр определяется сложным взаимодействием комплекса факторов, влияющих на состояние самки в предгнездовой период, среди которых пока невозможно выделить наиболее значимые. Результаты нашего анализа показывают, что подобное наблюдается и у мухоловки-пеструшки. Изменения первичного соотношения полов в исследованных выводках, по-видимому, были связаны с несколькими факторами – как рассмотренными выше, так и не включенными в анализ. Оценка выявленных связей методами элементарной статистики показала, что их сила была небольшой, а уровень значимости близким к допустимому верхнему порогу. В ходе GLM анализа установлено, что доля самцов в гнезде была связана только с длиной ПМ 3 самки. Но и в этом случае уровень значимости выявленной связи был близок к допустимому верхнему порогу, что не дает оснований для однозначного заключения о ведущих факторах, влияющих на первичное соотношение полов. Не исключено, что такие результаты связаны как с небольшим размером выборки, так и с ограниченным набором включенных в анализ факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования установлено первичное соотношение полов в локальной популяции: 50.8% самцов и 49.2% самок. Полученные результаты авторы склонны трактовать в пользу гипотезы Фишера о сбалансированном соотношении полов у птиц обследованного вида. В поддержку

этой гипотезы свидетельствует отсутствие выраженного полового диморфизма у птенцов, а следовательно, и сходная стоимость выращивания потомков разного пола; близкая репродуктивная ценность самцов и самок; слабое влияние параметров гнездования и характеристик родителей на первичное соотношение полов в выводке.

В ходе предварительного анализа выявлен ряд факторов, с которыми могли быть связаны вариации первичного соотношения полов в модельных выводках. В число этих факторов входили сроки гнездования, длина крыла и ПМ 3 самки и особенности орнаментации перьев, формирующих периферийные части белого пятна на крыле самца. Однако GLM анализ связей первичного соотношения полов с перечисленными факторами показал, что этот параметр был значимо связан лишь с длиной ПМ 3 самки. Ограниченность выборки, использованной для GLM анализа, 30 гнездами не дает оснований для окончательных выводов о перечне факторов, влияющих на первичное соотношение полов у данного вида. Поэтому полученные результаты мы оцениваем как предварительные, способные послужить отправной точкой для дальнейших исследований в этом направлении.

Анализ имеющихся материалов по мухоловке-пеструшке и данных литературы по мухоловке-белошейке показывает, что параметры гнездования и характеристики птиц родителей, отражающиеся на первичном соотношении полов у этих видов, являются частью сложного комплекса факторов, действующих на самку в период формирования ооцитов. Вероятно, они влияют на эндокринный статус самки и опосредованно отражаются на соотношении полов потомства, но для выяснения этого необходимы углубленные комплексные исследования механизма детерминации пола птенцов с привлечением физиологов, эндокринологов и генетиков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась из средств государственного задания Института биологии Карельского научного центра РАН № FMEN-2022-0003.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Обследование птиц было прижизненным и проводилось без их изъятия из природы. Все процедуры на птицах были одобрены независи-

мым Комитетом по биоэтике Института биологии Карельского научного центра РАН (протокол № 10 от 03 октября 2016 г.) в соответствии с Директивой 2010/63/ЕС Европейского парламента.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны В.А. Илюхе за помощь в статистической обработке материалов и анонимным рецензентам за конструктивные замечания по тексту рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Mayr E.* The sex ratio in wild birds // *American Naturalist*. 1939. V. 73. № 745. P. 156–179. doi:10.1086/280824
2. *Hardy I.C.W.* (ed.). *Sex Ratios: Concepts and research methods*. New York, US: Cambridge University Press, 2002. 424 p.
3. *Komdeur J., Pen I.* Adaptive sex allocation in birds: the complexities of linking theory and practice // *The Royal Society*. 2002. V. 357. Iss. 1419. P. 373–380. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0927>
4. *West S.A., Sheldon B.C.* Constraints in the evolution of sex ratio adjustment // *Science* (New York). 2002. V. 295. Iss. 5560. P. 1685–1688. doi: 10.1126/science.1069043
5. *Ewen J.G., Cassey P., Møller A.P.* Facultative primary sex ratio variation: a lack of evidence in birds? // *Proc. Biological Sciences*. 2004. V. 271. № 1545. P. 1277–1282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2735>
6. *Donald P.F.* Adult sex ratios in wild bird populations // *Ibis*. 2007. V. 149. Iss. 4. P. 671–692. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00724.x
7. *Navara K.J.* Choosing sexes. Mechanisms and adaptive patterns of sex allocation in vertebrates. Cham: Springer, 2018. 240 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71271-0>
8. *Паевский В.А.* Половая структура и полоспецифическая выживаемость в популяциях птиц (обзор) // *Журн. общей биол.* 2020. Т. 81. № 4. С. 272–284. doi: 10.31857/S0044459620040077
9. *Clutton-Brock T.H.* Sex ratio variation in birds // *Ibis*. 2008. V. 128. Iss. 3. P. 317–329. doi:10.1111/j.1474-919x.1986.tb02682.x
10. *Wilk T., Dubiec A., Cichoń M.* Seasonal decline in cell-mediated immunity of collared flycatcher *Ficedula albicollis* nest lings: Does the sex of offspring matter? // *J. Ornithologie*. 2007. V. 148. Iss. 2. P. 199–205. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0121-1>

11. Hjernquist M.B., Thuman Hjernquist K.A., Forsman J.T., Gustafsson L. Sex allocation in response to local resource competition over breeding territories // Behavioral Ecology. 2009. V. 20. Iss. 2. P. 335–339. <https://doi.org/10.1093/beheco/arp002>
12. Bowers E.K., Munclinger P., Bureš S. et al. Cross-fostering eggs reveals that female collared flycatchers adjust clutch sex ratios according to parental ability to invest in offspring // Molecular Ecology. 2013. V. 22. № 1. P. 215–228. <https://doi.org/10.1111/mec.12106>
13. Szász E., Jablonszky M., Krenhardt K. et al. Aggressive behavior of the male parent predicts brood sex ratio in a songbird // Naturwissenschaften. 2014. V. 101. № 8. P. 653–660. doi: 10.1007/s00114-014-1204-0
14. Alonso-Alvarez C. Manipulation of primary sex-ratio: an updated review // Avian and Poultry Biology Reviews. 2006. V. 17. № 1. P. 1–20. doi: 10.3184/147020606783437930
15. Groothuis T.G.G., Schwabl H. Hormone-mediated maternal effects in birds: mechanisms matter but what do we know of them? // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci. 2008. V. 363. № 1497. P. 1647–1661. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0007>
16. Rutkowska J., Badyaev A.V. Meiotic drive and sex determination: molecular and cytological mechanisms of sex ratio adjustment in birds // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sci. 2008. V. 363. № 1497. P. 1675–1686. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0006>
17. Нестеренко О.Н. Возможность манипулирования соотношением полов потомства птиц // Научные исследования в зоологических парках. 2019. № 34. С. 82–93
18. Bookmythe I., Mautz B., Davis J. et al. Facultative adjustment of the offspring sex ratio and male attractiveness: a systematic review and meta-analysis // Biological Reviews. 2015. V. 92. Iss. 1. P. 108–134. doi:10.1111/brv.12220
19. Wrobel E.R., Molina E., Khan N.Y. et al. Androgen and mineralocorticoid receptors are present on the germinal disc region in laying hens: Potential mediators of sex ratio adjustment in birds? // General and Comparative Endocrinology. 2020. V. 287. 113353. doi: 10.1016/j.ygcen.2019.113353
20. Szász E., Sarkadi F., Szöllösi E. et al. Are brood sex ratios adaptive? – The effect of experimentally altered brood sex ratio on nestling growth, mortality and recruitment // J. Evolutionary Biology. 2023. V. 36. № 1. P. 156–168. <https://doi.org/10.1111/jeb.14118>
21. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука, 2008. 268 с.
22. Poms R.E., Glössl J., Foissy H. Increased sensitivity for detection of specific target DNA in milk by concentration in milk fat // European Food Research and Technology. 2001. V. 213. № 4. P. 361–365. doi: 10.1007/s002170100383
23. Калаев В.Н., Землянухина О.А., Карпеченко И.Ю. и др. Разработка метода получения препарата суммарной ДНК высокого качества из растений рода *Rhododendron* // Фундаментальные исследования. 2012. № 5. Ч. 1. С. 148–152
24. Dubiec A., Zagalska-Neubauer M. Molecular techniques for sex identification in birds // Biological Letters. 2006. V. 43. № 1. P. 3–12.
25. Ellegren H., Gustafsson L., Sheldon B.C. Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population // PNAS. 1996. V. 93. № 21. P. 11723–11728. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.21.11723>
26. Canal D., Jovani R., Potti J. Multiple mating opportunities boost protandry in a Pied flycatcher population // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2012. V. 66. Iss. 1. P. 67–76. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1253-8>.
27. Высоцкий В.Г. Определение возраста мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в период размножения // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1989. Т. 197. С. 49–52
28. Lundberg A., Alatalo R.V. The pied flycatcher. London: T. and A.D. Poyser, 1992. 267 p.
29. Drost R. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca* // Vogelzug. 1936. V. 6. Hft. 3. S. 179–186.
30. Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Гриньков В.Г., Бушуев А.В. Структурные и функциональные аспекты изменчивости орнаментации брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Aves: Passeriformes) // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 278–295.
31. Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I. et al. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // PeerJ. 2018. V. 6. e6059. doi: 10.7717/peerj.6059
32. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биометрию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
33. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Oxford Univ. Press, 1930. 273 p.
34. Trivers R.L., Willard D.E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring // Science (New York). 1973. V. 179. Iss. 4068. P. 90–92. <https://doi.org/10.1126/science.179.4068.90>
35. Potti J., Merino S. Parasites and the ontogeny of sexual size dimorphism in a passerine bird // Proceedings of the Royal Society B. 1996. V. 263. № 1366. P. 9–12. doi: 10.1098/rspb.1996.0002
36. Rosvall B., Szöllösi E., Hasselquist D., Török J. Males are sensitive – sex-dependent effect of rearing con-

- ditions on nestling growth // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2010. V. 64. Iss. 10. P. 1555–1562. doi: 10.1007/s00265-010-0969-1
37. *Silverin B.* Reproductive organs and breeding behaviour of the male pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* (Pallas) // *Ornis Scandinavica*. 1975. V. 6. № 1. P. 15–26. doi: 10.2307/3676275
38. *Slagsvold T., Røskoft E., Engen S.* Sex ratio, differential cost of rearing young, and differential mortality between the sexes during the period of parental care: Fisher's theory applied to birds // *Ornis Scandinavica*. 1986. V. 17. № 2. P. 117–125. doi: 10.2307/3676860
39. *Rosivall B., Török J., Hasselquist D., Bensch S.* Brood sex ratio adjustment in collared flycatchers (*Ficedula albicollis*): results differ between populations // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2004. V. 56. Iss. 4. P. 346–351. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0796-3>
40. *Laaksonen T., Sirkiä P.M., Calhim S.* et al. Sympatric divergence and clinal variation in multiple coloration traits of *Ficedula* flycatchers // *J. Evolutionary Biology*. 2015. V. 28. № 4. 779–790. doi: 10.1111/jeb.12604

ON THE ISSUE OF THE PRIMARY SEX RATIO IN THE PIED FLYCATCHER (*FICEDULA HYPOLEUCA*)

A. V. Artemyev^{1,*}, V. N. Veprintsev², N. A. Karpechenko³

¹*Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185610, Russia*

²*Russian Center of Forest Health, Forest Protection Center of the Voronezh Region, Voronezh, 394087, Russia*

³*All-Russian Research Institute of Sugar Beets and Sugar, Russian Academy of Agricultural Sciences, Voronezh region, Ramonsky district, pos. VNIISS, 396030, Russia*

*e-mail: ficedul@gmail.com

Abstract — An assessment of the primary sex ratio in the local pied flycatcher population in South Karelia (Russia) is given and its variations in broods depending on breeding characteristics and characteristics of the parents are analyzed. The proportion of males in 30 clutches examined in 2012 did not differ from the proportion of females and amounted to 50.8% of the total number of eggs laid ($n = 199$), although it varied from 14.3% to 85.7% in individual nests. A weak positive correlation between the proportion of males in the brood and the timing of breeding and the ornamentation of the feathers that form the white spot on the male's wing (the first tertiary and the 5–6th upper greater coverts of the secondary feathers), and a negative correlation with the length of the wing and the third primary feather of the female were shown. Analysis using generalized linear models showed a significant relationship of primary sex ratio in the brood only with the length of the female's third primary feather. Possible mechanisms of changes in the sex ratio in broods are discussed.

Keywords: primary sex ratio, pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ: НОВАЯ ТЕХНИКА ВЫЧИСЛЕНИЯ ИЗМЕРЕНИЯ, ОСНОВАННАЯ НА РАССТОЯНИЯХ И УЧИТЫВАЮЩАЯ ВНУТРИВИДОВУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

© 2024 г. М. В. Ушаков*

Воронежский государственный университет, заповедник “Галичья гора”,
Россия, 399240, Липецкая обл., Задонский р-н, п/о Донское

*e-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru

Поступила в редакцию 22.11.2022 г.

После доработки 14.11.2023 г.

Принята к публикации 17.11.2023 г.

Предложена новая техника оценки функционального разнообразия, являющаяся по существу способом вычисления квадратичной энтропии Рао. В отличие от исходного способа расчета энтропии новый способ учитывает внутривидовую изменчивость и позволяет оценить такие полезные стороны функционального разнообразия, как функциональное богатство, функциональная выравненность, уникальность каждого вида, вклады в функциональное разнообразие внутривидовой изменчивости и каждого вида, и каждого признака в отдельности. Вместе с тем из-за особенностей вычисления предлагаемая техника может быть применима лишь для абсолютного учета всех организмов в рамках “островного” сообщества или же при сборе материала на основе фиксированного выборочного усилия. В статье приведен пример применения предлагаемой техники к реальным данным учетов грызунов.

Ключевые слова: функциональное разнообразие, альфа-разнообразие, квадратичная энтропия Рао, функциональное несходство видов

DOI: 10.31857/S0367059724020055 EDN: DKQUWK

Видовое разнообразие (*species diversity*), или экологическое разнообразие (*ecological diversity*), характеризует таксономический уровень биологического разнообразия и отражает многообразие форм жизни внутри сообщества. Предполагается, что его показатели описывают экологическую неоднородность занимаемой сообществом территории [1, 2]. Само сообщество составляют образующие его организмы и взаимодействия между ними, т.е. сообщество имеет эмерджентные свойства [3]. Традиционно видовое разнообразие описывается двумя элементами: видовым богатством (*species richness*) и видовыми обилиями (*species abundance*) [4]. Такое описание исходит из предположения, что все виды являются равноценными и только видовые обилия устанавливают важность вида, все особи одного вида не отличаются друг от друга и все обилия оценивались одинаковым способом.

Основанные на таком описании измерения видового разнообразия показали свою результативность при изучении некоторых проблем теоретической и прикладной экологии, например для объяснения причин закономерного и про-

гнозируемого изменения разнообразия с широтой [3, 5, 6] и его тесной связи с площадью [7]. Вместе с тем изучалось влияние видового разнообразия на функционирование экосистем [8–11]. Однако связь между ними оказалась спорной [12–16]. Наряду с этим были высказаны соображения, что процессы на уровне экосистемы зависят не от таксономического разнообразия, а от деятельности участвующих организмов [17]. Например, преобразование в Амазонии лесов в пастбища уменьшает биоразнообразие местных макробеспозвоночных, что приводит к преобладанию дождевого червя *Pontoscolex corethrurus* [18]. В свою очередь дождевой червь вызывает уплотнение почвы и уменьшение ее проницаемости, в результате происходит падение продуктивности пастбищ, и таким образом между наземными и почвенными сообществами устанавливается обратная связь. Поэтому знание деятельности организмов и ее отражение в мере разнообразия должны информировать экологов об экосистемных процессах [19]. Вследствие этого экологи заинтересовались идеей функционального несходства видов (*functional dissimilarity of species*) [20, 21].

Биологический смысл рассматриваемого здесь функционального α -разнообразия (или функционального местного разнообразия, *functional local diversity*), подобно традиционному α -разнообразию, связан с оценкой уровня сложности экосистемы, от которой зависят ее устойчивость и продуктивность. Однако в отличие от традиционного α -разнообразия, при котором сложность системы определяется количеством входящих в нее видов, функциональное α -разнообразие оценивается как разнообразие форм деятельности организмов, связанных с экосистемными процессами. Оценка функционального α -разнообразия позволяет улавливать изменения в проходящих в сообществах процессах в зависимости от уровня или масштаба воздействия, т.е. является мерой экосистемных функций.

Понятие “функциональное разнообразие” появилось в конце 90-х годов прошлого столетия в работе D. Tilman et al. [22], хотя, как показывают в своем обзоре L.M. Laureto et al. [23], сама идея функциональных различий между видами насчитывает уже много столетий. Функциональное разнообразие Тилман определил как “диапазон и значение тех видовых и организменных признаков, которые влияют на функционирование экосистемы” [24]. Поэтому оно может связывать морфологическую, физиологическую и фенологическую изменчивость на уровне особи с экосистемными процессами и закономерностями и включает в неявной форме некоторые механизмы экологических взаимодействий между видами [19].

Хотя формулируемая идея кажется вроде бы понятной, но поскольку функциональные признаки не определены (т.е. не ясно, что измерять), то возникает проблема в том, как оценивать функциональное разнообразие. Поэтому вначале измерение заключалось в простом подсчитывании количества функциональных групп (богатство функциональных групп, *functional group richness*) [24–26]. При этом функциональные группы составляли из функционально похожих, по мнению исследователя, таксонов. Отсюда богатство функциональных групп зависит от субъективности исследователя, а также от произвольности классификаций. У данного подхода имеются и другие недостатки [26, 27]. Вместе с тем влияние биоразнообразия на функционирование экосистемы отражается через признаки, а совокупность признаков определяет условия существования вида. Поэтому требуются непрерывные измерения, непосредственно исполь-

зующие количественные значения признаков. A.R. Solow и S. Polasky [28] предположили, что измерение разнообразия может быть характеристикой распределения точек в пространстве. J.S. Rosenfeld [30], по аналогии с экологической нишей из работы G.E. Hutchinson [29], охарактеризовал функциональное разнообразие как распределение видов в функциональном пространстве, т.е. в пространстве функциональных признаков.

Новое толкование функционального разнообразия и неопределенность того, как его измерять, при разработке мер в конечном итоге породила три группы: меры, основанные на значениях признаков (*trait-value-based*); меры, основанные на деревьях классификации (*dendrogram-based*); меры, основанные на матрице межвидовых расстояний (*distance-based*). Меры, основанные на значениях признаков, измеряют рассеяние видов в пространстве признаков (например, объем выпуклой оболочки, *convex hull volume*, *CHV* [31]; FD_{var} [32]) или взвешенные обилиями значения признаков (например, средневзвешенное по сообществу значение, *community-weighted mean*, *CWM* [33]). Меры, основанные на деревьях классификации, вычисляют длины ветвей функциональной дендрограммы, построенной с применением алгоритма кластеризации к матрице парных расстояний между видами (например, [34, 35]). Однако разные методы кластеризации ведут к разным результатам [36].

Меры, основанные на матрицах расстояний, не требуют кластеризации. В. Walker et al. [37] предложили *FAD* (разнообразие функциональных свойств, *functional attribute diversity*):

$$FAD = \sum_{h=1}^S \sum_{k=1}^S d_{hk},$$

которое представляет собой сумму расстояний d_{hk} между видами h и k ; S — число видов. В качестве d_{hk} предлагается использовать евклидово расстояние или расстояние на его основе. Поскольку *FAD* не удовлетворяет двум критериям (сохранения монотонности, *set monotonicity*, и двойников, *twinning*) из предложенных С. Ricotta [38] для мер функционального разнообразия, то для решения этой проблемы была представлена его модификация — *MFAD* (*modified functional attribute diversity* [39]). Видоизменение показателя заключается в том, что на первом этапе виды со сходными функциональными признаками объединяются в один функциональный вид (*functional species*) или функциональную единицу (*functional unit*). Затем

между функциональными видами вычисляется несходство с использованием метрики расстояний, изменяющихся от 0 до 1. В конце рассчитывается *FAD* для функциональных видов, который делится на число последних.

И *FAD*, и *MFAD* не учитывают видовые обилия и поэтому не в полной мере отражают структуру межвидовых отношений в сообществе. Наряду с ними были предложены меры [40–44], которые учитывают обилие видов. Для оценивания функционального разнообразия достаточно популярной стала квадратичная энтропия Рао (*Rao's quadratic entropy*) [45]:

$$Q = \sum_{h=1}^S \sum_{k=1}^S d_{hk} p_h p_k, \quad (1)$$

где Q — квадратичная энтропия Рао; d_{hk} — несходство между видами h и k ; S — число видов; p_h и p_k — обилие видов h и k соответственно. Квадратичная энтропия Рао толкуется как среднее расстояние между двумя случайно выбранными особями в сообществе [45]. Эта мера обнаруживает связь с другими мерами функционального разнообразия [40, 41, 44] или они из нее выводятся [46]. Когда все $d_{hk} = 1$, тогда мера функционального разнообразия сводится к индексу разнообразия Симпсона ($1 - \sum_{h=1}^S p_h^2$). Квадратичную энтропию Рао легко интерпретировать, и она удовлетворяет большинству критериев, предложенных Рикоттой. Однако, как и *FAD*, Q не удовлетворяет критерию сохранения монотонности. Этот критерий требует, чтобы при добавлении нового вида его значение не уменьшалось.

