

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова

Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых

Материалы Конференции молодых сотрудников
и аспирантов Института проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова
8–9 апреля 2010 г.



Москва ❖ 2010

Àè òóàè ùí ù áí ðí àé àñ ù ýéí èí àè è è ýáí èþ òè è á è ññè àáí àáí è ýõ
ì í èí àù õ ó-áí ù õ. Ì àòáðè àè ù èí í ò áðáí òè è ì í èí àù õ ñ òðóáí è-
èí á è àñí è ðáí òí á ÈÌ ÝÝ ÐÁÍ . Ì í ñéàà: Ò-áí í áó-í ù õ è çäáí è è ÈÌ È.
2010. 388 ñ.

Current problems of ecology and evolution in the studies of young scientists. Proceedings of the Conference of PhD students and young scientists of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences. Moscow: KME Scientific Press. 2010. 388 pp.

Á ñáí ðí è èá í ðááñòáàéáí ù ì àòáðè àè ù áí è èááí á, çáñè óþ áí í ù õ í á Èí í -
ò áðáí òè è ì í èí àù õ ñ òðóáí è èí á è àñí è ðáí òí á ÈÌ ñè è óóà í ðí àé àñ ýéí -
èí àè è ýáí èþ òè è èì . À.Í . Ñáááððóí àá (Ì í ñéàà, 8-9 áí ðáèý 2010 á),
Ðááí òà èí í ò áðáí òè è ì ðí òí àè è à í í ñéááóþ ù èì í áí ðááéáí è ýí : ì í ð-
ò í èí àè ý è ýéí èí àè ý í à çáí í ù õ ì í í çáí í í -í ù õ; ì í ðò í èí àè ý è ýéí -
èí àè ý áí áí ù õ ì í í çáí í í -í ù õ è ááñí í çáí í í -í ù õ; ì í -ááí í àý áè í -
èí àè ý è ýí òí ì í èí àè ý; ì í ááááí è á æ è áí òí ù õ; ñí ñòí ýí è á ýéí ñè ñ-
òáí ; ýéí èí àè -áñè àý ò è çè í èí àè ý. Áèý çí í èí áí á, ýòí èí áí á, ýéí èí áí á.

Ðááéí è èááè ý ñáí ðí è èà:
á. á. í . Á. Á. Ðí æ í í á (í ðááñòááí í ù é ðáááè òí ð),
á. á. í . Á. Á. Ñòðí á, á. á. í . Ì . Á. Õí èí áí àá, á. á. í . Í . Þ . Õáí è òè ñòí àá, è. á. í .
Æ. Á. Áí òè í óþ è í á, è. á. í . È. Á. Áí í ààè ù ñè è, ÁÍ . Õáí áí èí , á. á. í . Á. Í . Ñí èí -
áúáá.

*Èí í ò áðáí òè ý í ðí ááááí à ì ðè ì í äüáðæ èá Í ò äüéáí è ý áèí èí àè -áñè è ð
í áóé ÐÁÍ è Ì ðí áðáí ì ù Ì ðáçè àè è òí à ÐÁÍ
«Ì í äüáðæ èà ì í èí àù õ ó-áí ù õ»*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Четвертая конференция молодых ученых Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, проходившая непосредственно после его 75-летнего юбилея, отразила основные направления работы института. Всего заслушано 32 устных доклада и представлено 37 стендовых сообщений. Доклады были представлены в шести секциях: морфология и экология наземных позвоночных (10 устных и 13 стендовых); морфология и экология водных позвоночных и беспозвоночных (4 и 5); почвенная биология и энтомология (4 и 2); поведение животных (4 и 12); экологическая физиология (5 и 4); состояние экосистем (5 и 1). В работах молодых ученых были широко представлены как традиционные направления, так и новые, базирующиеся на методах, которые стали доступны лишь в последние годы, с появлением в институте Кабинета методов молекулярной диагностики и Центра коллективного пользования изотопной масс-спектрометрии.

В рамках конференции состоялось обсуждение итогов Первого Съезда молодых ученых РАН, прошедшего 1–4 ноября 2009 г. в Звенигороде, в работе которого от Института принимали участие К. Гонгальский и М. Ушакова.