Для решения данной проблемы было предложено преобразовывать Q в “видовые эквиваленты” (*species equivalents*) [47, 48]. Однако для оценивания функционального α -разнообразия критерий сохранения монотонности кажется ложным. В самом деле, если в сообщество добавляется новый вид, являющийся функционально сходным с уже существующими, то среднее расстояние между видами будет уменьшаться, поскольку увеличится доля схожих видов и соответственно коротких расстояний, т.е. значение меры может стать меньше. Сохранение в этом случае расстояния, которое было до добавления вида, будет противоречить логике. На мой взгляд, критерий сохранения монотонности видится следствием подразделения биологического разнообразия на качественно отличающиеся таксономические единицы и является искусственным

привнесением такого деления в меры функционального разнообразия, где оно не должно иметь места. На это также указывают Z. Botta-Dukát [45] и С. Ricotta [38].

В оригинальном виде (формула 1) мера Q не учитывает внутривидовую изменчивость, поскольку сравнивает средние для видов значения признаков. Важность учета такой изменчивости в мерах функционального разнообразия высказывается разными экологами [49, 50], поскольку качественно и количественно различающиеся особи одного вида могут играть в сообществе разную функциональную роль.

В данной статье я предлагаю новую технику вычисления функционального разнообразия, являющегося по существу квадратичной энтропией Рао. Эта техника учитывает внутривидовую изменчивость и позволяет исследовать разные элементы функционального разнообразия, включая вклад разнокачественности особей в итоговую меру. Работа предлагаемой техники будет продемонстрирована на примере реальных данных учета грызунов в трех биотопах заповедника “Галичья гора”, и проверено предположение, что между сообществами грызунов существуют функциональные различия, которые определяются различиями между биотопами.

ТЕХНИКА ВЫЧИСЛЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО α -РАЗНООБРАЗИЯ

При измерении расстояний между особями по многим признакам ($X_1, X_2, X_3, \dots, X_T$) проблемой является масштаб признака, когда более крупномасштабные признаки изменяются сильнее, чем более мелкомасштабные. Для выравнивания масштабов признаки следует стандартизировать. В нашем случае стандартизация выполняется путем деления значения признака особи на его наибольшее значение в выборке среди всех особей анализируемых видов:

$$stX_{l,j} = \frac{\log(X_{l,j})}{\max(\log(X_j))}, \quad (2)$$

где $stX_{l,j}$ — стандартизированное значение логарифма X для j -го признака для l -й особи; $\max(\log(X_j))$ — наибольшее значение логарифма X для j -го признака среди всех особей анализируемых видов в выборке. Наибольшее значение стандартизированных признаков равно 1. Наименьшее значение при больших различиях между видами или особями будет стремиться к нулю, не достигая его.

При измерении несходства для непрерывных признаков обычно применяется евклидово расстояние. Однако в зависимости от количества признаков это расстояние изменяется нелинейно. Поэтому для вычисления несходства между двумя особями за основу было взято другое расстояние из семейства мер расстояний Минковского – расстояние Манхэттена, или расстояние городских кварталов (*city-block*):

$$d_{l,m} = \frac{|stX_{l,1} - stX_{m,1}| + |stX_{l,2} - stX_{m,2}| + \dots + |stX_{l,T} - stX_{m,T}|}{T} = \frac{\sum_{j=1}^T |stX_{l,j} - stX_{m,j}|}{T}. \quad (3)$$

Здесь $d_{l,m}$ – среднее по всем признакам stX_j расстояние Манхэттена между особями l и m ; T – число признаков. Это расстояние не зависит от количества используемых признаков и изменяется от 0 до 1.

Далее для каждой особи подсчитывается среднее расстояние от нее до всех других особей в выборке:

$$I_l = \frac{\sum_{m=1}^{N-1} d_{l,m}}{N-1}, \quad (4)$$

где I_l – среднее расстояние от особи l до всех других особей; $d_{l,m}$ – расстояние от особи l до особи m ; N – общее число особей в выборке.

Следующим шагом определяется среднее расстояние от вида h до всех других видов:

$$D_h = \frac{\sum_{l=1}^{N_h} I_l (l \in h)}{N_h}. \quad (5)$$

Здесь $l \in h$ означает, что особь l относится к виду h ; N_h – число особей вида h . Все полученные расстояния D_h уже взвешены обилиями через структуру матрицы расстояний $d_{l,m}$, но поскольку суммирование производится по видам, то акцент делается на своеобразии последних: чем сильнее вид отличается от других видов выборки, тем выше для него будет значение D_h . Поэтому этот показатель характеризует уникальность вида (*species uniqueness*) в анализируемой совокупности, и $D_h = 1$ будет

говорить о том, что вид полностью отличается от других видов выборки. Таким образом, этот показатель характеризует степень отличия экологической функции таксона от других членов совокупности.

Простым суммированием D_h получается мера функционального богатства (*functional richness*):

$$FR = \sum_{h=1}^S D_h, \quad (6)$$

где FR – функциональное богатство; S – количество видов в выборке. Мера изменяется от 0 до S . Если все виды будут полностью уникальными, то FR будет равно количеству видов в выборке.

Чтобы избавиться от влияния таксономического разнообразия, функциональное богатство делится на число видов. В итоге будет получена оценка функционального разнообразия (FD):

$$FD = \frac{FR}{S}. \quad (7)$$

Показатель функционального разнообразия изменяется от 0 до 1. Надо сказать, что ту же оценку можно было получить и другим путем: вычислив среднее значение всех расстояний I_l , полученных для всех особей l из формулы 4, т.е.

$$FD = \frac{\sum_{l=1}^N I_l}{N}, \quad (8)$$

где N – общее количество особей в выборке.

Формула для FD концептуально равнозначна формуле для Q :

$$FD = \frac{FR}{S} = \frac{\sum_{l=1}^N I_l}{N} \approx \sum_{h=1}^S \sum_{k=1}^S d_{hk} p_h p_k = Q, \quad (9)$$

при условии, что все d_{hk} изменяются в диапазоне от 0 до 1 и одинаково учитывают внутривидовую изменчивость. Чтобы это подтвердить, возьмем условную выборку из трех видов с тремя признаками: первый вид, содержащий 10 особей, имеет первый признак со значением 48, второй – со значением 36 и третий – со значением 13; второй вид из 7 особей имеет следующие значения признаков – 58, 40 и 23 соответственно, и третий вид из 3 особей – 60, 23 и 14 соответственно. Наша гипотетическая выборка не содержит внутривидовой изменчивости и подходит для вычисления Q Рао. После логарифмирования и стандартизации значений по формуле 2 и при-

менив формулы 3 и 1 было получено $Q = 0.052$. Для использования предлагаемого мной способа вычисления функционального разнообразия данные для гипотетических видов были клонированы в соответствии с их количеством в выборке, как показано в табл. 1, А. Затем были выполнены вычисления в соответствии с формулами 2–7. В результате было получено значение $FD = 0.059$, которое подтверждает высказанное выше утверждение, что FD концептуально равнозначно Q . Поэтому предлагаемая мера должна обладать теми же свойствами, что и квадратичная энтропия Рао, и имеет сходное толкование.

Влияние внутривидовой изменчивости на значение меры показывает другой пример. Был сгенерирован новый набор данных, в котором значения признаков трех гипотетических видов изменялись случайным образом, а их средние значения соответствовали вводным условиям предыдущего примера (см. табл. 1, Б). В результате было получено $FD = 0.074$. Отсюда следует, что внутривидовая изменчивость повышает функциональное разнообразие сообщества и оригинальная мера Q ее недооценивает.

По аналогии с видовым разнообразием D. Mouillot et al. [51] предложили рассматривать функциональное разнообразие как результат сочетания функционального богатства и функциональной выравненности (*functional evenness*). Похожую конструкцию функционального разнообразия сформулировали N.W. Mason et al. [42]. Под рассмотренным выше функциональным богатством понимается объем пространства, занимаемого видами в пространстве признаков. Эта мера отражает охват используемых сообществом ресурсов. Функциональная выравненность характеризует степень равномерности распределения частот видовых обилий в пространстве признаков и отражает эффективность использования ресурсов.

Для определения функциональной выравненности я предлагаю по каждому анализируемому признаку stX_j построение гистограммы для объединенного распределения особей всех видов выборки с вычислением частот встречаемости p особей в каждом размерном классе гистограммы. Далее для каждого признака вычисляется нормированная величина отклонений частот встре-

Таблица 1. Гипотетическая выборка данных из трех видов с тремя признаками: А – все особи каждого вида одинаковы; Б – для каждого вида для каждого признака были сгенерированы данные, имитирующие внутривидовую изменчивость, на основе распределений случайных чисел со средним значением, соответствующим значению признака из табл. А, и стандартным отклонением, равным 2.5

А			
Вид	Признак 1	Признак 2	Признак 3
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
1	48	36	13
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
2	58	40	23
3	60	23	14
3	60	23	14
3	60	23	14

Б			
Вид	Признак 1	Признак 2	Признак 3
1	49.53	41.19	14.81
1	47.41	33.69	18.16
1	43.00	38.63	15.45
1	45.19	37.57	8.46
1	48.27	33.80	11.80
1	50.57	36.22	16.52
1	46.76	39.15	9.50
1	50.69	38.24	15.44
1	48.07	34.62	12.44
1	47.27	37.18	9.69
2	56.31	37.94	23.20
2	58.89	41.22	22.13
2	56.15	41.51	25.52
2	55.00	41.89	21.80
2	56.00	39.89	28.01
2	61.47	41.30	23.28
2	55.01	42.19	23.35
3	59.81	23.77	12.63
3	62.55	24.27	15.25
3	57.47	19.54	16.79

чаемости особей в размерных классах от средней частоты встречаемости¹:

$$e_j = \sqrt{\frac{\sigma_{p_j}^2}{\bar{p}_j}}, \quad (10)$$

где $\sigma_{p_j}^2$ – дисперсия частот p размерных классов гистограммы для признака j ; \bar{p}_j – среднее значение частоты встречаемости по всем размерным классам для признака j . Среднее значение частоты встречаемости можно определить как обратную величину от числа классов гистограммы. Функциональная выравненность определяется как

$$eFD = 1 - \sqrt[T]{e_1 \cdot e_2 \cdot e_3 \cdot \dots \cdot e_T} = 1 - \sqrt[T]{\prod_{j=1}^T e_j}, \quad (11)$$

где eFD – функциональная выравненность; T – число признаков. Хотя результат, полученный в соответствии с предложенной формулой, почти не зависит от количества классов в гистограмме, тем не менее для построения гистограммы рекомендую использовать число интервалов, разбивающих диапазон признака, равное 10. Показатель функциональной выравненности изменяется от 0 до 1. Когда особи анализируемых видов распределены по размерным классам диапазона признака крайне неравномерно, тогда показатель стремится к нулю. И наоборот, если все размерные классы представлены одинаково, тогда показатель примет значение 1.

Поочередно исключая из расчетов анализируемые виды, можно оценить вклад каждого вида h (*species contribution*) в итоговом показателе разнообразия:

$$sC_h = \frac{FR - sFR_h}{FR}. \quad (12)$$

Здесь sC_h – вклад вида h в функциональное разнообразие; sFR_h – функциональное богатство, полученное в результате исключения вида h .

Аналогично можно оценить вклад каждого признака j (*trait contribution*) в итоговом показателе разнообразия:

$$tC_j = \frac{FR - tFR_j}{FR}. \quad (13)$$

Здесь tC_j – вклад признака j в функциональное разнообразие; tFR_j – функциональное богатство, полученное в результате исключения признака j .

Функциональное разнообразие можно разложить на составляющие: те, которые задаются различиями между видами, и те, которые задаются внутривидовой изменчивостью:

$$FD = mFD + isFD, \quad (14)$$

где mFD – межвидовая компонента и $isFD$ – внутривидовая компонента. Для оценивания межвидовой компоненты исходные данные заменяются средними значениями признаков подобно тому, как показано в табл. 1, А. Затем по формулам 2–7 (или формулам 2, 3, 8) вычисляется mFD . В соответствии с формулой 14 путем вычитания mFD из FD оценивается $isFD$. Отсюда можно определить вклад внутривидовой изменчивости (*contribution of intraspecific variability, isC*) как

$$isC = \frac{FD - mFD}{FD} = \frac{isFD}{FD}. \quad (15)$$

Все вычисления осуществляли в программах StatSoft STATISTICA 7.0 и MathCAD 2014.

ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДАННЫЕ

В качестве примера реальных данных были использованы результаты учетов грызунов на территории заповедника “Галичья гора”, взятые из “Летописи природы” за 2019 г. [52]. Учеты проводились В.Ю. Недосекиным 3–4 сентября 2019 г. с помощью ловушко-линий в трех последовательно расположенных вдоль геоботанического профиля станциях урочища Морозова гора: нагорной дубраве, пойменном лугу и береговом сообществе. Нагорная дубрава после пожара 2010 г. главным образом состоит из поросли *Quercus robur* L. Пойменный луг в основном представлен корневищными и дерновинными злаками. Береговое сообщество по большей части состоит из *Salix euxina* I.V. Belyaeva и *Acer negundo* L. В каждой станции отработано по 100 ловушко-суток (выставлялось по 50 давилок типа Геро без трапиков с 5-метровым интервалом в линии в течение двух дней) [52]. В качестве приманки использовался черный хлеб, смоченный растительным маслом.

¹ Нормированную величину отклонений частот встречаемости особей в размерных классах от средней частоты встречаемости можно вычислить и с использованием индекса Шеннона–Уивера: $e_j = 1 - H'_j/H'_{\max} = 1 + \sum p_i \log_{10}(p_i) / \log_{10}(N)$. Здесь: H'_j – энтропия Шеннона для признака j ; H'_{\max} – наибольшая возможная энтропия при равномерном распределении частот признака по N классам гистограммы; p_i – частота встречаемости j -го признака в i -м классе гистограммы. Для $N = 10$ формула упрощается до $e_j = 1 + \sum p_i \log_{10}(p_i)$.

Из метрических признаков у грызунов измеряли длину тела (L.), длину хвоста (L.cd.) и длину задней лапы (L.r.c.). Обобщенные результаты учетов по биотопам с усреднением измерений по возрастным группам зверьков приведены в табл. 2–4. Всего было отмечено пять видов грызунов

из двух семейств: европейская рыжая полевка *Myodes glareolus* Schreber, 1780 (сем. Cricetidae Fischer, 1817, подсем. Arvicolinae Gray, 1821), обыкновенная полевка *Microtus arvalis* Pallas, 1778, малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 (сем. Muridae Illiger, 1811), желто-

Таблица 2. Обобщенные результаты осеннего учета грызунов с помощью ловушко-линий в нагорной дубраве Морозовой горы в заповеднике “Галичья гора” с усреднением измерений по возрастным группам

Вид	Признак	Возрастные группы							
		juveniles		subadultus		adultus		общее	
		$X \pm S.E.$, мм	<i>n</i>						
<i>Myodes glareolus</i>	L.	75.5 ± 0.50	2	95.2 ± 0.82	15	102.3 ± 1.80	9	96.2 ± 1.56	26
	L.cd.	34.8 ± 1.25		43.7 ± 0.62		45.6 ± 0.85		43.7 ± 0.71	
	L.r.c.	15.9 ± 0.15		16.9 ± 0.08		17.2 ± 0.13		17.0 ± 0.09	
<i>Microtus arvalis</i>	L.					115.0	1	115.0	1
	L.cd.					42.0		42.0	
	L.r.c.					16.1		16.1	
<i>Sylvaemus uralensis</i>	L.			89.1 ± 1.93	11			89.1 ± 1.93	11
	L.cd.			75.2 ± 2.17				75.2 ± 2.17	
	L.r.c.			19.7 ± 0.17				19.7 ± 0.17	
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	L.					100.3 ± 2.85	3	100.3 ± 2.85	3
	L.cd.					90.5 ± 3.12		90.5 ± 3.12	
	L.r.c.					24.2 ± 0.46		24.2 ± 0.46	
<i>Apodemus agrarius</i>	L.			89.0 ± 2.08	3	102.5 ± 3.50	2	94.4 ± 3.67	5
	L.cd.			68.9 ± 2.63		67.1 ± 3.65		68.1 ± 1.90	
	L.r.c.			17.9 ± 0.19		18.0 ± 0.25		17.9 ± 0.13	

Примечание. Здесь и в табл. 3–4: L. – длина тела, L.cd. – длина хвоста, L.r.c. – длина задней лапы, $X \pm S.E.$ – среднее значение признака и его стандартная ошибка, *n* – число отловленных особей. Возрастные группы условно определяли по весу зверьков. Данные представлены в таком виде для того, чтобы показать, за счет чего возникает внутривидовая изменчивость; в вычислении функционального разнообразия возрастные группы не использовались.

Таблица 3. Обобщенные результаты осеннего учета грызунов с помощью ловушко-линий в пойменном лугу Морозовой горы в заповеднике “Галичья гора” с усреднением измерений по возрастным группам

Вид	Признак	Возрастные группы							
		juveniles		subadultus		adultus		общее	
		$X \pm S.E.$, мм	<i>n</i>						
<i>Myodes glareolus</i>	L.								
	L.cd.								
	L.r.c.								
<i>Microtus arvalis</i>	L.	81.0 ± 2.42	4	93.6 ± 0.98	10	110.1 ± 3.20	10	98.4 ± 2.65	24
	L.cd.	26.3 ± 1.17		32.6 ± 0.67		36.8 ± 1.53		33.3 ± 1.04	
	L.r.c.	14.2 ± 0.09		15.4 ± 0.19		15.7 ± 0.25		15.4 ± 0.17	
<i>Sylvaemus uralensis</i>	L.			89.0	1			89.0	1
	L.cd.			75.2				75.2	
	L.r.c.			20.2				20.2	
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	L.								
	L.cd.								
	L.r.c.								
<i>Apodemus agrarius</i>	L.			89.2 ± 1.33	6			89.2 ± 1.33	6
	L.cd.			65.1 ± 1.36				65.1 ± 1.36	
	L.r.c.			17.5 ± 0.18				17.5 ± 0.18	

Таблица 4. Обобщенные результаты осеннего учета грызунов с помощью ловушко-линий в береговом сообществе Морозовой горы в заповеднике “Галичья гора” с усреднением измерений по возрастным группам

Вид	Признак	Возрастные группы							
		juveniles		subadultus		adultus		общее	
		$X \pm S.E.$, мм	n						
<i>Myodes glareolus</i>	L.			99.5 ± 1.73	6	106.0 ± 3.06	3	101.7 ± 1.79	9
	L.cd.			45.3 ± 1.42		48.9 ± 1.37		46.5 ± 1.16	
	L.r.c.			17.0 ± 0.24		17.2 ± 0.15		17.1 ± 0.16	
<i>Microtus arvalis</i>	L.								
	L.cd.								
	L.r.c.								
<i>Sylvaemus uralensis</i>	L.			92.0 ± 0.65	24	97.0 ± 0.52	6	93.0 ± 0.65	30
	L.cd.			78.2 ± 0.83		80.6 ± 1.29		78.6 ± 0.73	
	L.r.c.			19.9 ± 0.17		20.4 ± 0.10		20.0 ± 0.14	
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	L.					104.0 ± 4.97	4	104.0 ± 4.97	4
	L.cd.					99.5 ± 3.40		99.5 ± 3.40	
	L.r.c.					24.9 ± 0.08		24.9 ± 0.08	
<i>Apodemus agrarius</i>	L.					96.0	1	96.0	1
	L.cd.					79.7		79.7	
	L.r.c.					21.4		21.4	

горлая мышь *S. flavicollis* Melchior, 1834 и полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, 1771. Все пять видов отловлены только в нагорной дубраве, где наиболее массовым видом была рыжая полевка. Всего в этой станции отловлено 46 зверьков. В береговом сообществе были пойманы 44 зверька, которые принадлежали к четырем видам; в сборе отсутствовала только обыкновенная полевка. Наибольшее количество зверьков пришлось на малую лесную мышь. В пойменном лугу был отловлен 31 зверек. Эта станция содержала лишь три вида грызунов: обыкновенную полевку, малую лесную и полевую мышей, при этом наиболее массовой была обыкновенная полевка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

К сожалению, имеющиеся данные учетов не содержат повторных сборов в однотипных биотопах. Следовательно, невозможно провести проверки различий между сообществами. По этой причине дальнейшие рассуждения носят характер возможных предположений, вытекающих из полученных значений.

Рассмотренные природные сообщества грызунов заповедника “Галичья гора” представляются довольно бедными. С точки зрения видового разнообразия (см. табл. 5) наиболее скудным выглядит сообщество в пойменном лугу: в нем отмечено всего три вида и отловлено наименьшее количество зверьков. Наиболее

Таблица 5. Видовое богатство и показатели функционального разнообразия трех сообществ грызунов в биотопах урочища Морозова гора заповедника “Галичья гора”

Показатель	Станция		
	нагорная дубрава	пойменный луг	береговое сообщество
S	5	3	4
N	46	31	44
FR	0.246	0.193	0.164
FD	0.049	0.064	0.041
eFD	0.677	0.707	0.686

Примечание. S – число видов, N – количество отловленных зверьков, FR – функциональное богатство, FD – функциональное разнообразие, eFD – функциональная выравненность.

разнообразным кажется сообщество в нагорной дубраве с наибольшими числом отмеченных видов и количеством отловленных зверьков.

Значения функционального богатства последовательно уменьшаются от нагорной дубравы ($FR = 0.246$) к береговому сообществу ($FR = 0.164$). Максимальные значения функционального разнообразия получены для пойменного луга ($FD = 0.064$), минимальные – для берегового сообщества ($FD = 0.041$). Грызуны пойменного луга также отличались наибольшими значениями функциональной выравненности ($eFD = 0.707$), а наименьшие ее значения были у грызунов нагорной дубравы ($eFD = 0.677$).

Таблица 6. Уникальность и вклад видов грызунов в функциональное разнообразие их сообществ в урочище Морозова гора заповедника “Галичья гора”

Вид	Стация								
	нагорная дубрава			пойменный луг			береговое сообщество		
	isC	D	sC	isC	D	sC	isC	D	sC
	0.103			0.154			0.098		
<i>Myodes glareolus</i>		0.036	0.248		–	–		0.056	0.530
<i>Microtus arvalis</i>		0.047	0.200		0.042	0.779		–	–
<i>Sylvaemus uralensis</i>		0.048	0.215		0.088	0.460		0.025	–0.084
<i>Sylvaemus flavicollis</i>		0.075	0.346		–	–		0.056	0.392
<i>Apodemus agrarius</i>		0.039	0.149		0.063	0.295		0.027	0.160

Примечание. isC – вклад внутривидовой изменчивости, D – уникальность вида, sC – вклад вида.

Грызуны пойменного луга также продемонстрировали наибольший вклад внутривидовой изменчивости в функциональное разнообразие (isC = 0.154; табл. 6). Наименьший вклад отмечен для грызунов берегового сообщества (isC = 0.098).

Для сообществ заповедника в целом была отмечена относительно невысокая уникальность составляющих его видов грызунов (см. табл. 6). Это вполне ожидаемо в связи с размерной и морфологической однотипностью их населения. Основная масса видов грызунов в нагорной дубраве имеет почти сходную уникальность, изменяясь в диапазоне от 0.036 до 0.048. Исключением является желтогорлая мышь с более высоким для нее значением D = 0.075. Скорее всего, это объясняется более длинными хвостами и задними лапами у этого вида по сравнению с другими грызунами сообщества (см. табл. 2). Вклад желтогорлой мыши в функциональное разнообразие также оказался наиболее высоким (sC = 0.346). У других видов он был меньше и изменялся от 0.149 до 0.245. В пойменном лугу наиболее уникальным видом стала малая лесная мышь (D = 0.088), также, видимо, из-за более длинных по сравнению с двумя другими видами хвостов и задних лап (см. табл. 3). Ее вклад в функциональное разнообразие (sC = 0.460) оказался выше, чем у желтогорлой мыши в дубраве. Но еще больший вклад (sC = 0.779) внесла наименее уникальная (D = 0.042) обыкновенная полевка, поскольку в выборке она была представлена наиболее разноразмерными особями (см. табл. 3). В береговом сообществе наибольший вклад (sC = 0.530) в функциональное разнообразие внесла рыжая полевка. На втором месте оказался вклад желтогорлой мыши (sC = 0.392). В сообществе эти два вида также показали сходную и наибольшую свою уникальность (D = 0.056). Интересно также, что фактическое наиболее низкое своеобра-

зие (D = 0.024) малой лесной мыши в сочетании с ее высокой представленностью и невысокой изменчивостью особей (см. табл. 4) приводит к уменьшению функционального разнообразия сообщества, что выражается в отрицательном вкладе вида (sC = – 0.084).

Рассматривая вклад признаков в функциональное разнообразие, видно (см. табл. 7), что наибольший антивклад делает длина тела. Это можно объяснить невысоким разнообразием данного признака среди разных видов грызунов. Другими словами, у грызунов заповедника довольно однородные размеры тела. Длина задней лапы в сообществе грызунов луга также понижает функциональное разнообразие. Но из-за наличия в дубраве и береговом сообществе желтогорлой мыши, выделяющейся среди грызунов своими крупными значениями этого признака, итоговый вклад признака близок к нулю. Во всех трех сообществах главный вклад в функциональное разнообразие вносит длина хвоста, которая сильно изменяется у представителей двух семейств грызунов.

Таблица 7. Вклад признаков в функциональное разнообразие сообществ грызунов в урочище Морозова гора заповедника “Галичья гора”

Признак	Стация		
	нагорная дубрава	пойменный луг	береговое сообщество
L.	–0.249	–0.310	–0.301
L.cd.	0.301	0.425	0.244
L.r.c.	–0.052	–0.115	0.057

Примечание. L. – длина тела, L.cd. – длина хвоста, L.r.c. – длина задней лапы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Формула 1 для вычисления квадратичной энтропии Рао основана на том, что все особи одно-

го вида не отличаются друг от друга, и поэтому недооценивает внутривидовую разнокачественность особей. Предложенная в статье техника оценки функционального разнообразия позволяет устранить этот недостаток. На искусственном материале показано, что при отсутствии внутривидовой изменчивости получаемый показатель FD не отличается от традиционного значения Q . Вместе с тем включение в расчеты внутривидовой изменчивости приводит к увеличению этого показателя.

Применение предлагаемой мной техники к реальным данным трех сообществ грызунов заповедника “Галичья гора” показало, что внутривидовое разнообразие повысило функциональное разнообразие примерно на 10–15% (от $isC = 0.098$ – для берегового сообщества до $isC = 0.154$ – для пойменного луга). Видимо, именно относительно высокое внутривидовое разнообразие обеспечило наибольшее среди трех биотопов функциональное разнообразие для бедного видами сообщества грызунов из пойменного луга. Здесь грызуны также наиболее эффективно использовали ресурсы биотопа (значение функциональной выравненности).

Нагорная дубрава характеризуется более широким охватом используемых грызунами ресурсов (функциональное богатство). При этом эффективность их использования ниже, чем на пойменном лугу. Также здесь наблюдалось и низкое внутривидовое разнообразие.

Наименьшее значение функционального разнообразия характерно для грызунов берегового сообщества. Оно характеризуется и наиболее узким охватом используемых ресурсов, и низкой эффективностью их использования, и наименьшим внутривидовым разнообразием зверьков.

Исследования, посвященные функциональному разнообразию, традиционно обращаются к так называемым функциональным признакам, т.е. к таким признакам, которые каким-то образом должны быть связаны с экосистемными процессами, как их понимал D. Tilman (см. [24]). Например, считается, что такие признаки должны быть связаны с первичной продуктивностью или биогенным распадом органического вещества, динамикой питательных веществ и т.п. Более того, было предложено разделять функциональные признаки на признаки влияния (*functional effect traits*), т.е. те, через которые организмы оказывают влияние на экосистемные процессы, и

признаки ответа (*functional response traits*), т.е. те, через которые организмы реагируют на изменение среды [17, 53]. Однако на экосистемные процессы признаки сами по себе не влияют. Влияние оказывают организмы, которые являются их носителями. Поэтому признаки всего лишь характеризуют деятельность своего носителя. Они являются продуктом приспособления организма в ходе эволюции к меняющимся условиям обитания, и поэтому все они – функциональные. При этом через какие-то признаки организм действительно может прямо воздействовать на экосистемные процессы (например, через признаки роющих конечностей у животных), но в основном признаки являются маркерами экологической роли организма, и они могут быть одновременно и признаками влияния, и признаками ответа. Лишь в ходе исследования можно выяснить, какие это признаки. Предложенная техника позволяет провести изучение с точки зрения их связи с функциональным разнообразием.

Полученные значения tC свидетельствуют о том, что из рассмотренных признаков лишь длина хвоста вносит положительный вклад в функциональное разнообразие: наибольший вклад имеют грызуны пойменного луга, наименьший – берегового сообщества. Длина хвоста маркирует грызунов двух семейств. Семейство Muridae составляют преимущественно семеноядные длиннохвостые зверьки, приспособленные к полудревесному образу жизни [54, 55]. Для этих грызунов характерна сезонность в питании с переходами от поедания семян к потреблению зеленых частей растений. Подсемейство Arvicolinae семейства Cricetidae составляют короткохвостые норовые животные со смещением питания в сторону зеленоядности. У них зеленые части растений являются почти постоянным компонентом пищи (более семеноядная рыжая полевка в зимнее время переходит на поедание побегов и коры кустарников). Поэтому признак длины хвоста можно рассматривать как функциональный признак ответа в традиционном понимании. Три рассмотренных сообщества грызунов различаются по структуре питания, которая отражает различия в структуре растительности биотопов.

D. Schmera et al. [56] указывают на важность оценки вклада видов в функциональное разнообразие, особенно в отношении их значения для природоохранного применения. Полученные мной результаты обнаруживают линейное возрастание вклада вида в результате увеличения его уникальности. Так, после исключения

выбросов (наблюдений, выходящих за пределы 95%-ных доверительных интервалов) совокупные данные из табл. 6 хорошо аппроксимировались с помощью линейной регрессии $\ln C_h = 4.79D_h + 0.02$ ($R^2 = 0.75$, $F_{1,7} = 21.47$, $p = 0.002$). Исключение составили обыкновенная полевка из пойменного луга, рыжая полевка и малая лесная мышь из берегового сообщества. Они продемонстрировали другое влияние на вклад вида — через сочетание высокого обилия с внутривидовой изменчивостью.

Вклады видов отражают структуру их влияния на функциональное разнообразие сообщества. К сожалению, не понятно, как ее толковать. В нагорной дубраве все виды имеют почти равные вклады. Наоборот, сильно неравные вклады вносят грызуны пойменного луга и берегового сообщества. При этом нельзя утверждать, что вклад связан с величиной какого-то ресурса. Возможно, накопление данных и новые исследования смогут внести ясность в вопрос интерпретации вклада. Вполне определенно можно лишь сказать, что для функционального разнообразия значение имеет морфологическое (и, следовательно, экологическое) своеобразие вида.

Я считаю, что при анализе лучше использовать непрерывные метрические признаки, которые в большей степени отражают связь между онтогенезом особи и средой ее обитания. Дискретные признаки менее “экологичны” и в значительной мере определяются филогенезом таксона. Поэтому в измерение функционального разнообразия они, скорее, будут вносить некоторый статистический “шум”, не относящийся к разнообразию экологических условий.

Помимо преимуществ по сравнению с другими способами измерения функционального разнообразия, предложенная техника также имеет ограничения, усложняющие ее применение. Нельзя отдельно вычислить матрицу расстояний, добавить в нее внутривидовую изменчивость и затем перемножить на веса, задаваемые отдельно измеренными обилиями. Все вычисления производятся одновременно. Отсюда для применения техники и сравнимости результатов в исследовании должно либо выполняться абсолютное измерение и учет всех особей некоторого “островного” сообщества, либо сбор материала должен осуществляться на основе заданного выборочного усилия. В качестве выборочного усилия может использоваться, например, фиксированное расстояние, пройденное сборщиком, или

предопределенное время, которое он потратит на сбор материала, заданная учетная площадь, ловушко-линия фиксированной длины с заданным временем экспозиции и т.д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Функциональное разнообразие рассматривается как ключ к пониманию экосистемных процессов. Предложенная в статье новая техника вычисления функционального разнообразия, по существу являющегося квадратичной энтропией Рао, учитывает внутривидовую изменчивость, а также позволяет оценить и другие полезные стороны функционального разнообразия: функциональное богатство, функциональную выравненность, уникальность каждого вида, вклады в функциональное разнообразие внутривидовой изменчивости и каждого вида, и каждого признака отдельно.

На примере трех сообществ грызунов показана дискриминантная способность разложения функционального разнообразия на отдельные его составляющие, которая может помочь в изучении связи между элементами и экосистемными процессами. Например, наиболее высокое внутривидовое разнообразие, определяющее и самое высокое функциональное разнообразие, отличает самое бедное видами грызунов сообщество пойменного луга от двух других сообществ. Внутривидовое разнообразие грызунов пойменного луга обеспечило и наибольшую эффективность в использовании ресурсов биотопа. Главным источником внутривидовой изменчивости стала обыкновенная полевка, типичный вид травянистых биомов. Грызуны нагорной дубравы и берегового сообщества также имели свои особенности. При этом надо понимать, что анализируемые данные были лишь “мгновенным снимком” динамики экосистемных процессов. Более полную картину можно получить при анализе данных долговременных наблюдений.

Также обнаружено, что вклад вида в функциональное разнообразие может определяться либо морфологическим своеобразием организма, либо сочетанием его обилия с внутривидовой изменчивостью. Другими словами, своеобразие организма или его высокая изменчивость повышают сложность экосистемы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансирования работы не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных. Для анализа были использованы опубликованные данные.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. 1972. V. 21. № 2/3. P. 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
2. *MacArthur R.H.* Species packing and competitive equilibrium for many species // *Theoretical Population Biology*. 1970. V. 1. № 1. P. 1–11. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(70\)90039-0](https://doi.org/10.1016/0040-5809(70)90039-0)
3. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
4. *Мэггаран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
5. *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
6. *Krebs C.J.* Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. N.Y.: Harper and Row, 1985. 800 p.
7. *MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967. 224 p.
8. *Engelhardt K., Ritchie M.* Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services // *Nature*. 2001. V. 411. № 6838. P. 687–689. <https://doi.org/10.1038/35079573>
9. *Jonsson M., Malmqvist B.* Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects // *Oikos*. 2000. V. 89. № 3. P. 519–523. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890311.x>
10. *Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P.* et al. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1995. V. 347. № 1321. P. 249–262. <http://doi.org/10.1098/rstb.1995.0025>
11. *Tilman D.* Biodiversity: population versus ecosystem stability // *Ecology*. 1996. V. 77. № 2. P. 350–363. <https://doi.org/10.2307/2265614>
12. *Huston M.* Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity // *Oecologia*. 1997. V. 110. P. 449–460. <https://doi.org/10.1007/s004420050180>
13. *Wardle D.A.* Biodiversity, ecosystems and interactions that transcend the interface // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. V. 14. № 4. P. 125–127. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01600-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01600-6)
14. *Schmid B.* The species richness–productivity controversy // *Trends in Ecology & Evolution*. 2002. V. 17. № 3. P. 113–114. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02422-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02422-3)
15. *Tilman D.* Distinguishing between the effects of species diversity and species composition // *Oikos*. 1997. V. 80. № 1. P. 185. <https://doi.org/10.2307/3546532>
16. *Lepš J., Brown V.K., Diaz Len T.A.* et al. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities // *Oikos*. 2001. V. 92. № 1. P. 123–134. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920115.x>
17. *Hooper D.U., Chapin III F.S., Ewel J.J.* et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge // *Ecological Monographs*. 2005. V. 75. № 1. P. 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
18. *Chauvel A., Grimaldi M., Barros E.* et al. Pasture damage by an Amazonian earthworm // *Nature*. 1999. V. 398. P. 32–33. <https://doi.org/10.1038/17946>
19. *Petchey O.L., O’Gorman E.J., Flynn D.F.B.* A functional guide to functional diversity measures // *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford: Oxford University Press, 2009. P. 49–59. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199547951.003.0004>
20. *Chapin III F.S., Walker B.H., Hobbs R.J.* et al. Biotic control over the functioning of ecosystems // *Science*. 1997. V. 277. № 5325. P. 500–504. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.500>
21. *Pavoine S., Ricotta C.* Measuring functional dissimilarity among plots: adapting old methods to new questions // *Ecological Indicators*. 2019. V. 97. P. 67–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.048>
22. *Tilman D., Knops J., Wedin D.* et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes // *Science*. 1997. V. 277. № 5330. P. 1300–1302. <http://dx.doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
23. *Laureto L.M., Cianciaruso M.V., Samia D.S.* Functional diversity: an overview of its history and applicability // *Natureza & Conservacao*. 2015. V. 13. P. 112–116. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>
24. *Tilman D.* Functional diversity // *Encyclopedia of Biodiversity*. San Diego: Academic Press, 2001. V. 3. P. 109–120. <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00132-2>
25. *Diaz S., Cabido M.* Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. V. 16. № 11. P. 646–655.

- [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
26. *Gitay H., Noble I.R.* What are functional types and how should we seek them? // *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. P. 3–19.
 27. *Jaksic F.M., Medel R.G.* Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters // *Oecologia*. 1990. V. 82. P. 87–92. <https://doi.org/10.1007/BF00318537>
 28. *Solow A.R., Polasky S.* Measuring biological diversity // *Environmental and Ecological Statistics*. 1994. V. 1. № 2. P. 95–103. <https://doi.org/10.1007/BF02426650>
 29. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 1957. V. 22. P. 415–427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
 30. *Rosenfeld J.S.* Functional redundancy in ecology and conservation // *Oikos*. 2002. V. 98. № 1. P. 156–162. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>
 31. *Cornwell W.K., Schwilk L.D., Ackerly D.D.* A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // *Ecology*. 2006. V. 87. № 6. P. 1465–1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:atfhf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:atfhf]2.0.co;2)
 32. *Mason N.W.H., MacGillivray K., Steel J.B.* et al. An index of functional diversity // *Journal of Vegetation Science*. 2003. V. 14. № 4. P. 571–578. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x>
 33. *Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S.* et al. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! // *Functional Ecology*. 2007. V. 22. № 1. P. 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
 34. *Petchey O.L., Gaston K.J.* Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecology Letters*. 2002. V. 5. № 3. P. 402–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
 35. *Podani J., Schmera D.* On dendrogram-based measures of functional diversity // *Oikos*. 2006. V. 115. № 1. P. 179–185. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15048.x>
 36. *Poos M.S., Walker S.C., Jackson D.A.* Functional diversity indices can be driven by methodological choices and species richness // *Ecology*. 2009. V. 90. № 2. P. 341–347. <https://doi.org/10.1890/08-1638.1>
 37. *Walker B., Kinzig A., Langridge J.* Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species // *Ecosystems*. 1999. V. 2. P. 95–113. <https://doi.org/10.1007/s100219900062>
 38. *Ricotta C.* A Note on functional diversity measures // *Basic and Applied Ecology*. 2005. V. 6. № 5. P. 479–486. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.02.008>
 39. *Schmera D., Erős T., Podani J.* A measure for assessing functional diversity in ecological communities // *Aquatic Ecology*. 2009. V. 43. P. 157–167. <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9152-9>
 40. *Laliberté E., Legendre P.* A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits // *Ecology*. 2010. V. 91. № 1. P. 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
 41. *Ricotta C., Szeidl L.* Towards a unifying approach to diversity measures: bridging the gap between the Shannon entropy and Rao’s quadratic index // *Theoretical Population Biology*. 2006. V. 70. № 3. P. 237–243. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2006.06.003>
 42. *Mason N.W., Mouillot D., Lee W.G.* et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity // *Oikos*. 2005. V. 111. № 1. P. 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
 43. *Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D.* New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology // *Ecology*. 2008. V. 89. № 8. P. 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
 44. *de Bello F., Carmona C.P., Lepš J.* et al. Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms // *Oecologia*. 2016. V. 180. № 4. P. 933–940. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3546-0>
 45. *Botta-Dukát Z.* Rao’s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits // *Journal of Vegetation Science*. 2005. V. 16. № 5. P. 533–540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
 46. *Chiu C.-H., Chao A.* Distance-based functional diversity measures and their decomposition: A framework based on Hill numbers // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. № 7. Art. e100014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100014>
 47. *Ricotta C., Szeidl L.* Diversity partitioning of Rao’s quadratic entropy // *Theoretical Population Biology*. 2009. V. 76. № 4. P. 299–302. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2009.10.001>
 48. *de Bello F., Lavergne S., Meynard C.N.* et al. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth // *Journal of Vegetation Science*. 2010. V. 21. № 5. P. 992–1000. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x>
 49. *Cianciaruso M.V., Batalha M.A., Gaston K.J.* et al. Including intraspecific variability in functional diversity // *Ecology*. 2009. V. 90. № 1. P. 81–89. <https://doi.org/10.1890/07-1864.1>
 50. *de Bello F., Lavorel S., Albert C.H.* et al. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity // *Methods in Ecology and Evolution*. 2011. V. 2. № 2. P. 163–174. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00071.x>

51. *Mouillot D., Mason W.H., Dumay O.* et al. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity // *Oecologia*. 2005. V. 142. № 3. P. 353–359. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7>
52. Летопись природы заповедника “Галичья гора” за 2019 год. Книга № 47. Воронеж: Заповедник “Галичья гора”, 2020. 139 с.
53. *Hooper D., Buchmann N., Degrange V.* et al. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning // *Biodiversity and Ecosystems Functioning: A Current Synthesis*. Oxford: Oxford University Press, 2002. P. 195–208.
54. *Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А.* и др. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 640 с.
55. *Громов И.М., Ербаева М.А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: 1995. 522 с.
56. *Schmera D., Podani J., Erős T.* Measuring the contribution of community members to functional diversity // *Oikos*. 2009. V. 118. № 7. P. 961–971. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17076.x>

FUNCTIONAL ALPHA DIVERSITY: A NEW DISTANCE-BASED MEASUREMENT CALCULATIONS TECHNIQUE THAT ACCOUNTS FOR INTRASPECIFIC VARIABILITY

M. V. Ushakov*

Voronezh State University, Galichya Mountain Nature Reserve, Lipetsk region, Zadonsky district, Donskoye village, 399240, Russia

**e-mail: ushakov@dev-reserve.vsu.ru*

Abstract — A new technique for assessing functional diversity is proposed, which is essentially a way to calculate Rao’s quadratic entropy. In contrast to the original method of calculating entropy, the new method takes into account intraspecific variability and allows us to evaluate other useful aspects of functional diversity, such as functional richness, functional evenness, the uniqueness of each species, and the contributions to functional diversity of intraspecific variability of each species and each trait separately. However, due to the peculiarities of the calculation, the proposed technique can only be applicable for an absolute count of all organisms within the “island” community or when collecting material based on a fixed sampling effort. The article provides an example of the application of the proposed technique to real rodent trapping data.

Keywords: functional diversity, alpha diversity, Rao’s quadratic entropy, functional dissimilarity of species

УДК 591.111.1

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СИСТЕМЫ КРОВИ ТРЕХ ВИДОВ НЕПОЛОВОЗРЕЛЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В УСЛОВИЯХ НИЗКИХ ОСЕННИХ ТЕМПЕРАТУР

© 2024 г. Э. А. Тарахтий*

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

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

Поступила в редакцию 26.04.2021 г.

После доработки 20.09.2022 г.

Принята к публикации 15.11.2023 г.

Для оценки адаптивного ответа на условия пониженных температур изучены количественные структурно-функциональные показатели системы крови у неполовозрелых осенних особей близкородственных видов – рыжей, красной и красно-серой полевков (18, 11 и 9 особей соответственно), составляющих резерв популяции в осенне-зимний период. Установлены межвидовые различия размеров диффузионной поверхности и степени гемоглобинизации эритроцитов, свойственные каждому виду. При схожей способности переносить кислород единицей объема крови у трех видов полевков механизмы обеспечения тканей кислородом разные. Выявленные различия ответных реакций показателей крови (ретикулоцитов, индексов эритроцитов, состава лейкоцитов) отражают физиологический механизм поддержания концентрации гемоглобина в крови, поэтому имеют большое значение в решении вопросов гомеостаза организма в измененной среде. По комплексу экспериментальных данных с помощью дискриминантного анализа выделены группы полевков (таксономия), соответствующие классификации видов.

Ключевые слова: эритроциты, лейкоциты, клетки костного мозга и селезенки, лесные полевки, поздняя осень

DOI: 10.31857/S0367059724020069 **EDN:** DKLXTJ

Изучение закономерностей функционирования животных организмов, устойчивости сообществ, механизмов адаптации к различным воздействиям остается актуальным направлением исследований в биологии. В любой популяции животных имеется резерв скрытой (потенциальной) изменчивости, который мобилизуется при изменении условий среды [1], например климатического, антропогенного характера, и помогает приспособляться к новым условиям. Свидетельством приспособления видов к различным условиям их обитания может служить расселение популяций лесных полевков на обширных территориях [2]. Все механизмы адаптации животных организмов направлены на устранение или ограничение влияния неблагоприятных факторов, поддержание гомеостаза, обеспечение динамического постоянства внутренней среды и функций организма.

В сложную цепь ответных реакций на любое воздействие вовлекаются все системы организма, среди которых центральную роль играет система крови [3–9]. В настоящем исследовании ее представляют костный мозг (основной

отдел) и селезенка (периферический отдел), выполняющие решающую роль в неспецифических и специфических реакциях защиты организма [10]. Показатели крови мелких млекопитающих в экологических исследованиях часто используют в качестве тест-системы. Однако гематологические параметры зависят от таких факторов, как, например, вид животных [6, 8], смена сезона [11–13], место обитания [7, 14–16] и другие [17–19]. При этом каждая генерация даже одной популяции отличается по полу, возрасту, репродуктивному статусу [11–13].

Во многих работах, посвященных исследованию системы крови у разных видов мелких млекопитающих, как правило, определяют концентрацию эритроцитов, лейкоцитов, гемоглобина и гематокрит – процентный показатель, отражающий долю кровяных клеток в общем объеме крови. Весьма ограничены исследования кровеносных органов [19], как и оценка адаптивных реакций системы крови у разных видов [14]. Изучение нами системы крови у красно-серой полевки является пионерским [20].

Задача настоящего исследования – оценить физиологические показатели крови и кроветворных органов у трех близкородственных видов неполовозрелых осенних полевок (рыжая, красная и красно-серая), провести сравнительный анализ показателей, выявить особенности адаптивных реакций системы крови к условиям низких температур, определить по параметрам системы крови видовую принадлежность полевок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Параметры системы крови получены от 38 неполовозрелых полевок сопоставимого репродуктивно-возрастного состояния, из которых 18 особей (12 самцов, 6 самок) рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), 11 особей (6 самцов, 5 самок) – красной (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) и 9 (6 самцов, 3 самки) – красно-серой (*Craseonomys rufocanus* Sundevall, 1846). Неполовозрелость полевок оценена по состоянию генеративных органов.

Зверьки были отловлены в переходный период от лета к зиме (в первой декаде октября 2007 г.), в один срок на одной территории с помощью трапиковых живоловок в коренных пихтово-еловых лесах Висимского государственного природного биосферного заповедника (южная тайга, Средний Урал, 57°22' с. ш., 59°46' в. д., 538 м над ур. м.). В этот период температура воздуха по многолетним метеорологическим наблюдениям ст. Висим (57°67' с. ш., 59°53' в. д., 314 м над ур. м.) приближалась к нулевой отметке (в первой декаде октября 2011 г. колебалась в пределах 1–5.3–10.7°C, средняя месячная – 4.2°C на уровне 2 м от поверхности земли) или опускалась до минусовых значений (–0.5... –2.8 в 2000–2003 и 2014–2016 гг.) [21]. Данных за 2007 г. не найдено, видимо, она существенно не отличалась от представленных выше.

Животных доставляли в лабораторию и после двухдневной выдержки в течение последующих пяти дней проводили отбор экспериментального материала с соблюдением правил гуманного обращения с животными [22]. У каждой особи под слабым эфирным наркозом отбирали кровь из орбитального синуса, на гемонализаторе Abacus junior vet (Австрия) определяли концентрацию лейкоцитов (*WBC*), эритроцитов (*RBC*), тромбоцитов (*PLT*), гемоглобина (*HB*), гематокрит (*HT*), индексы эритроцитов – средний объем (*MCV*), содержание (*MCH*) и концентрацию гемоглобина (*MCHC*), широту распределения эри-

троцитов по размеру (*RDW-SD*). Далее животных умерщвляли дислокацией шейных позвонков, взвешивали тушку и органы, готовили клеточную суспензию костного мозга правой бедренной кости и селезенки, определяли число ядерных клеток в камере Горяева. Для сравнения показателей между видами концентрацию эритроцитов, клеток костного мозга и селезенки нормировали на 1 г массы тела.

На мазках крови исследовали состав, морфологию лейкоцитов и эритроцитов (окраска по Папэнгейму), определяли число ретикулоцитов (окраска бриллиант-крезиловым голубым), активность лейкоцитов по состоянию системы пероксидаза – эндогенная перекись водорода с применением 3,3'-диаминобензидин тетрагидрохлорид дигидрата (Fluka, США) [23]. По числу и степени интенсивности окрашивания клетки рассчитывали суммарный коэффициент активности лейкоцитов по формуле $K = 3A + 2B + 1C + 0D$ на 100 лейкоцитов (A – клетка окрашена полностью, B – половина и более, C – менее половины, D – неокрашенные клетки).

Способность переносить кислород единицей объема крови рассчитывали с помощью уравнения, рекомендованного в качестве критерия оценки физиологического состояния организма и экологической ситуации. Показатель F может иметь теоретическое и практическое значение при сравнительных исследованиях и диагностике [24]:

$$F = HB \times RBC \times 4r^2,$$

где HB – количество гемоглобина, мг/мкл, RBC – число эритроцитов/мкл, $4r^2$ – площадь поверхности эритроцита, мкм² [24]. Радиус эритроцита у исследуемых полевок рассчитывали по формуле $V = \pi r^2 h$. Для оценки неизвестных r и h использовали полученные ранее данные от 18 неполовозрелых особей рыжей полевки, отловленных также в осенний период в разные годы. По результатам эритроцитометрии (кривая Прайс-Джонса) ранних работ [12, 25] оценен средний диаметр эритроцита; усредненное значение толщины эритроцита получено из уравнения $h = V/S$, где $V = 104.6$ по данным эксперимента, $S = 4 \pi r^2$ – площадь поверхности эритроцита [26]. Рассчитывали также отношение концентрации гемоглобина в крови к площади поверхности эритроцита (HB/S).

Полученные данные для исследуемых видов полевок анализировали с помощью дисперси-

онного и дискриминантного методов, описательной статистики, используя пакет программ "Statistica for Windows" v. 6. Различия параметров групповых средних оценивали с помощью критерия Тьюки (Tukey) с разным числом особей в группе при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выборки животных представляли физиологически однородный материал, который может считаться основой для точного анализа межгрупповых различий показателей, поскольку экологические факторы и репродуктивно-возрастное состояние полевок для всех видов были сопоставимы (у самцов масса семенников не превышала 4 мг, у самок – ювенильная матка, отсутствие эмбрионов и плацентарных пятен).

С помощью дисперсионного анализа установлены межвидовые различия (табл. 1) массы тела ($F_{2,32} = 20.998, p \leq 0.001$), селезенки ($F_{2,32} = 7.519, p \leq 0.002$), комплекса показателей системы крови ($R\text{-}Pa_{66,6} = 4.297, p < 0.036$). Пол животных не оказывает влияния на показатели ($R\text{-}Pa_{3,30} = 1.202, p > 0.05$), что отмечают и другие авторы [18]. Это позволило объединить данные для самцов и самок.

По литературным данным [27] картина крови животного может быть одним из морфофизиологических индикаторов вида. Известно, что селезенка у мелких млекопитающих – кроветворный, чувствительный к гипоксии орган [28]. Она регулирует кроветворение в соответствии с изменениями условий среды [10, 28, 29]. Клетки селезенки стимулируют эритропоэз, изменяют клеточные взаимодействия в эритроидной ткани, активируют процессы формирования эритробластических островков [29]. Сокращаясь, она выбрасывает в сосудистое русло богатые гемоглобином эритроциты, увеличивая кислородную емкость крови [29].

У исследуемых нами животных было выявлено нарастание числа клеток в костном мозге и селезенке в ряду рыжая, красная и красно-серая полевки, при этом у красно-серой их величина больше ($p < 0.05$), чем у рыжей. Различия сглаживаются при нормировании числа клеток к массе тела (см. табл. 1), однако сохраняется тенденция к их нарастанию в селезенке.

У красно-серой полевки индекс селезенки больше, чем у рыжей и красной (см. табл. 1: 3.5 против 2.3, $p < 0.05$). Его значение сопоставимо

с числом клеток в ней, скоррелированных с концентрацией и объемом эритроцитов ($r = 0.87$ и $r = -0.75, p < 0.05$). Можно полагать, что селезенка красно-серой полевки вносит существенный вклад в кроветворение: у нее клеточность костного мозга в меньшей мере скоррелирована с числом эритроцитов ($r = 0.66$), чем с числом клеток селезенки ($r = 0.87$). Весомым доказательством значимости селезенки в кроветворении красно-серой полевки служат скоррелированные ($r = 0.65\text{--}0.89$) с числом клеток селезенки гематологические показатели ($HB, HT, SS, HB/S$ и F), а также имеющие обратную связь индексы эритроцитов (MCV, D, S), что вполне согласуется с данными литературы [29].

Известно, что у млекопитающих HB и RBC – основные показатели дыхательной функции крови. Концентрация HB в крови у многих видов животных практически одинакова и не зависит от массы тела [24, 30]. Ярким примером тому служат показатели крови козы, крысы и человека: при практически одинаковых значениях HB (14.4, 14.7 и 14.5 г%) величины RBC (12.9, 7.8 и 5.9 млн/мкл) и MCH (12, 18.9 и 29 пг) различаются.

У изучаемых нами полевок концентрации HB, RBC и HT не различаются; при нормировании к массе тела число RBC у красно-серой полевки меньше, чем у рыжей и красной ($p < 0.05$, см. табл. 1). Статистически значимо не различаются величины показателя $RDW\text{-}SD$, характеризующего однородность эритроцитов по размеру. По литературным данным [6] этот показатель указывает на схожие общие уровни потребности в оксигенации тканей животных и на здоровый статус организма. Ранее полученные нами значения показателей HB, HT, MCV у рыжей полевки [12] сопоставимы с данными литературы [30], хотя при этом эритроцитов несколько меньше, но они более насыщены гемоглобином (MCH и $MCHC$). Наблюдаемая здесь количественно-качественная перестройка эритроцитов, скорее всего, отражает адаптивный ответ на различные условия среды.

Определенную роль в механизмах адаптационных процессов могут играть эритроциты. Обладающая значительным набором сигнальных молекул, они участвуют во многих регуляторных процессах. Изменение мембран эритроцитов от стрессорных повреждений способно модифицировать направленность функций других клеток [10, 31]. Возможно, у изучаемых нами полевок неслучайно

Таблица 1. Масса тела, селезенки и гематологические показатели трех видов неполовозрелых полевок (Средний Урал, октябрь 2007 г.)

Показатель	<i>Cl. glareolus</i>	<i>Cl. rutilus</i>	<i>Cr. rufocanus</i>	<i>p</i> < 0.05
	1	2	3	
Масса тела, г	18.0 ± 2.1	20.1 ± 3.4	25.4 ± 3.0	3–2, 1
Масса селезенки, мг	42.1 ± 10.1	60.7 ± 20.4	86.0 ± 44.1	3–2, 1
Селезенка: индекс	2.3 ± 0.5	3.0 ± 0.8	3.5 ± 1.2	3–1*
число клеток, 10 ⁶ /орган	64.3 ± 4.10	85.1 ± 12.0	119.2 ± 18.4	1–3
число клеток, 10 ⁶ /гМт	3.6 ± 0.2	4.2 ± 0.5	4.8 ± 0.8	
Костный мозг:				
число клеток, 10 ⁶ /бедро	13.3 ± 1.0	15.8 ± 1.6	18.2 ± 1.2	1–3
число клеток, 10 ⁶ /гМт	0.74 ± 0.05	0.78 ± 0.05	0.72 ± 0.05	
Тромбоциты, 10 ³ /мкл	331 ± 23.6	274 ± 38.5	389 ± 37.9	2–3
Ретикулоциты, %	2.50 ± 0.24	2.08 ± 0.26	1.47 ± 0.34	1–3
<i>HB</i> , г%	15.99 ± 0.32	16.47 ± 0.76	17.09 ± 0.57	
<i>HT</i> , %	42.80 ± 0.80	44.90 ± 1.43	44.86 ± 1.08	
<i>RBC</i> , 10 ⁶ /мкл	11.39 ± 0.22	11.30 ± 0.40	12.15 ± 0.40	
<i>RBC</i> , 10 ⁶ /гМт	0.64 ± 0.02	0.57 ± 0.02	0.48 ± 0.03	3–1, 2
<i>RDW-SD</i>	29.7 ± 5.59	32.0 ± 8.18	29.5 ± 2.64	
<i>MCV</i> , мкм ³	37.64 ± 0.49	39.88 ± 0.69	37.03 ± 0.62	2–1, 3
<i>MCH</i> , пг	14.06 ± 0.19	14.51 ± 0.31	14.07 ± 0.21	
<i>MCHC</i> , %	37.40 ± 0.49	36.51 ± 1.05	38.04 ± 0.54	
<i>D</i> , мкм	4.99 ± 0.12	5.15 ± 0.15	4.96 ± 0.13	2–1, 3
<i>S</i> , мкм ²	24.9 ± 1.18	26.5 ± 1.54	24.6 ± 1.28	2–1, 3
<i>SS</i> , мкм ²	283 ± 23	298 ± 32	298 ± 22	
<i>HB</i> , г%/ <i>S</i>	0.644 ± 0.064	0.644 ± 0.056	0.697 ± 0.091	
<i>F</i> (<i>HB</i> , мг/мм ³ . <i>RBC</i> . 4г ²)	45.5 ± 6.39	51.0 ± 7.35	51.3 ± 8.65	3–1*
<i>F</i> , гМт	2.6 ± 0.44	2.6 ± 0.53	2.0 ± 0.44	3–2, 1*
<i>WBC</i> , 10 ³ /мкл	4.00 ± 0.37	3.94 ± 0.56	5.75 ± 0.96	
Гранулоциты, 10 ³ /мкл	0.52 ± 0.08	0.60 ± 0.10	1.27 ± 0.33	3–1, 2
Агранулоциты, 10 ³ /мкл	3.46 ± 0.35	3.35 ± 0.50	4.48 ± 0.67	
Нейтрофилы, 10 ³ /мкл	0.41 ± 0.05	0.45 ± 0.08	1.15 ± 0.3	3–1, 2
Сумма нейтрофилов, %	11.31 ± 1.54	11.27 ± 1.43	19.07 ± 2.10	3–1, 2
Миелоциты, %	0.11 ± 0.08	0	0	
Метамиелоциты, %	0.38 ± 0.14	0.14 ± 0.14	0	
Палочкоядерные, %	3.20 ± 0.88	3.29 ± 0.36	6.29 ± 0.72	3–1, 2*
Сегментоядерные, %	8.18 ± 0.83	7.72 ± 1.22	12.77 ± 2.35	2–3*
Эозинофилы, %	2.11 ± 0.79	3.43 ± 1.03	1.34 ± 0.58	
Моноциты, %	7.66 ± 1.38	6.89 ± 0.98	4.53 ± 0.70	
Базофилы, %	0.56 ± 0.17	0.51 ± 0.19	0.33 ± 0.24	
Лимфоциты, %	77.75 ± 2.25	77.93 ± 2.26	74.73 ± 2.26	
Число животных	18	11	9	

Примечание. Приведены среднее значение и ошибка среднего; * – $p > 0.05 < 0.07$; 1, 2, 3 – группы особей; *D* – средний диаметр эритроцита; *S* – поверхность эритроцита; *SS* – поверхность эритроцитов в 1 мкл крови; *HB/S* – отношение концентрации *HB* к площади поверхности эритроцита; *F* – способность переносить кислород единицей объема крови.

обратная зависимость ($r = -0.67$) числа эритроцитов и нейтрофильных лейкоцитов.

При сопоставимых у трех видов полевок величинах *HB*, *HT*, *RBC* выявлены межвидовые различия индексов эритроцитов. У красной полевки больше, чем у рыжей и красно-серой, величины *MCV*, *D*, *S* ($p < 0.05$), заметно больше значение *MCH* (см. табл. 1). По данным литературы [3, 7, 30], даже малейшее изменение *MCH* может стать причиной изменения формы и размера эритроцита, что в свою очередь повлияет на скорость высвобождения кислорода [31]. Можно полагать, что по такому механизму протекает обеспечение тканей кислородом у красной полевки. Не различаются между видами полевок значения показателей *MCH* и *MCHC*, при этом у красной полевки величина *MCH* максимальна, а *MCHC* минимальна, у рыжей и красно-серой, напротив, *MCH* минимальна, а *MCHC* максимальна. Разнонаправленность этих показателей можно отнести к видовой особенности эритроцитов, отражающей иной путь обеспечения ткани кислородом.

Эритроциты – главные носители гемоглобина, тесно связаны со способностью переносить кислород. Эта способность, обозначенная в литературе как *F*, привлекла внимание исследователей в теоретическом и практическом аспектах для сравнительной оценки функции эритроцитов [24]. Определяющим признаком *F* может служить площадь поверхности эритроцита – *S* [24], а у изучаемых нами полевок и параметров *D* и *MCV*. Параметры эритроцитов подвержены изменчивости, направленной на более эффективную функцию газообмена, поддержание кислородной емкости крови и более эффективное обеспечение организма кислородом в изменяющихся условиях, что нами было показано ранее у неполовозрелых особей рыжей полевки [13, 32].

Величина *F* в ряду полевок рыжая, красная и красно-серая имеет тенденцию к нарастанию, а нормированная к массе тела величина *F* у рыжей и красной полевок больше, чем у красно-серой (см. табл. 1). Полученные значения *F* сопоставимы с литературными данными [33], согласно которым наилучшая способность переносить кислород у рыжей полевки наблюдается поздней осенью и весной. Для нее характерны большой диапазон и резерв дыхательной активности, более высокий уровень метаболизма, чем у красно-серой. У последней потреб-

ление кислорода зимой ниже, чем у красной, и в отличие от нее не связано с повышением основного обмена [34].

Известно, что в условиях осенне-зимнего сезона животные подвергаются длительному воздействию холода. Адаптация к этим условиям носит черты гипоксии, индуцируя комплекс биохимических и цитогенетических изменений в клетках [14, 33]. В механизмы адаптации к гипоксии прежде всего включается гемоглобин [4]. Адаптационное увеличение сродства *HB* к кислороду доказано в экспериментах по выживанию млекопитающих и птиц при тяжелой гипоксии на большой высоте [4]. Результатом гематологической адаптации к гипоксии у жителей Тибета на больших высотах считается повышение значений *RBC*, *HT*, *HB*, *MCH*, *MCHC* и снижение *MCV* [7], аналогично у крыс – повышение *MCH* и снижение *MCV* [16]. Показатели *MCH* и *MCV* отражают один из признаков новой популяции эритроцитов в крови, что можно считать адаптивным ответом компенсаторно-приспособительного характера на условия пониженных температур [13, 16, 33]. Такую картину мы наблюдаем в наших экспериментах у красной полевки, у которой показатели *MCH*, *MCV*, наряду с *D* и *S*, также можно считать адаптивным ответом на условия пониженных осенних температур (см. табл. 1).

Согласно литературным данным [6, 35], механизм адаптивного ответа сводится к тому, что в результате изменений в эритроците, активации биогенеза и структурных перестроек в клетке снижается продолжительность созревания эритроцитов, ускоряется выход в кровь ретикулоцитов. Ретикулоциты представляют собой более “толстые” клетки, не имеют центрального просвета, медленно выделяют кислород, т. е. функционально они менее активны, чем эритроциты. Видимо, такой механизм вполне объясняет максимальное число ретикулоцитов в крови рыжей полевки. Адаптивный ответ красно-серой полевки можно связать с активацией синтеза гемоглобина, о чем свидетельствует более высокое значение *MCHC* (см. табл. 1). Согласно данным авторов работы [6], различающиеся между видами полевок индексы эритроцитов могут быть следствием разной скорости окислительного метаболизма, обусловленного различиями метаболических процессов.

Лейкоциты – другой тип клеток крови. Они составляют часть иммунной системы организ-

ма. Изучение количества и состава лейкоцитов позволяет оценить эффективность защиты иммунной системы [10]. Наряду с нервной и эндокринной иммунная система играет существенную роль в регуляции физиологических функций, в поддержании температурной регуляции при холодовом стрессе путем мобилизации гормонов системы гипофиз – кора надпочечников [9, 10].

Концентрация и состав лейкоцитов не связаны с массой тела животных ($R\text{-Pa}_{0.24,46} = 1.387$, $p > 0.168$). Между видами полевок концентрация лейкоцитов не отличается, но различается их состав (см. табл. 1). Основную долю лейкоцитов (75–78%) составляют лимфоциты, их число между видами полевок не различается. Установлено, что в условиях гипоксии лимфоциты оказывают влияние на эритропоэз [29]. В жестких условиях осенне-зимнего сезона адаптация носит черты гипоксии [33]. В этот период наблюдается интенсивное воспроизводство эритроцитов, их концентрация наибольшая и они более мелкие [10, 29]. Это соответствует данным, полученным нами ранее на примере рыжей полевки [13].

Меньшую долю в крови полевок составляют нейтрофилы, базофилы, эозинофилы и моноциты. Известно, что эозинофилы реализуют первую линию защиты от паразитов [10]. Лимфоциты, эозинофилы, тромбоциты способны синтезировать биологически активные вещества [10], направленные на повышение устойчивости организма к воздействию внешних факторов. Вероятно, у красно-серой полевки главную роль в иммунной защите играет большее число палочко- и сегментоядерных нейтрофилов, чем у рыжей и красной ($p < 0.05$). Известно, что сегментоядерные нейтрофилы являются одним из факторов неспецифической резистентности – они обеспечивают фагоцитоз в тканях и на поверхностях слизистых [9]. Изменения показателей неспецифического клеточного иммунитета, связанные с фагоцитарной активностью лейкоцитов, показаны в эксперименте по адаптации крыс к гипотермии при локальном холодовом стрессе [9].

По нашим данным, кровь рыжей полевки включает все типы нейтрофилов, при этом величины, характеризующие ядерный сдвиг влево (миелоциты + метамиелоциты + палочкоядерные / сегментоядерные), у всех полевок сопоставимы (0.45, 0.44, 0.49). У нее выше, чем

у красно-серой, величина лимфоцитарно-нейтрофильного профиля (9.0 ± 1.2 против 4.4 ± 1.2 , $p < 0.04$; у красной – 8.9 ± 1.6). Кроме того, у рыжей полевки отмечена тенденция к увеличению ($p \geq 0.06$) в крови абсолютного числа лимфоцитов (0.174 тыс./г массы тела против 0.151 у красной и 0.165 у красно-серой) и моноцитов (0.0178 тыс./г массы тела против 0.015 у красной и 0.011 у красно-серой), что отражает благоприятный симптом [16], поскольку эти клетки способны стимулировать функцию кроветворения в органах, с чем можно связать наибольшее число ретикулоцитов.

При изучении активности системы пероксидаза – эндогенная перекись водорода лейкоцитов, обладающей противовирусным и противомикробным действием, было установлено [23], что наибольшей активностью обладают лейкоциты красной полевки, у которой преобладает число высокоактивных клеток (см. табл. 2, А); у красно-серой полевки функцию этой системы обеспечивает большее число, но менее активных лейкоцитов (С). Схожие показатели активности системы пероксидаза – эндогенная перекись водорода лейкоцитов обнаружены нами ранее у красной полевки, отловленной в летний период с условно чистых территорий [32]. Участие различных типов клеток и их функции в работе иммунной системы можно интерпретировать как ответ, обусловленный эколого-физиологическими особенностями видов.

Изменчивость показателей лейкоцитов авторы работы [18] связывают с численностью популяции. Ранее нами было установлено [25], что показатели системы крови различаются даже при одной фазе популяционного цикла, поэтому приписать различия эффектам, зависимым от плотности популяции, представляется маловероятным. Кроме того, у всех трех исследуемых видов полевок не выявлено сплено-мегалии, видимых поражений внутренних органов, с чем можно было бы связать более высокие величины нейтрофилов у красно-серой полевки.

О том, что физиологические и гематологические параметры могут включаться в таксономическую взаимосвязь, известно давно [37]. Если число, форма и размер эритроцитов имеют отношение к метаболизму животных, то, по мнению авторов [37], может существовать корреляция между числом, объемом эритроцитов и массой разных видов животных. У изучаемых нами ви-

Таблица 2. Активность системы пероксидаза – эндогенная перекись водорода лейкоцитов у неполовозрелых осенних полевок трех видов

Вид	Показатель	Тип клеток и число, %				K
		A	B	C	D	
<i>Cl. glareolus</i> (18)	M	4.70	5.14	4.90	85.30	29.29
	s.e.	1.24	0.69	0.76	1.78	4.26
	минимум	0.00	1.75	0.97	65.48	4.85
	максимум	15.50	11.31	12.40	97.09	76.79
	S.D.	5.28	2.92	3.20	7.57	18.07
<i>Cl. rutilus</i> (11)	M	8.16*	5.60	2.13*	84.11	37.80
	s.e.	1.33	1.65	0.47	2.19	5.25
	минимум	2.68	0.86	0.00	64.00	19.64
	максимум	16.00	21.00	5.00	89.55	81.00
	S.D.	4.42	5.48	1.57	7.26	17.42
<i>Cr. rufocanus</i> (9)	M	2.73*	4.14	6.97*	85.38	23.44
	s.e.	1.36	1.31	1.46	3.54	7.10
	минимум	0.00	0.00	0.00	63.74	5.69
	максимум	12.64	12.09	12.82	97.56	73.63
	S.D.	4.07	3.92	4.39	10.63	21.31

Примечание. * – $p > 0.05 < 0.07$; M – среднее значение, s.e. – стандартная ошибка среднего, S.D. – стандартное отклонение, K – суммарный коэффициент активности; в скобках – число животных.

дов полевок не установлено межвидовой корреляции массы тела ни с числом эритроцитов ($r = -0.32$, $r = 0.29$, $r = -0.07$), ни с их объемом ($r = -0.25$, $r = -0.50$, $r = -0.10$). В большей мере масса тела скоррелирована с костным мозгом и селезенкой ($R\text{-Paо}_{8,64} = 6.52$, $p < 0.001$).

По комплексу показателей системы крови, полученных в эксперименте, с помощью дискриминантного анализа установлена классификация полевок по группам (таксономия). Вошедшие в модель показатели ($F_{32,40} = 5.400$, $p < 0.0000$) сформировали в плоскости двух первых канонических дискриминантных функций различающиеся группы животных ($F_{34,38} = 5.248$, $p < 0.05$; см. табл. 3 и рис. 1). В первую (КДФ 1 включает 89.52% объясняемой дисперсии) наибольший вклад вносят эритроциты и ретикулоциты, во вторую (КДФ 2 – 10.48% объясняемой дисперсии) – нейтрофилы, тромбоциты, гематокрит, объем эритроцитов (см. табл. 4). Наиболее обособлены выборки рыжей и красно-серой полевок, группа красной полевки занимает промежуточное положение (см. рис. 1). Установленная классификация полевок по комплексу показателей системы крови вполне сопоставима с наиболее надежным методом таксономии – кариосистематики, где число и размер хромосом различаются между полевками рыжей, красной и красно-серой, и здесь красно-серая наиболее обособлена [38].

Таблица 3. Результаты дискриминантного анализа совокупности показателей системы крови у трех видов полевок

Виды полевок	Группы особей		
	1	2	3
<i>Cl. glareolus</i> (1)		3.600	13.496
<i>Cl. rutilus</i> (2)	17.903		5.312
<i>Cr. rufocanus</i> (3)	77.688	37.426	

Примечание. Над диагональю – $F_{17,19}$ значения, под диагональю – квадрат расстояния Махаланобиса; $p < 0.05$.

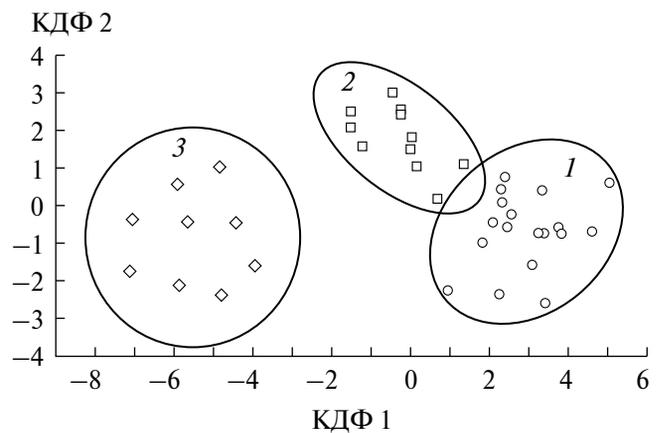


Рис. 1. Расположение трех видов полевок в плоскости двух первых главных канонических дискриминантных функций (КДФ 1, КДФ 2) по данным комплекса показателей системы крови: 1 – *Cl. glareolus*, 2 – *Cl. rutilus*, 3 – *Cr. rufocanus*.

Таблица 4. Дискриминантный анализ. Факторная структура, корреляционные переменные системы крови

Переменные	КДФ 1	КДФ 2	<i>p</i>
<i>RBC</i> , 10 ⁶ /гМт	0.224	-0.034	0.004
<i>RBC</i> , 10 ⁶ /мкл	-0.078	-0.132	0.161
<i>MCV</i> , мкм ³	0.026	0.463	0.003
Нейтрофилы, тыс./мкл	-0.183	-0.204	0.006
Ретикулоциты, %	0.123	-0.013	0.016
<i>WBC</i> , тыс./мкл	-0.100	-0.140	0.079
Костный мозг, 10 ⁶ клеток/бедро	0.008	0.108	0.106
Миелоциты, %	0.060	-0.120	0.023
Лимфоциты, %	0.041	0.062	0.323
<i>HT</i> , %	-0.067	0.137	0.008
Палочкоядерные, %	-0.124	-0.148	0.072
Лимфоциты, тыс./мкл	-0.081	-0.129	0.130
<i>PLT</i> , тыс./мкл	-0.057	-0.280	0.006
Эозинофилы, тыс./мкл	-0.001	0.052	0.058
Эозинофилы, %	0.026	0.205	0.246
<i>Hb</i> , г%	-0.071	0.012	0.234
<i>MCH</i> , пг	-0.006	0.205	0.274

Примечание. Жирным выделены коэффициенты корреляционных переменных при $p < 0.05$.

Изучив параметры эритроцитов и показатели крови многочисленных видов и родов животных, авторы работы [8] сделали вывод о том, что размер эритроцитов зависит не только от массы тела, но и от многих эндогенных и экзогенных факторов. Согласно литературным данным [3, 24, 27], дыхательная функция крови зависит от вида животных, их активности и связанного с ней запроса тканей в кислороде. Установлено, что рыжая полевка активна в любое время суток, но преимущественно в сумеречное и ночное время и избегает открытых пространств [39]. Красную полевку отличают от рыжей максимальные размеры ее индивидуальных участков, высокий уровень подвижности и суточной активности, стремление к социальным контактам, что требует повышенных энергетических затрат и иммунной защиты [4, 18, 33, 39]. Красно-серая полевка наиболее обособлена, избегает контактов с особями других видов, что характерно и для более крупных животных вида *Craseonomys* [см. 5, 36]. Одной из причин разделения территорий может быть также разный спектр потребляемых кормов [41, 42], оказывающих влияние на показатели крови. Красно-серую полевку также отличает от рыжей и красной то, что она не образует гибри-

дов ни с одним из этих видов [2, 36]. Несовпадающий период размножения исключает возможность их скрещивания [2], тогда как красная и рыжая скрещиваются в эксперименте, а в особых условиях и в природной среде [2, 36, 40].

Таким образом, можно заключить, что результаты исследования морфофизиологических показателей системы крови у трех видов неполовозрелых полевок вполне соответствуют данным литературы о том, что любые природные популяции различны, характеризуются определенными элементами ее структуры, взаимоотношениями организма со средой [1, 2, 34, 35, 41, 42].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование параметров системы крови у трех близкородственных видов неполовозрелых полевок (рыжей, красной и красно-серой) сопоставимого репродуктивно-возрастного состояния, отловленных осенью в один срок с одной территории, дает основание полагать, что животные представляли физиологически однородный материал, принятый за основу для точного анализа значений между группами.

Выявленный видоспецифический ответ системы крови трех видов полевок на условия пониженных осенних температур свидетельствует об их разных приспособительных реакциях. Установлены межвидовые различия количества, структуры и состава параметров системы крови, проявляющиеся на клеточном уровне у красной и рыжей полевок, на клеточно-органном – у красно-серой. Существенный вклад в процессы дыхательной и защитной функций крови у красно-серой полевки вносит селезенка.

При схожей у трех видов полевок способности переносить кислород единицей объема крови, отражающей сходное физиологическое состояние организма и экологическую ситуацию, пути обеспечения тканей кислородом у них разные: у красной полевки адаптивный ответ “красной” крови состоит в перестройке эритрона, направленной на увеличение размеров эритроцитов; у рыжей он направлен на увеличение активации биогенеза и структурных перестроек, снижение продолжительности созревания эритроцитов, выход в кровь ретикулоцитов; у красно-серой полевки включает активацию синтеза гемоглобина, увеличение его концентрации в эритроците и в целом в крови. Различающиеся величины индексов эритроцитов, свойственных каждому

виду, можно считать адаптивной реакцией компенсаторно-приспособительного характера к условиям пониженных температур.

Адаптивные особенности в “белой” крови сводятся к разному числу, составу и функции лейкоцитов. Поддержание иммунной защиты у красной полевки осуществляют лейкоциты, обладающие повышенной активностью системы пероксидаза — эндогенная перекись водорода, у красно-серой более низкую активность этой системы выполняет увеличенное число клеток, в том числе нейтрофилов.

По комплексу показателей системы крови с помощью дискриминантного анализа установлена надежная информация о классификации изученных видов полевок (таксономия), что вполне соответствует данным литературы, полученным на уровне клеток (кариосистематика) и популяций. Выявленные структурно-функциональные особенности показателей эритроцитов у трех близкородственных видов полевок отражают физиологический механизм поддержания концентрации гемоглобина в крови, они имеют значение в решении вопросов гомеостаза животного организма в условиях измененной среды.

Результаты исследования показателей крови и кроветворных органов у трех изученных видов полевок могут углубить представление о механизмах видовой классификации, о специфических адаптациях к условиям среды. Изучение морфофизиологических показателей системы крови полевок может способствовать решению задач, связанных с регуляцией их численности, имеющей важное эпидемиологическое и народнохозяйственное значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность Ю.А. Давыдовой за предоставленную возможность забора экспериментального материала у полевок из природных популяций, оценку видовой принадлежности и репродуктивно-возрастного состояния, К.В. Маклакову — за консультирование по вопросам статистической обработки экспериментальных данных.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по этическим нормам Ин-

ститута экологии растений и животных УрО РАН (протокол № 3 от 18.12.2014 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
2. *Орлов В.Н.* Становление изолирующих механизмов у полевок рода *Clethrionomys* // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968. Т. 1. С. 184–194.
3. *Kostelecka-Myrcha A.* The ratio of amount of haemoglobin to total surface area of erythrocytes in mammals // *Acta Theriol.* 2002. V. 47. S. 1. P. 209–222.
4. *Storz J.F.* Hemoglobin–oxygen affinity in high-altitude vertebrates: is there evidence for an adaptive trend? // *J. Exper. Biol.* 2016. V. 219. P. 3190–3203.
5. *Igbokwea C.O., Aginab O.A., Okoyec C.N., Onojad R.I.* Haematological and serum biochemistry profile of the juvenile wild African giant rat (*Cricetomys gambianus*, Waterhouse — 1840) in Nsukka, South-Eastern Nigeria — a preliminary investigation // *J. Appl. Animal Res.* 2017. V. 45. № 1. P. 190–194.
6. *Siegel A., Walton R.M.* Hematology and biochemistry of small mammals // *Ferrets, Rabbits and Rodents*. Ed. Carpenter J.W. S. 1.: Elsevier Science, 2020. P. 569–582.
7. *Basak N., Norboo T., Mustak M.S., Thangaraj K.* Heterogeneity in hematological parameters of high and low altitude tibetan populations // *J. Blood Med.* 2021. V. 12. P. 287–298.
8. *Kizhina A.G., Kalinina S.N., Uzenbaeva L.B.* et al. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in rodentia species // *Russ. J. Theriol.* 2020. V. 19. № 2. P. 161–171.
9. *Шагров Л.Л., Шутский Н.А., Кашутин С.Л., Малаевская С.И.* Динамика гематологических показателей крови крыс после локального холодового повреждения // *Труды Карельского науч. центра РАН.* 2019. № 12. С. 86–92.
10. *Черешнев В.А., Юшков Б.Г., Климин В.Г., Лебедева Е.В.* Иммунофизиология. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 260 с.
11. *Wolke E.* Seasonal and age changes in leukocyte indices in shrews // *Acta Theriol.* 1981. V. 26. № 12. P. 219–229.
12. *Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А.* Сезонная изменчивость показателей системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) разного репродуктивно-го состояния // *Изв. РАН. Сер. биол.* 2007. № 1. С. 14–25.
13. *Тарахтий Э.А., Сумин М.Н., Давыдова Ю.А.* Изменчивость показателей “красной” крови ры-

- жей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в зависимости от сезона и репродуктивного состояния особей // Успехи соврем. биол. 2009. Т. 129. № 2. С. 191–197.
14. Емжушева М.М. Сравнительный анализ адаптивных реакций системы крови и интерьерных признаков дикоживущих и синантропных грызунов семейства Muridae к условиям гор центральной части Северного Кавказа: Автореф. дис... канд. биол. наук. ФГБОУ ВПО “Саратовский гос. ун-т им. Н.Г. Чернышевского”, 2013. 19 с.
 15. Боттаева З.Х., Темботова Ф.А., Емжушева М.М. и др. Влияние эколого-географических факторов в широтно-долготном градиенте на систему “красной” крови автохтона Кавказа – гудаурской полевки (*Chionomys gud*) // Экология. 2019. № 1. С. 30–39. [Bottaeva Z.Kh., Tembotova F.A., Emkuzheva M.M. et al. Effect of ecogeographic factors along latitudinal-longitudinal gradient on the red blood system of the caucasian snow vole (*Chionomys gud*), a species autochthonous to the Caucasus // Russ. J. Ecol. 2019. V. 50. № 1. P. 34–42.]
 16. Разумникова О.М., Шандаулов А.Х., Мажбич Б.И. Гемодинамика малого круга кровообращения и показатели крови у крыс при длительной высокогорной гипоксии // Бюлл. эксперимент. биол. и медицины. М.: Медицина, 1989. Т. CV11. № 5. С. 526–528.
 17. Wiger R. Seasonal and annual variations in the prevalence of blood parasites in cyclic species of small rodents in Norway with special reference to *Clethrionomys glareolus* // Ecography. 1979. V. 2. № 3. P. 169–175.
 18. Лазуткин А.Н., Ямборко А.В., Киселев С.В. Энергетические и иммунные показатели красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в условиях разной плотности популяции (бассейн р. Колымы) // Экология. 2016. № 6. С. 461–467.
 19. Udroui A. Sgura rates of erythropoiesis in mammals and their relationship with lifespan and hematopoietic stem cells aging // Biogerontology. 2019. № 20. P. 445–456.
 20. Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А. Параметры системы крови красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) разного репродуктивного состояния // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Нижний Тагил, 2012. Ч. 2. С. 254–257.
 21. Сведения Гидрометеоцентра. Висим. Архив погоды: “<https://www.pogodaiklimat.ru>”.
 22. Директива 2010.63.EU Европейского парламента и Совета Европейского Союза от 22 сентября 2020 года по охране животных, используемых в научных целях.
 23. Роговин В.В., Бут П.Г. Способ определения активности системы пероксидаза – эндогенный пероксид водорода в лейкоцитах крови на мазках: Патент РФ № 2022241 С1 от 30.10.1994 в регистрации государственных патентов.
 24. Kostelecka-Myrcha A. Regularities of variation of the haematological values characterizing the respiratory function of blood in mammals // Acta Theriol. 1973. V. 18. № 1. P. 1–56.
 25. Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А., Кинаяев И.А. Межгодовая изменчивость показателей системы крови флуктуирующей популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 6. С. 735–764.
 26. Тодоров Й. Клинические лабораторные исследования в педиатрии. София: Медицина и физкультура, 1966. Изд. 5-е. 1038 с.
 27. Галанцев В.П., Туманов И.Л. Эколого-физиологическая характеристика дыхательной функции крови и легочного дыхания грызунов // Вестник экологии. 1970. № 4. С. 47–51.
 28. Юшков Б.Г., Климин В.Г., Северин М.В. Система крови и экстремальные воздействия на организм. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 201 с.
 29. Тишевская Н.В., Геворкян Н.М., Козлова Н.И. Современный взгляд на роль Т-лимфоцитов в регуляции эритропоэза // Успехи соврем. биол. 2016. Т. 36. № 1. С. 81–95.
 30. Kostelecka-Myrcha A. Variation of morpho-physiological indices of blood in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. 1967. V. 12. № 13. P. 191–222.
 31. Аникеева Н.В. Влияние модификации мембраны эритроцитов на скорость высвобождения кислорода // Вопросы мед. химии. 1990. № 3. С. 59–60.
 32. Тарахтий Э.А., Мухачева С.В. Характеристика системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в градиенте хронического химического загрязнения среды // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 5. С. 1–11.
 33. Сафронов В.М. Адаптивные особенности терморегуляции поддержания энергетического баланса у мышевидных грызунов // Вестник Том. гос. ун-та. Биология. 2009. № 4 (8). С. 47–61.
 34. Ковальчук Л.А. Эколого-физиологические и биохимические основы адаптации лесных полевок (род *Clethrionomys*) // Экология. 1989. № 3. С. 87–89.
 35. Cline M.J., Berlin M.I. The reticulocyte count as an indicator of erythropoiesis. // Amer. J. of Clinical Pathology. 1963. V. 39. P. 121–128.
 36. Большакова Н.П. Эколого-физиологические и этологические характеристики популяций лесных полевок (род *Clethrionomys*) при совместном обитании: Автореф. дис... канд. биол. наук. Томск, 2010. 27 с.
 37. Dunaway P.B., Lewis L.L. Taxonomic relation of erythrocyte count, mean corpuscular volume and body-weight in mammals // Nature. 1965. V. 205. P. 481–484.
 38. Быкова Г.В., Гилева Э.А., Большаков В.Н. Кари-

- осистематика *Clethrionomys alticola* (Rodentia, Microtinae). Кариотипы и межпопуляционная хромосомная изменчивость *Cl. frater*, *Cl. glareolus*, *Cl. rufocanus* и *Cl. rutilus* // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 128 с.
39. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
40. Бородин А.В., Давыдова Ю.А., Фоминых М.А. Природный гибрид красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевок (Rodentia, Arvicolinae) на Среднем Урале // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 5. С. 634–640.
41. Жигальский О.А. Пространственно-временные взаимоотношения трех симпатрических видов полевок (Mammalia: Rodentia) на Южном Урале // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 6. С. 480–490.
42. Grigorkina E.B. Natural radioresistance as a criterion of species (as exemplified by Large Taxa of the order Rodentia) // Doklady Biological Sciences. 2002. V. 385. P. 371–373.

COMPARATIVE ANALYSIS OF BLOOD SYSTEM INDICATORS OF THREE SPECIES OF IMMATURE FOREST VOLES UNDER CONDITIONS OF LOW AUTUMN TEMPERATURES

E. A. Tarakhtii*

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

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

Abstract — Quantitative structural and functional indicators of the blood system were studied in immature autumn individuals of closely related species: bank, red, and red-gray voles (18, 11, and 9 individuals, respectively), constituting a reserve population in the autumn–winter period, to assess the adaptive response to low temperature conditions. Interspecies differences in the size of the diffusion surface and the degree of hemoglobinization of erythrocytes, typical for each species, have been identified. The three species of voles with a similar ability to carry oxygen per unit volume of blood have different mechanisms for providing tissues with oxygen. The identified differences in the responses of blood parameters (reticulocytes, erythrocyte indices, and leukocyte composition) reflect the physiological mechanism of maintaining hemoglobin concentration in the blood, being therefore of great importance in solving issues of homeostasis of the body in a changing environment. Based on a set of experimental data, groups of voles (taxonomy) corresponding to the classification of species were identified using discriminant analysis.

Keywords: erythrocytes, leukocytes, bone marrow and spleen cells, forest voles, late autumn

УДК 574.9:592

НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВООБИТАЮЩИХ ЭНХИТРЕИД (ANNELIDA, CLITELLATA, ENCHYTRAEIDAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. М. И. Дегтярев^а *, А. С. Зайцев^а, М. А. Данилова^а, Е. Ю. Звычайная^а,
Д. И. Коробушкин^а, Д. А. Медведев^а, Р. А. Сайфутдинов^а, К. Б. Гонгальский^а

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

*e-mail: degtyarevmi@gmail.com

Поступила в редакцию 11.09.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 02.11.2023 г.

Энхитреиды – одни из ключевых организмов в функционировании наземных экосистем, но, несмотря на это, фауна и население энхитреид европейской части России (ЕЧР) изучены довольно слабо. На основании собственных сборов на 193 участках на территории основных биомов ЕЧР в 2019–2023 гг. выявлены 74 вида энхитреид, входящих в 15 родов. Показано наличие тундрового, бореального, неморального и пустынного фаунистических комплексов энхитреид, а также группы полизональных видов. С фаунистической точки зрения на территории ЕЧР выделяется Кавказ, который населяет группа видов, более нигде в России не встречающихся. Анализ сообществ энхитреид в различных биомов ЕЧР на видовом уровне позволит более корректно оценивать их роль в детритных пищевых сетях и функционировании экосистем в целом.

Ключевые слова: почвенные беспозвоночные, Oligochaeta, фаунистические комплексы, зонобиомы, Восточно-Европейская равнина, Кавказ

DOI: 10.31857/S0367059724020077 EDN: DKLSEY

Энхитреиды (Enchytraeidae d’Udekem, 1855) – семейство небольших малощетинковых червей. Современная систематика энхитреид включает около 760 видов [1–3], и каждый год ученые описывают новые. Таксономия энхитреид изучается уже около 200 лет [4], но об их географическом распределении на настоящий момент известно недостаточно. Энхитреиды обитают на всех континентах, являясь, возможно, наиболее широко распространенными представителями класса Clitellata [5]. В почве можно встретить виды, входящие в 20 из 35 валидных родов энхитреид [3, 6]. В пределах ареала семейство изучено неоднородно: в некоторых странах фауна энхитреид описана досконально, и специалисты переходят к исследованию экологических и биогеографических особенностей представителей семейства [7], а в некоторых, включая и Россию, экология и биогеография почвенных энхитреид практически не изучены, а фауна описана лишь отрывочно [8].

Энхитреиды – одни из ключевых организмов в функционировании наземных экосистем [9, 10]. В настоящее время они представлены в моделях потока углерода через пищевую сеть как безликий объект с усредненными свойствами, одинаковый для всех типов экосистем [11, 12].

Анализ сообществ энхитреид в различных биомов европейской части России (ЕЧР) на видовом уровне позволит более корректно оценивать их роль в детритных пищевых сетях и функционировании наземных экосистем в целом [13].

Важным шагом в понимании распределения энхитреид различных биомов может стать выделение фаунистических комплексов. По В.В. Кучеру [14], фаунистический комплекс – это совокупность видов, распространенных только в определенной природной зоне или тех, которые имеют в ней оптимум ареала. В данной работе мы используем данное определение фаунистического комплекса, за исключением того, что оперируем вместо понятия “природные зоны” близким по значению понятием “зонобиомы” (“климатические зоны, соответствующие крупнейшим растительным единицам”) [15].

Цели нашего исследования – оценить структуру населения энхитреид основных зонобиомов ЕЧР: 1) изучить видовую структуру сообществ энхитреид в зонобиомов ЕЧР; 2) выявить виды энхитреид, характерные для этих зонобиомов; 3) описать зональные фаунистические комплексы энхитреид на территории ЕЧР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. На территории ЕЧР, включая северный макросклон Кавказа, почвенные пробы были отобраны на 193 участках (см. рис. 1). Участки расположены во всех зонобиомах ЕЧР: тундровом, бореальных лесов (таежном), гемибореальном (широколиственно-хвойных и мелколиственных подтаежных лесов), широколиственно-лесном (умеренных смешанных и широколиственных лесов, включая лесостепь), степном (умеренных степей и сообществ кустарников) и пустынном (опустыненных степей и северных пустынь). При этом были охвачены все региональные биомы ЕЧР (согласно карте “Биомы России” [16] и пояснительной записке к ней [17]). Более дробное деление зонобиомов на региональные биомы позволяет корректно использовать устоявшее-

ся представление о широтной зональности (так как границы равнинных биомов не выходят за границы природных зон), при этом делает возможным более пристальное изучение каждого регионального биома в отдельности. Пробы были отобраны не только в равнинных биомах ЕЧР, но и в оробิโอмах (горных биомах). Оробиомы формально не входят в состав зонобиомов, а группируются в так называемые оробиомы I порядка [17], среди которых на территории ЕЧР представлены бореальный и неморальный. Поскольку мы отбирали пробы лишь в нижних высотных поясах, растительность в которых совпадает с зональной (подробнее см. ниже), то мы включили оробиомы в классификацию, принятую для равнинных биомов. Общий список исследованных региональных биомов (далее – биомов) и зонобиомов, в которые они входят, а также количество участков исследований в ка-

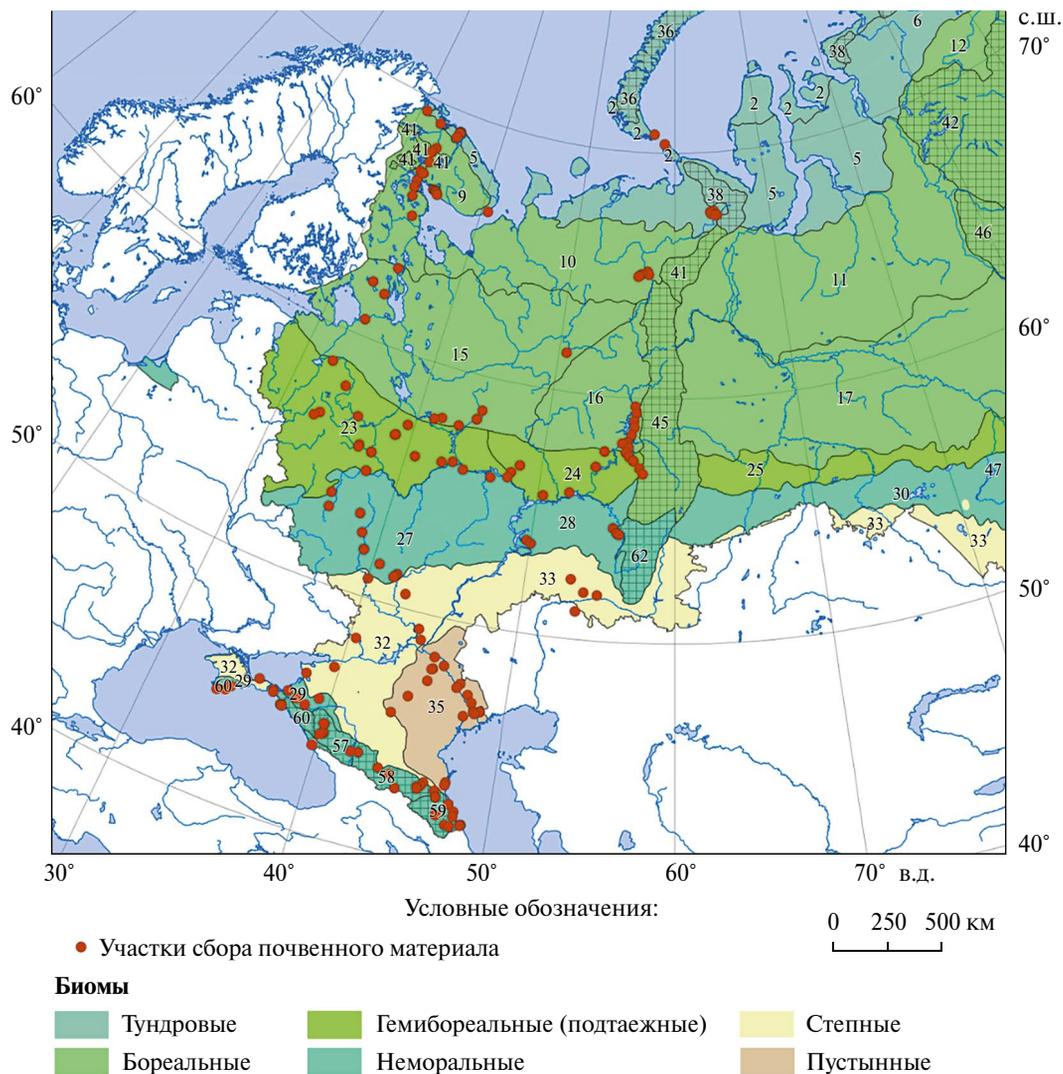


Рис. 1. Схема расположения участков отбора проб. Карта-основа – “Биомы России” [16].

ждом из биомов (в т.ч. пересчитанное на площадь территории каждого биома) приведены в табл. 1. В данной работе биомы будут фигурировать под номерами, указанными в таблице.

Нами использованы исключительно собственные данные, чтобы, во-первых, исключить проблему несопоставимости данных, полученных разными методами, а во-вторых, избежать

Таблица 1. Биомы европейской части России (согласно карте “Биомы России” [16]), в которых в рамках настоящего исследования были отобраны пробы почвы для последующей выгонки энхитреид

№ био-ма	Название биома	Зонобиом	Характер биома	Число участков отбора проб	Число участков отбора проб на 1000 км ²
1	Высокоарктический островной (полярно-пустынный)	Тундровый	Равнинный	3	0.045
2	Новоземельско-Ямало-Гыданский арктическо-тундровый	Тундровый	Равнинный	2	0.026
5	Кольско-Большеземельско-Тазовский гипоарктическо-тундровый	Тундровый	Равнинный	18	0.026
9	Кольско-Карельский гипоарктическо-таежный	Бореальных лесов	Равнинный	16	0.083
10	Мезенско-Печерский	Бореальных лесов	Равнинный	5	0.015
15	Прибалтийско-Ветлужский таежный	Бореальных лесов	Равнинный	12	0.017
16	Приуральский таежный	Бореальных лесов	Равнинный	9	0.039
23	Смоленско-Приволжский широколиственно-хвойных лесов	Гемибореальный	Равнинный	18	0.043
24	Вятско-Камский широколиственно-хвойных лесов	Гемибореальный	Равнинный	10	0.070
27	Днепровско-Приволжский широколиственных лесов и лесостепи	Широколиственно-лесной	Равнинный	13	0.029
28	Заволжский широколиственных лесов и лесостепи	Широколиственно-лесной	Равнинный	6	0.045
29	Крымско-Кавказский лесостепной	Широколиственно-лесной	Равнинный	6	0.231
32	Причерноморско-Предкавказский степной	Степной	Равнинный	9	0.025
33	Заволжско-Кулундинский степной	Степной	Равнинный	4	0.011
35	Прикаспийский пустынно-степной	Пустынный	Равнинный	19	0.103
41	Хибинско-Североуральский гипоарктическо-таежный	Бореальных лесов	Горный	3	0.057
57	Северо-Западно-Кавказский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов	Широколиственно-лесной	Горный	3	0.115
58	Эльбрусский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов	Широколиственно-лесной	Горный	9	0.233
59	Дагестанский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов	Широколиственно-лесной	Горный	17	0.645
60	Крымско-Новороссийский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов	Широколиственно-лесной	Горный	7	0.461
61	Сочинский (субтропический) хвойно-широколиственных и широколиственных лесов	Широколиственно-лесной	Горный	4	1.098

случайного попадания данных о нетипичных местообитаниях (см. далее).

Полевые методы. Материал для исследования был собран в 2019–2023 гг. В пределах каждого участка было отобрано от 3 до 5 почвенных проб металлическим буром диаметром 5 см на глубину до 15 см. Пробы внутри каждого равнинного биома брали исключительно на плакорах и приближенных к ним местообитаниях, чтобы исключить не только вертикально-поясной фактор, но и фактор мезорельефа, который оказывает на почвенную фауну существенное влияние [18]. Внутри каждого горного биома (оробиома) пробы были отобраны на участках с типичной растительностью в соответствии с легендой к карте “Биомы России” [16]. При этом приоритет был отдан зональным местообитаниям, соответствующим типичным для биома экосистемам [16]. Переувлажненные местообитания не исследовали, чтобы исключить занос в пробы амфибийных видов энхитреид. При полевой работе для каждого из исследованных участков было составлено краткое описание растительной ассоциации, а этикетка включала в себя также дату и точные географические координаты. Собранные образцы были доставлены в лабораторию, где хранились при температуре 4–10 °С до процедуры экстракции.

Лабораторные методы. Для экстракции энхитреид был использован метод Грефе [19], являющийся несколько упрощенной модификацией метода О’Коннора [20]. Инновация Грефе состоит в отказе от искусственного нагрева поверхности почвенного образца, но данный метод значимо не отличается по эффективности от метода О’Коннора [21].

Экстрагированные из почвы энхитреиды были определены до уровня вида по актуальному определителю [22]. Виды, описанные позже выхода определителя или отсутствующие в нем, были определены при помощи сравнения с оригинальным описанием. Таксономия приведена в соответствии с базой данных WoRMS [3].

В отдельных случаях (особи, несколько отличающиеся от литературных описаний присутствующих в базе данных NCBI GenBank видов; примерно 1% от всех экземпляров) для уточнения таксономической идентификации нами были использованы молекулярно-генетические методы: мы секвенировали митохондриальный ген первой субъединицы цитохром оксида-

зы (COI) и ядерный ген гистона H3 (H3). ДНК из тканей энхитреид была выделена с помощью набора реактивов “DIAtom™DNA Prep100” (“Изоген”, Россия) согласно рекомендациям производителя. Очищенный препарат ДНК был использован в качестве матрицы для проведения ПЦР в реакционной смеси (10 µл), содержащей 10–50 нг матрицы ДНК с универсальными праймерами для COI [23, 24]: LCO1490 5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3' и COI-E 5'-TATACTTCTGGGTGTCCGAAGAATCA-3', программа: 95°C – 5 мин, 35 циклов амплификации (95°C – 40 с, 45°C – 45 с, 72°C – 60 с) и 72°C – 8 мин [25], а также праймерами для H3 [26]: H3F 5'-ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC-3' и H3R 5'-ATATCCTTRGGCATKATRGTGAC-3', программа: 95°C – 5 мин, 35 циклов амплификации (95°C – 30 с, 50°C – 30 с, 72°C – 1 мин 30 с) и 72°C – 8 мин [25]. Длину полученных фрагментов оценивали в 1.5%-ном агарозном геле с бромистым этидием. Секвенирование ДНК осуществляли на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3500 DNA Analyzer в соответствии с рекомендациями производителя.

Редактирование последовательностей выполняли с помощью программ SeqMan Pro v. 7.1.0 [27] и BioEdit v. 5.0.9 [28]. Предварительный анализ полученных нуклеотидных последовательностей проводили с использованием онлайн ресурса BLAST в базе данных NCBI GenBank. Полученные последовательности сравнивали с последовательностями референтных типовых организмов.

Собранный таксономический материал превращен в базу данных и будет опубликован в ближайшее время [29].

Статистическая обработка. Координаты сбора почвенного материала в исследованных участках определяли при помощи мобильных приложений MAPS.ME версии 14.4.71543 [30] и Organic Maps [31]. Картографический анализ был проведен средствами программ Google Earth Pro (Google, версия 7.3.6) [32] и ArcGIS Pro (Esri, версия 3.1) [33].

Виды-доминанты были выделены на основании численного преобладания их представителей над представителями других видов в каждом конкретном биома (25% от всех экземпляров энхитреид и больше). Для сравнения степени изученности число участков исследования в каждом из биомов было поделено на площадь этого биома (взятую из [16]).

Чтобы с большей точностью понять, как численность конкретных видов энхитреид соотносится с фактором природной зональности, нами был использован основанный на корреляциях анализ методом главных компонент (РСА), популярный в экологии благодаря своей эффективности и тому, что он позволяет исследовать многофакторные наборы данных с количественными переменными [34]. Чтобы не допустить включения в характерную для какого-либо зонобиома фауну энхитреид видов, случайно обнаруженных в единственной точке, в качестве вспомогательных переменных мы использовали численность энхитреид (экз/м²) 29 видов, найденных в трех и более различных региональных биотомах. В качестве переменной анализа использована принадлежность к одному из шести зонобиотомов. Анализ был проведен в программе Statistica (TIBCO Software Inc., версия 13.5.0.17) [35].

Диаграммы и рисунки, полученные при помощи вышеуказанного программного обеспечения, были обработаны в программе Adobe Photoshop версии 23.5.4 [36] с полным сохранением всех оригинальных результатов и пропорций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе исследования на территории ЕЧР было обнаружено 74 вида энхитреид, входящих в 15 родов. Наиболее богаты видами роды *Fridericia* (28 видов), *Achaeta* (9 видов), *Enchytraeus* (8 видов) и *Henlea* (7 видов). На каждый биотом пришлось не менее двух участков отбора проб и не менее 0.011 участков отбора проб на 1000 км² (см. табл. 1).

Население энхитреид основных зонобиотомов.

К тундровому зонобиотому относятся биотомы 1, 2 и 5. В биотоме 1 обнаружены 4 вида энхитреид – *Cernosvitoviella* cf. *atrata*, *Henlea perpusilla*, *Marionina argentea* и *M. communis*. При этом представители вида *H. perpusilla* составляют 63% от всех обнаруженных в биотоме. В биотоме 2 обнаружены представители 5 видов энхитреид – *Enchytraeus buchholzi*, *Fridericia bulboides*, *F. callosa*, *H. heleotropha*, *H. perpusilla*. В структуре населения доминируют *E. buchholzi* (43%) и *F. callosa* (32%). Биотом 5 отличается наиболее разнообразной в тундровом зонобиотоме фауной энхитреид (12 видов). При этом на Кольском полуострове, в западной части биотома 5, численность *Cognettia sphagnetorum* s.l. составляет 83% от всех энхитреид, *C. glandulosa* s.l. – 3%, а *C. bisetosa* не встречается вовсе, тогда как в восточной части биотома, в Большеземельской тундре, *Cognettia sphagnetorum* s.l.

вообще не встречается, численность *C. glandulosa* s.l. составляет 44 %, а *C. bisetosa* – 27% всего населения энхитреид соответственно. *F. callosa* и *H. heleotropha* были обнаружены исключительно в тундровом зонобиотоме.

Бореальный (таежный) зонобиотом отличается большой однородностью населения энхитреид: в биотомах 9, 10, 15 и 41 численность *C. sphagnetorum* s.l. составляет 94, 99,5, 95 и 79% от общей численности энхитреид соответственно (18% в биотоме 41 приходится на *C. glandulosa* s.l.). При всей однородности населения в биотоме 15 найдено 13 различных видов энхитреид, в биотоме 9 – 9 видов, в биотомах 10 и 41 – 2 и 4 вида соответственно. Биотом 16 является исключением в общей картине – здесь доминирует *C. glandulosa* s.l. (45%), а *C. sphagnetorum* s.l. составляет всего 9% от общего населения энхитреид. Местами встречаются, по-видимому, более южные виды, севернее не обнаруженные: *Buchholzia appendiculata*, *Achaeta pannonica*, *Fridericia bisetosa*, *F. lacii* и т.д. Всего в биотоме 16 обнаружено 16 видов энхитреид.

Гемибореальный зонобиотом (подтайга) представляет собой широкую полосу территории, переходной в биогеографическом плане от бореальных к неморальным сообществам. Биотом 23 является наиболее богатым среди исследованных нами с точки зрения разнообразия энхитреид: здесь встречены 32 вида. Наибольшей численностью обладают *C. sphagnetorum* s.l. (34% всех энхитреид биотома), а 16% составляют *F. bisetosa*. В биотоме 24 встречено 26 видов энхитреид, из которых наибольшая численность характерна для *Fridericia schmelzi* (16%). Только в гемибореальном зонобиотоме найдены такие виды, как *Achaeta bibulba*, *A. camerani*, *F. connata*, *F. globuligera*, *Henlea glandulifera*, *Marionina* cf. *magnaglandulosa*, *M. vesiculata*, *Mesenchytraeus pelicensis*, *Oconnorella cambrensis*.

К широколиственно-лесному зонобиотому относятся биотомы 27, 28 и 29. В биотоме 27 были обнаружены представители 26 видов энхитреид, из которых наиболее многочисленны *Fridericia christeri* (32%) и *Enchytraeus buchholzi* (27%). В биотоме 28 найдены 17 видов, из них наиболее многочисленны *B. appendiculata* (37%) и *F. lacii* (27%). Биотом 29 обладает наиболее бедной фауной из равнинных неморальных биотомов – всего 7 видов: *Enchytraeus dictyotus*, *Enchytronia parva* s.l., *Fridericia bisetosa*, *F. bulboides*, *F. galba*, *F. ratzeli* s.l., *Henlea ventriculosa*. Ни один из этих видов

нельзя выделить в качестве доминанта. Только в равнинных биомах, относящихся к широколиственно-лесному зонобиому, были найдены *Enchytraeus bulbosus*, *E. coronatus*, *F. maculatiformis*, *H. jutlandica*.

Неморальные оробиомы 57, 58, 59, 60 и 61 расположены на территории Крымско-Кавказской горной страны. Фауна энхитреид здесь разнообразна – от 10 видов в биоме 57 до 20 видов в субтропическом биоме 61. В биомах 58 и 59 доминирует *Enchytraeus buchholzi* (53% и 50% от общей численности соответственно), в остальных неморальных оробиомах невозможно выделить виды-доминанты. Исключительно в неморальных оробиомах можно найти два описанных недавно вида – *Fridericia gongalskyi* и *F. samurai*, а также *A. affinis*, *B. simplex*, *H. cf. montana*, *F. cusanica*, *F. cf. ilvana*, *F. isseli*, *F. parthalassia*, *F. cf. ulrikae*, *F. cf. sylvatica*.

К степному зонобиому относятся исследованные нами биомы 32 и 33. В обоих биомах было найдено по 9 видов энхитреид; в биоме 32 наиболее многочисленна *F. bulboides* (46%), в биоме 33 – *E. buchholzi* (32%). В единственном на территории ЕЧР пустынном биоме 35 обитает единственный вид почвообитающих энхитреид *Enchytraeus dichaeetus*.

Зональные фаунистические комплексы энхитреид. По результатам анализа методом главных компонент (см. рис. 2) можно выделить виды, составляющие бореальный фаунистический комплекс, – это *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. К видам широколиственно-лесного (неморального) фаунистического комплекса можно отнести *F. isseli*, *Achaeta eiseni*, *A. pannonica*, *Buchholzia appendiculata*, *Enchytraeus norvegicus*, *Fridericia christeri*, *F. galba*, *F. laci*, *F. perrieri*, *F. ratzeli* s.l., *Marionina communis*, *Stercutus niveus*.

Два обозначенных выше зональных фаунистических комплекса находят подтверждение при рассмотрении фауны энхитреид отдельных биомов, относящихся к бореальному (таежному) и широколиственно-лесному зонобиомам: *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. доминируют в биомах бореального зонобиомы, а *F. christeri*, *F. laci* и *B. appendiculata* – в различных биомах широколиственно-лесного зонобиомы. *F. isseli* не выходит за пределы широколиственно-лесного зонобиомы, *A. eiseni*, *F. galba* и *S. niveus* – за пределы широколиственно-лесного и гемибореального зонобиомы.

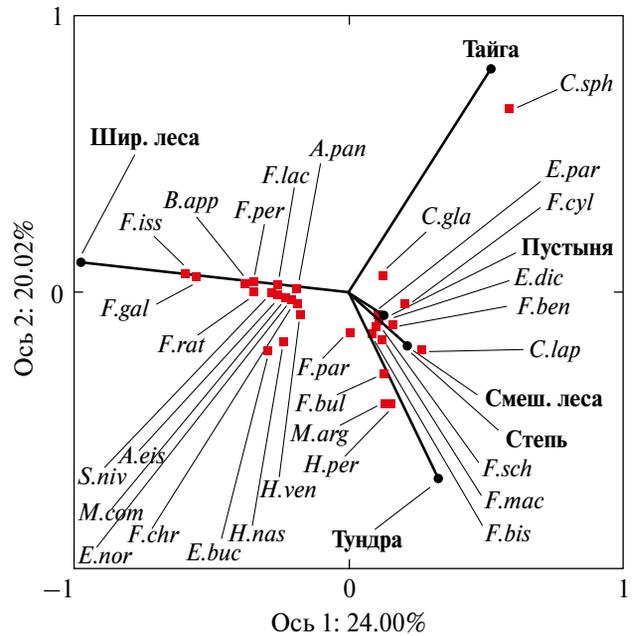


Рис. 2. Ординационная диаграмма анализа методом главных компонент (PCA). Черные круги – факторы зонобиомов, красные квадраты – факторы различных видов. Список сокращений: *A. eis* – *Achaeta eiseni*, *A.pan* – *A. pannonica*, *B.app* – *Buchholzia appendiculata*, *C.gla* – *Cognettia glandulosa* s.l., *C.lap* – *C. lapponica*, *C.sph* – *C. sphagnetorum* s.l., *E.buc* – *Enchytraeus buchholzi* s.l., *E.dic* – *E. dichaeetus*, *E.nor* – *E. norvegicus*, *E.par* – *Enchytronia parva* s.l., *F.ben* – *Fridericia benti*, *F.bis* – *F. bisetosa*, *F.bul* – *F. bulboides*, *F.cyl* – *F. cylindrica*, *F.chr* – *F. christeri*, *F.gal* – *F. galba*, *F.iss* – *F. isseli*, *F.lac* – *F. laci*, *F.mac* – *F. maculata* s.l., *F.par* – *F. paroniana*, *F.per* – *F. perrieri*, *F.rat* – *F. ratzeli* s.l., *F.sch* – *F. schmelzi*, *H.nas* – *Henlea nasuta*, *H.per* – *H. perpusilla*, *H.ven* – *H. ventriculosa*, *M.arg* – *Marionina argentea*, *M.com* – *M. communis*, *S.niv* – *Stercutus niveus*. Тундра – тундровый зонобиом, Тайга – зонобиом бореальных лесов, Смеш. леса – гемибореальный зонобиом, Шир. леса – широколиственно-лесной зонобиом, Степь – степной зонобиом, Пустыня – пустынный зонобиом.

Факторы остальных зонобиомов (тундрового, гемибореального, степного, пустынного) расположены на рис. 2 слишком близко и не могут быть четко разделены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами выделены два зональных фаунистических комплекса энхитреид – бореальный и неморальный. Говоря о возможном пустынном комплексе энхитреид, стоит отметить *Enchytraeus dichaeetus* – единственный вид, обитающий в пустынном зонобиоме. Несмотря на то, что *E. dichaeetus* встречается и в иных зонобиомах, он не был найден севернее гемибореального зонобиомы, где его численность низка, и, по-видимому, именно в пустынном зонобиоме находится оптимум его ареала. Единственный

арктический вид из рода *Fridericia* — *F. callosa* [37, 38] — может считаться элементом особой, тундровой фауны энхитреид, хотя в тундрах ЕЧР, видимо, находится лишь западная граница его ареала, чем и обусловлено малое число находок в ходе настоящего исследования. Целую группу видов энхитреид можно благодаря распространению во множестве зонобиомов считать полизональными: это встречающиеся от тундр до степей *Enchytraeus buchholzi* s.l., *Fridericia bulboides* и *Henlea perpusilla*, а также найденные в зонобиомах от бореального до степного *Fridericia bisetosa* и *Henlea ventriculosa*.

Обращают на себя внимание радикальные различия в фауне и населении энхитреид западных и восточных региональных биомов, находящихся в одном и том же зонобиоме (биомы 9, 10, 15 против биома 16; биом 23 против биома 24; биом 28 против биома 29). Возможно, это проявление долгого градиента континентальности, увеличивающейся с запада на восток, но мы также можем предположить, что так в современном распределении фауны и населения энхитреид проявляются последствия четвертичных оледенений, уничтоживших энхитреид на большей части Русской равнины (биомы 16, 24, 29 находятся на территории Уральского рефугиума) и открывших дорогу для вселения новых видов с территории Западной Европы (сходная картина наблюдается у дождевых червей [39]). Чтобы доказать это предположение, необходимы дальнейшие исследования с увеличением количества участков.

Наиболее многочисленна фауна энхитреид гемибореального зонобиома. Отчасти это можно объяснить разнообразием представленных здесь местообитаний [40].

С фаунистической точки зрения на территории ЕЧР выделяется Кавказ, который населяет группа видов, более нигде в России не встречающихся (*A. affinis*, *B. simplex*, *H. cf. montana*, *F. gongalskyi*, *F. cusanica*, *F. cf. ilvana*, *F. isseli*, *F. parthalassia*, *F. samurai*, *F. cf. ulrikae*, *F. cf. sylvatica*). Своеобразие фауны Кавказа показано для многих групп почвенных животных [39, 41], и полученные нами данные укладываются в эту закономерность. Отнесенный в данной работе к широколиственно-лесному фаунистическому комплексу *Fridericia isseli*, вероятно, является средиземноморским элементом в фауне энхитреид России [42]. Скорее всего, список видов, обнаруженных в оробиомах Кавказа, будет в дальней-

шем пополняться, потому что кавказские особи некоторых видов достаточно сильно отличаются от оригинальных описаний (см. [42, 43]), а в биоме 61 было найдено множество ювенильных энхитреид рода *Fridericia*, которые потенциально принадлежат к видам, еще не отмеченным на территории России.

Необходимо отметить, что одни биомы более изучены нами, чем другие (см. табл. 1). Наибольшая плотность участков исследования пришлось на оробиомы Кавказа и прилегающие зонобиомы, поскольку они обладают небольшой территорией. Северные зонобиомы были изучены нами достаточно равномерно: с одной стороны, на каждый зонобиом пришлось не менее двух точек исследования, с другой — более полное изучение зонобиомов, безусловно, добавит в списки их фаун новые виды энхитреид.

Среди специалистов по морфологии и таксономии энхитреид общепризнано, что *Cognettia* — бореальный род энхитреид, однако непосредственно в научной литературе этот факт не зафиксирован. J. Römcke [44] относит *C. sphagnetorum* к “видам с очень широким географическим и экологическим диапазоном, обитающим во всех климатических зонах от Арктики до Средиземноморья”, хотя из карты находок, приведенной в вышеупомянутой статье, этого не следует, так как наиболее южные находки *C. sphagnetorum* сделаны севернее зоны средиземноморской растительности (см. [44, fig. 1] и [45]). Доминирование *C. sphagnetorum* (80–90% от общей численности) отмечено в бореальной части Европы [46]. С. Мартинссон [47] упоминает, что особенно высокой численности виды рода *Cognettia* достигают в бореальных лесах. Результаты нашей работы подтверждают то, что *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. — элементы бореальной фауны, встречающиеся на территории ЕЧР от северной тайги до смешанных лесов (биомы 23 и 24). Недавно *C. sphagnetorum* и *C. glandulosa* претерпели таксономические изменения, будучи разделенными на несколько новых трудно различимых морфологически видов при помощи молекулярно-генетических методов [47]. Дальнейшие исследования могут показать, какую роль различные криптические виды энхитреид рода *Cognettia* играют в экосистемах ЕЧР.

Судя по полученным нами данным, показывающим разительные отличия между фаунами энхитреид различных зонобиомов и указывающим на наличие нескольких зональных фаунистиче-

ских комплексов энхитреид, широтная зональность — один из ключевых факторов географического распределения видов энхитреид ЕЧР. Настоящая работа является лишь первым шагом в раскрытии закономерностей пространственного распределения почвообитающих энхитреид ЕЧР, и дальнейшие исследования должны пролить свет на многие нерешенные вопросы.

Авторы благодарят за помощь в выгонке проб А. Горбунову, Р. Оболенского и А. Попову, за построение карты А. Терскую, а также выражают признательность всем коллегам, которые помогли в отборе проб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена при поддержке Российского научного фонда (грант №21-14-00227).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол №82 от 11.12.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Schmelz R., Collado R.* An updated checklist of currently accepted species of Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) // *Landbauforschung – Vti Agriculture and Forestry Research*. 2012. Sp. Issue. V. 357. P. 67–88.
2. *Schmelz R., Collado R.* Checklist of taxa of Enchytraeidae (Oligochaeta): an update // *Soil Organisms*. 2015. V. 87. P. 149–153.
3. *Timm T., Erséus C.* World List of Marine Oligochaeta. Enchytraeidae *Vejdovský, 1879*. World Register of Marine Species, 2023. <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=2038>. [Accessed on: 2023-08-27].
4. *Chen J., Jiang W., Shen Q., Xie J.* Systematics of the Enchytraeidae (Annelida, Clitellata): past, present and future // *Acta Ecologica Sinica*. 2015. V. 35. P. 1–15. <https://doi.org/10.5846/stxb201306081470>
5. *Erséus C.* Phylogeny of oligochaetous Clitellata // *Hydrobiologia*. 2005. V. 535(536). P. 357–372.
6. *Coleman D.C., Callaham J.M.A., Crossley J.D.A.* Secondary production: activities of heterotrophic organisms — the soil fauna // *Fundamentals of Soil Ecology*, London: Acad. Press, 2018. P. 47–76. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805251-8.00003-X>
7. *Beylich A., Graefe U.* Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities // *Wetlands in Central Europe. Soil Organisms, Soil Ecological Processes and Trace Gas Emissions* / Eds. Broll G., Merbach W., Pfeifer E.-M. Berlin: Springer, 2020. P. 1–10.
8. *Degtyarev M.I., Lebedev I.M., Kuznetsova K.G., Gongalsky K.B.* A history of study and new records of terrestrial enchytraeids (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) from the Russian Far East // *ZooKeys*. 2020. V. 955. P. 79–96. <https://doi.org/10.3897/zookeys.955.53106>
9. *Didden W.A.M.* Population ecology and functioning of Enchytraeidae in some arable farming systems. Ph. D. Thesis, Wageningen: Agricultural University. 1991.
10. *Potapov A.M., Beaulieu F., Birkhofer K.* et al. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2022. V. 97. P. 1057–1117. <https://doi.org/10.1111/brv.12832>
11. *De Vries F.T., Thébaud E., Liiri M.* et al. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. V. 110. P. 14296–14301.
12. *Gongalsky K.B., Zaitsev A.S., Korobushkin D.I.* et al. Forest fire induces short-term shifts in soil food webs with consequences for carbon cycling // *Ecology Letters*. 2021. V. 24. P. 438–450. <https://doi.org/10.1111/ele.13657>
13. *Degtyarev M.I., Korobushkin D.I., Gongalsky K.B., Zaitsev A.S.* Enchytraeid Community (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) and Its Dependence on Edaphic Conditions in Rice Agroecosystems in Russia // *Russ. J. of Ecology*. 2019. V. 50. № 4. P. 384–390.
14. *Кучерук В.В.* Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // *География населения наземных животных и методы его изучения* / Ред. Формозов А.Н. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 312 с.
15. *Walter H., Box E.* Global classification of natural terrestrial ecosystems // *Plant Ecol*. 1976. V. 32. P. 75–81. <https://doi.org/10.1007/BF02111901>
16. *Биомы России. Масштаб 1:7500000.* Гл. ред. Г.Н. Огуреева. М.: ООО “Финансовый и организационный консалтинг”, 2015.
17. *Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Микляева И.М.* и др. Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы. М.: ФГБУ “ИГКЭ”, 2020. 620 с.
18. *Гуляров М.С.* Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с.
19. *Graefe U.* Eine einfache Methode der Extraktion von Enchytraeiden aus Bodenproben // *Protokoll des Workshops zu Methoden der Mesofaerfassung* / Ed. Koehler H. Bremen, 1984.

20. O'Connor F.B. Extraction of enchytraeid worms from a coniferous forest soil // *Nature* (London). 1955. V. 175. P. 815–816.
21. Kobetičová K., Schlaghamerský J. On the efficiency of three schemes of enchytraeid wet funnel extraction // *Newsletter on Enchytraeidae*. 2023. V. 8. P. 25–31.
22. Schmelz R.M., Collado R. A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta) // *Soil Organisms*. 2010. V. 82. P. 1–176.
23. Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 1994. V. 3. P. 294–299.
24. Bely A.E., Wray G.A. Molecular phylogeny of naidid worms (Annelida: Clitellata) based on cytochrome oxidase I // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. V. 30. P. 50–63.
25. Klinth M.J., Martinsson S., Erséus C. Phylogeny and species delimitation of North European Lumbricillus (Clitellata, Enchytraeidae) // *Zoologica Scripta*. 2017. V. 46. P. 96–110.
26. Brown S., Rouse G., Hutchings P., Colgan D. Assessing the usefulness of histone H3, U2 snRNA and 28S rDNA in analyses of polychaete relationships // *Australian Journal of Zoology*. 1999. V. 47. P. 499–516.
27. SeqMan Pro (version. 7.1.0), 2000. <https://www.dnastar.com/>. Cited September 08, 2023.
28. BioEdit (version 5.0.9), 1997. <https://bioedit.software.informer.com/5.0/>. Cited September 08, 2023.
29. Degtyarev M.I., Saifutdinov R.A., Korobushkin D.I. et al. Taxonomic diversity and abundance of Enchytraeids (Annelida: Clitellata) in the Northern Palaearctic. 2. European part // *Biodiversity Data Journal* (submitted).
30. MAPS.ME (version 14.4.71543), 2023. <https://maps.me/>. Cited September 08, 2023.
31. Organic Maps (version 2.0), 2023. <https://organicmaps.app/>. Cited September 08, 2023.
32. Google Earth Pro (version 7.3.6), 2023. <https://www.google.com/intl/ru/earth/>. Cited September 08, 2023.
33. ArcGIS Pro (version 3.1), 2023. <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview/>. Cited September 08, 2023.
34. Janžekovič F., Novak T. PCA – a powerful method for analyze ecological niches // *Principal Component Analysis – Multidisciplinary Applications* / Ed. Sanguansat P. Rijeka: InTech, 2012. P. 127–142.
35. TIBCO Statistica (version 13.5.0.17) TIBCO Software Inc., 2018. <http://www.tibco.com/>. Cited September 08, 2023.
36. Adobe Photoshop (version 23.5.4), 2022. <https://www.adobe.com/ru/products/photoshop.html>. Cited September 08, 2023.
37. Christensen B., Dózsa-Farkas K. The enchytraeid fauna of the Palearctic tundra (Oligochaeta, Enchytraeidae) // *Biologiske Skrifter Dan Vid Selsk*. 1999. V. 52. P. 1–37.
38. Schmelz R.M. Taxonomy of *Fridericia* (Oligochaeta, Enchytraeidae). Revision of species with morphological and biochemical methods // *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*. 2023. V. 38. P. 1–415.
39. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР (с определительными таблицами). М.: Наука, 1979. 273 с.
40. Petrokas R., Ibang D.-A., Manton M. Deep Ecology, Biodiversity and Assisted Natural Regeneration of European Hemiboreal Forests // *Diversity*. 2022. V. 14. № 10. P. 892. <https://doi.org/10.3390/d14100892>
41. Antić D., Makarov S. The Caucasus as a major hotspot of biodiversity: Evidence from the millipede family Anthroleucosomatidae (Diplopoda, Chordeumatida) // *Zootaxa*. 2016. V. 4211. P. 1–205.
42. Degtyarev M.I., Lebedev I.M., Kuznetsova K.G. et al. Enchytraeidae (Annelida: Oligochaeta) from Eastern Dagestan, Russia, with the description of a new species // *Zootaxa*. 2022. V. 5094. P. 331–340.
43. Degtyarev M.I., Medvedev D.A., Zvychnayaya E.Y., Korobushkin D.I. Enchytraeidae (Annelida: Oligochaeta) from the North-Western Caucasus, Russia, with the Description of *Fridericia gongalskyi* sp. nov. // *Diversity*. 2023. V. 15(1). P. 106.
44. Römbke J. Contribution to the biogeography of some species of terrestrial Enchytraeidae (Oligochaeta: Annelida) // *Soil. Biol. Biochem*. 1992. V. 24. № 12. P. 1283–1290.
45. Bohn U., Gollub G. The use and application of the map of the natural vegetation of Europe with particular reference to Germany // *Biology and Environment, Proceedings of the Royal Irish Academy*. 2006. V. 106B (3). P. 199–213.
46. Huhta V., Persson T., Setälä H. Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests // *Applied Soil Ecology*. 1998. V. 10. № 3. P. 277–288. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00126-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00126-7)
47. Martinsson S. A morphology-based identification key to the *Cognettia* species of the world (Clitellata: Enchytraeidae) // *Soil Organisms*. 2019. V. 91. P. 37–47. <https://doi.org/10.25674/so91103>

COMMUNITIES OF SOIL-LIVING ENCHYTRAEIDS (ANNELIDA, CLITELLATA, ENCHYTRAEIDAE) OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA**M. I. Degtyarev^{1,*}, A. S. Zaitsev¹, M. A. Danilova¹, E. Yu. Zvychnaya¹, D. I. Korobushkin¹,
D. A. Medvedev¹, R. A. Saifutdinov¹, K. B. Gongalsky¹***¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 111907, Russia***e-mail: degtyarevmi@gmail.com*

Abstract — Enchytraeids are key organisms in the functioning of terrestrial ecosystems, but despite this, the fauna and population of enchytraeids of the European part of Russia (ER) have been studied rather poorly. Based on our own collections from 193 sites across the main biomes of the ER from 2019 to 2023, 74 species of enchytraeids belonging to 15 genera were identified. The presence of tundra, boreal, nemoral and desert faunal complexes of enchytraeids, as well as a group of polyzonal species, was shown. From a faunal perspective, the Caucasus, which is inhabited by a group of species that are not found anywhere else in Russia, stands out within the ER. Analysis of enchytraeid communities in various biomes of the ER at the species level will allow for a more correct assessment of their role in detrital food webs and the functioning of ecosystems overall.

Keywords: soil invertebrates, Oligochaeta, faunal complexes, zonobiomes, East European Plain, Caucasus

УДК 574.583

СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ОЗЕР БАННОЕ (СОЛОВЕЦКИЙ АРХИПЕЛАГ) И ХОЛМОВСКОЕ (БАССЕЙН РЕКИ СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ)

© 2024 г. А. П. Новоселов^а, *, Е. Н. Имант^а, Г. А. Дворянкин^а, Н. Ю. Матвеев^а^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН, Россия, 163020, Архангельск, просп. Никольский, 20

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

Поступила в редакцию 09.11.2023 г.

После доработки 28.11.2023 г.

Принята к публикации 02.12.2023 г.

Ключевые слова: зоопланктон, озера, Архангельская область, видовое разнообразие, биоиндикация, трофический статус озер

DOI: 10.31857/S0367059724020084 EDN: DKFHOW

Усиливающееся влияние человека на водные экосистемы привело к значительному снижению биоразнообразия. Изучение экологических последствий этого влияния и оценка реакции разных организмов на загрязнение являются определяющими в экологии [1]. В условиях разнотипного антропогенного воздействия при мониторинге состояния пресноводных экосистем используют показатели зоопланктона [2–5]. По состоянию его сообществ можно оценить влияние процессов, происходящих на водосборе [6], степень различных форм загрязнения, включая антропогенную эвтрофикацию [7]. В этой связи значительный интерес представляет рассмотрение сообществ зоопланктона островного и материкового озер различного происхождения, но находящихся в условиях схожего антропогенного воздействия и имеющих хозяйственное значение для региона.

Цель работы – сравнительный анализ зоопланктонных сообществ озер, располагающихся на островной территории Соловецкого архипелага (оз. Банное) и на материковой части бассейна р. Северной Двины (оз. Холмовское) Архангельской области, находящихся в условиях сходной антропогенной нагрузки.

Озеро Банное расположено на территории пос. Соловецкий и относится к категории очень малых водоемов по средней глубине [8]. На его берегу в XVII–XVIII вв. располагались монастырское предприятие по переработке кож и банное хозяйство монастыря. С 80-х годов XX в. здесь функционирует Соловецкий филиал

Архангельского опытного водорослевого комбината. Систематические исследования зоопланктона оз. Банное проводились в 60-х годах XX в. Карельским отделением ГосНИОРХ (СевНИОРХ) [11].

Озеро Холмовское (бассейн р. Северной Двины) находится в Приморском районе Архангельской области. По классификации С.П. Китаева [8] оно относится к категории средних водоемов. Озеро используется как источник питьевого водоснабжения и для хозяйственно-бытовых нужд. На режим водоема влияет находящееся на его акватории форелевое хозяйство. Как известно, дополнительное поступление биогенных элементов в водоем (главным образом органических соединений N, P, C) влечет за собой снижение прозрачности воды, ухудшение кислородного режима, увеличение биомассы и первичной продукции фитопланктона, а также других начальных звеньев трофической цепи; возникают новые ассоциации перифитона, отмечается ежегодное цветение сине-зеленых водорослей, что ведет к заиливанию дна, засорению подземных источников, питающих озеро, и, как итог, снижению водообмена [9, 10].

Исследования проводили в июне – июле 2022 г. на одном разрезе в оз. Банное и четырех разрезах в оз. Холмовское. Всего отобрано и проанализировано 14 зоопланктонных проб. Их отбирали с поверхностного горизонта путем процеживания 100 л воды через планктонную сеть с размером ячеи 0.072 мм, последующей их фиксацией

4%-ным раствором формальдегида в соответствии с руководством [12]. Численность зоопланктона пересчитывали на 1 м³; биомассу вычисляли с использованием размерно-весовых зависимостей [13]; видовую принадлежность беспозвоночных устанавливали при помощи определителей [14–16]. Сообщества зоопланктона характеризовали по видовому и таксономическому составу, числу видов, численности (*N*) и биомассе (*B*). Доминантные виды выделяли по относительной численности при нижнем уровне доминирования не менее 10%. Рассчитывали индексы видового сходства Чекановского – Сьеренсена, видового разнообразия Шеннона по численности и биомассе (H_N, H_B), сапробности по методу Пантле-Букка в

модификации Сладечека [12, 17, 18]. Экологические группы организмов по способу передвижения и захвата пищи определяли по [6].

Список коловраток и низших ракообразных в озерах насчитывает 29 видов из 20 родов и 10 семейств. Наибольшее число видов отмечено в подклассе Copepoda (см. табл. 1).

Основной фон зоопланктона оз. Банное по качественному составу кладоцерный. Зоопланктон озера в летний период был бедный по видовому составу – идентифицировано 11 видов, из них 5 относились к семейству Daphniidae надотряда Cladocera. В зоопланктоне оз. Холмовское

Таблица 1. Таксономический состав и экологическая характеристика зоопланктона в озерах

Таксон	Распространение, экотип, троф. группа, зона и индекс сапробности	Озеро		Таксон	Распространение, экотип, троф. группа, зона и индекс сапробности	Озеро	
		Банное	Холмовское			Банное	Холмовское
	Тип Rotifera						
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	К, Пл, Хв-вс, β-о – 1.55	–	+	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	Пл, о – 1.4	–	+
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	К, Пл, Хв-вс, о – 1.0	–	+	Подкласс Copepoda			
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	П, Пл, В, о-β – 1.25	–	+	<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	П, М, Хв, β-о – 1.85	–	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	К, Пл, В, β-о – 1.5	–	+	<i>Acanthocyclops</i> sp.		–	+
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	Пл, Хв-вс, о – 1.0	+	+	<i>Cyclops scutifer</i> Sars G.O., 1863	П, Пл, Хв	–	+
	Надотряд Cladocera			<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	П, М, Хв, β-α – 2.25	–	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	К, Пл, Ф, β-о – 1.75	–	+	<i>Cyclops</i> sp.		–	+
<i>Bosmina (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	К, Пл, Ф, о – 0.95	–	+	<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	К, М, Хв, о – 1.15	–	+
<i>B. (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	К, Пл, Ф, о-β – 1.55	+	+	<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars G.O., 1863)	К, М, С, о-β – 1.4	–	+
<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard, 1894	П, Ф, о-β – 1.5	+	–	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	К, П, Хв, β-о – 1.65	–	+
<i>C. pulchella</i> G.O. Sars, 1862	Ф, о-β – 1.4	+	–	<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	К, М, Хв, о-β – 1.25	+	+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	К, Ф, о – 1.15	+	–	<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	П, М, о – 1.25	–	+
<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> G.O. Sars, 1862	П, Пл, Ф, β-о – 1.75	+	+	<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars G.O., 1863)	К, Пл, Хв, о-β – 1.3	–	+
<i>D. (D.) cristata</i> G.O. Sars, 1862	П, Пл, Ф	–	+	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars G.O., 1863)	П, Пл, Ф, о-β – 1.25	+	+
<i>D. (D.) longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	К, Пл, Ф, β – 2.0	+	+	<i>Hetercope appendiculata</i> Sars G.O., 1863	П, Пл, Ф	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	П, Пл, Ф, о-β – 1.3	+	–				

Примечание. Распространение: К – космополит, П – палеаркт, Г – голаркт; экотип: Пл – планктонный, М – мейобентосный; трофическая группа: С – собиратели, Ф – фильтраторы, Хв – хвататели, Хв-вс – хвататели-всасыватели, В – вертикаторы [6, 14–17].

преобладали Соперода – в нем было 25 видов, из которых 11 относились к семейству Cyclopidae. При оценке сходства по качественным признакам состава зоопланктона двух озер значение индекса Чекановского – Серенсена составляло 0.28, т. е. сходство двух исследованных водоемов было низким.

В обоих озерах преобладали планктонные формы (58.6%). Наибольшее число видов (44.8%) являлись космополитами. Индикаторные виды составили 82.8% от общего числа и были показателями олигосапробной и переходных α - β -, β - α -мезосапробных зон. При делении гидробионтов на основании объединенных трофических и топических классификаций [6] выяснилось, что в зоопланктоне озер преобладают организмы, которые добывают пищу в толще воды. По способу питания и перемещению в пространстве доминировали плавающие фильтраторы, представленные преимущественно видами *Ceriodaphnia dubia*, *Bosmina longirostris* в оз. Банное и *Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia cristata* в оз. Холмовское. Во всех пробах из оз. Банное преобладали ветвистоусые ракообразные, в оз. Холмовское представленность ветвистоусых и веслоногих ракообразных была близкой.

В период исследований зоопланктон оз. Банное характеризовался слабым развитием: его средняя численность составляла 24 тыс. экз/м³, биомасса – 354 мг/м³ (см. табл. 2). Индексы видового разнообразия, рассчитанные по численности и биомассе, были низкими, что указывает на нестабильные условия [6, 19]. В оз. Холмовское численность и биомасса были больше в 2–3 раза, чем в оз. Банное (см. табл. 2). Значительными были и амплитуды колебаний этих параметров: численность изменялась в пределах от 16 до 163 тыс. экз/м³, биомасса – от 342 до 3362 мг/м³. Относительно высокие значения индекса видового разнообразия в оз. Холмовское характеризуют сообщества как сложно организованные [19].

Сапробиологический анализ по индикаторным видам показал, что в оз. Банное β -мезосапробный уровень отмечался на всех станциях отбора проб. Индекс сапробности в оз. Холмовское изменялся от 1.25 до 1.57, что соответствует I–II классам качества вод или олиго- β -мезосапробному уровню (см. табл. 2). В целом воды оз. Банное характеризовались как слабо загрязненные, в оз. Холмовское – как условно чистые. На наш взгляд, имеется достаточно хорошо выраженная

связь между морфометрическими особенностями водоемов и процессами самоочищения внутри них.

Таким образом, установлены различия в зоопланктонных сообществах озер, располагающихся на островной территории Соловецкого архипелага и материковой части бассейна р. Северной Двины, находящихся в условиях достаточно сильной антропогенной нагрузки. Зоопланктон оз. Банное был представлен относительно малым числом видов (11) и характеризовался слабым количественным развитием. Основной фон зоопланктона как по качественному, так и количественному составу – кладоцерный, с преобладанием в трофической структуре первичных фильтраторов, добывающих пищу в толще воды. Зоопланктон оз. Холмовское характеризовался относительно большим числом видов и довольно высокими значениями индекса Шеннона.

Ракообразные в планктоне озер занимали доминирующее положение над коловратками; в общей биомассе зоопланктона оз. Банное последние составляли менее 0.10%, в оз. Холмовское – 10.54%. Преобладание в зоопланктоне озер ветвистоусых ракообразных обуславливает его высокую кормовую ценность.

Продуктивность зоопланктона в оз. Холмовское оказалась значительно выше, чем в оз. Банное. Согласно рыбохозяйственной классификации [20], уровень развития зоопланктона в

Таблица 2. Показатели структуры и разнообразия зоопланктона в двух озерах (приведены минимальные и максимальные значения показателей, а также ошибка средней арифметической)

Показатели	Озеро	
	Банное	Холмовское
Соотношение видов		
Rotifera:	1:7:3	5:7:13
Cladocera:		
Соперода		
Численность (N), экз/м ³	23755 ± 2685 (21070–26440)	43165 ± 11548 (15680–162940)
Биомасса (B), мг/м ³	354.39 ± 35.74 (318.65–390.14)	1128.92 ± 256.18 (342.31–3361.71)
Индекс Шеннона (H_N), бит/экз	1.31 ± 0.15	2.85 ± 0.15
Индекс Шеннона (H_B), бит/мг	1.30 ± 0.19	2.23 ± 0.21
Индекс сапробности	1.63 ± 0.01 (1.62–1.64)	1.44 ± 0.02 (1.25–1.57)

оз. Банное позволяет отнести его к малокормным водным объектам, оз. Холмовское – к категории средnekормных водоемов для молоди рыб независимо от их дальнейшей трофической спецификации. Воды оз. Банное в период проведения исследования соответствовали β -мезосапробному уровню, оз. Холмовское – олигосапробному уровню.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование в оз. Холмовское финансировалось за счет средств бюджета Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова Уральского отделения Российской академии наук (“Изучение изменений в экосистеме р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского Северо-Востока России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов”, гос. № 122011800593-4), а в оз. Банное – при финансовой поддержке гранта РНФ “Оценка современного состояния пресноводных экосистем Соловецкого архипелага (фундаментальный и прикладной аспекты)” № 22-14-20045.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A.* et al. Biodiversity loss and its impact on humanity // *Nature*. 2012. V. 486. P. 59–67.
2. *Imant E.N., Novoselov A.P.* Dynamics of zooplankton composite on in the lower Northern Dvina river and some factors determining zooplankton abundance // *Russ. J. of Ecology*. 2021. V. 52. № 1. P. 59–69. DOI: 10.1134/S1067413621010045
3. *Фомина Ю.Ю., Сярки М.Т.* Современное состояние зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера и его отклик на изменение климата // *Труды КарНЦ РАН. Сер.: Лимнология. Океанология*. 2018. № 9. С. 54–64.
4. *Pociecha A., Bielańska-Grajner I., Kuciel H.* et al. Is zooplankton an indicator of the water trophic level in dam reservoirs? // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2018. V. 47. Issue 3. P. 288–295.
5. *Xiong W., Huang X., Chen Y.* et al. Zooplankton biodiversity monitoring in polluted freshwater ecosystems: A technical review // *Environmental Science and Ecotechnology*. 2020. V. 1. P. 1–11.
6. *Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек / Отв. ред. Комов В.Т. М.: Наука, 2005. 263 с.
7. *Сярки М.Т., Фомина Ю.Ю.* Современное состояние Кондопожского залива Онежского озера // *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2019. Т. 2. № 3. С. 33–40.
8. *Кутаев С.П.* Экологические основы биопродуктивности озер различных природных зон. М.: Наука, 1984. 208 с.
9. *Решетников Ю.С.* Изменение озерных экосистем // *Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема*. М.: Наука, 1982. С. 5–12.
10. *Кучко Я.А., Кучко Т.Ю.* Динамика сообщества зоопланктона озера Тарасозеро в условиях длительного антропогенного загрязнения // *Принципы экологии*. 2014. № 3. С. 28–39. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3501
11. Соловецкие озера. Материалы по комплексному изучению Соловецких озер. Т. 6. Петрозаводск: Изд-во “Карелия”, 1972. 120 с.
12. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. Абакумова В.А. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.
13. *Кононова О.Н.* Методическое руководство по определению размерно-весовых характеристик организмов зоопланктона Европейского Севера России. Сыктывкар, 2018. 152 с.
14. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Под ред. Кутикова Л.А., Старобогатова Я.И. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
15. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. Алексева В.Р., Цалолихина С.Я. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
16. *Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю.* и др. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2021. 544 с.
17. Унифицированные методы исследования качества вод // *Методы биологического анализа вод*. М.: Изд-во СЭВ, 1976. Ч. III. 186 с.
18. РД 52.24.309-2016 “Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши”. М.: ГХИ, Росгидромет, 2016.
19. *Алимов А.Ф.* Биологическое разнообразие и структура сообществ организмов // *Биология внутренних вод*. 2010. № 3. С. 3–10.
20. *Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И.* и др. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // *Изв. ГосНИОРХ*. Л., 1968. Т. 67. С. 205–225.

**STATE OF ZOOPLANKTON COMMUNITIES IN LAKES BANNOE
(SOLOVETSKY ARCHIPELAGO) AND KHOLMOVSKOE
(NORTHERN DVINA RIVER BASIN)**

A. P. Novoselov^{1, *}, E. N. Imant¹, G. A. Dvoryankin¹, N. Yu. Matveev¹

¹Federal Center for Integrated Arctic Research, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, 163000, Russia

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

Keywords: zooplankton, lakes, Arkhangelsk region, species diversity, bioindication, trophic status of lakes