Следующую конференцию планируется провести в апреле 2012 года.

**ВОЗМОЖНАЯ ВЗАИМОСВЯЗЬ СОЦИАЛЬНОЙ
ОРГАНИЗАЦИИ И ХАРАКТЕРИСТИК ПОЛОВОГО
ПОВЕДЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ ДИКОЖИВУЩИХ (*MUS
SPICILEGUS*) И СИНАНТРОПНЫХ (*MUS MUSCULUS*
И ДОМОВЫЕ МЫШИ ИЗ ЗАКАВКАЗЬЯ)
ФОРМ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ**

А.В. Амбарян

Лаборатория сравнительной нейробиологии
позвоночных

E-mail: aambaryan@gmail.com

Таксономически домовые мыши объединяются в надвидовой комплекс *Mus musculus* s. lato, включающий в себя две дивергентные группы: 1) синантропные виды – *Mus musculus*, *Mus domesticus*, *Mus castaneus* и 2) дикоживущие виды – *Mus spicilegus*, *Mus macedonicus*, *Mus spretus*.. Синантропные и дикоживущие формы этого комплекса симпатричны и не скрещиваются между собой в природе (Лавренченко и др., 1994). Популяции синантропных домовых мышей Закавказья характеризуются повышенной генной изменчивостью. Одни авторы рассматривают эти популяции как гибридные, возникшие при скрещивании *musculus* и *domesticus* на границах их ареалов (Orth et al., 1998; Mezhzherin et al., 1998). Другие авторы считают, что популяции домовых мышей Закавказья близки к предковой форме *M. musculus*, не утратившей высокое генетическое разнообразие (Милюшиников и др., 1990; Котенкова, 2002). Дикоживущие таксоны домовых мышей, в отличие от синантропных, характеризуются большей степенью экологической специализации и имеют более ограниченный ареал. По данным ряда исследователей (Соколов и др., 1990; Vaudoin et al., 2005) типичной системой размножения у синантропных видов *M. domesticus* и *M. musculus*, является полигиния. В популяциях *M. musculus* она может широко варьировать в зависимости от особенностей использования пространства и доступных ресурсов (Краснов, Хохлова, 1986; Краснов, 1988). У этих видов доминантные самцы защищают территорию, на которой они размножаются. Самки обитают в пределах территориального участка самцов. Система размножения и пространственная организация популяций *M. spicilegus* до конца не изучена. Недавние лабораторные исследования позволяют предполагать наличие у данного вида моногамной системы размножения. Это подтверждается, в частности, большим успехом размножения в парах по сравнению с группами, состоящими из самца и двух самок (Gouat, Feron, 2005), а в ряде случаев ярко

выраженным агрессивным поведением одной самки по отношению к другой, приводящим к гибели более слабой особи (Соколов и др., 1988, 1990). В пользу этого же свидетельствуют особенности родительского поведения и кооперация родителей, участвующих в заботе о потомстве (Patris, Vaudoin, 2000), а также высокий уровень агрессивности при встречах незнакомых особей, вне зависимости от их половой принадлежности (Соколов и др. 1990; Patris et al., 2002; Simeonovska-Nicolova, 2003). По-видимому, в естественных популяциях *Mus spicilegus* сформировавшаяся пара защищает участок от проникновения конспецифичных незнакомых особей. Целями настоящего исследования были: 1) оценка различий в поведении при спаривании конспецифичных половых партнеров *M. musculus*, *M. spicilegus* и домовых мышей из Закавказья, а также при ссаживании гетероспецифичных самцов этих форм с рецептивными самками *M. musculus*, *M. spicilegus* и домовых мышей из Закавказья (гетероспецифические ссаживания между особями *M. spicilegus* и домовых мышей из Закавказья не проводились), 2) оценка возможной обусловленности этих различий структурными особенностями социальных группировок сравниваемых таксонов.

Методика. Проведены внутри- и межвидовые ссаживания самцов и самок в состоянии эструса. В опытах использовано (самцов и самок): *M. musculus* – 46 и 49; *M. spicilegus* – 29 и 22, мышей из Закавказья – 39 и 43. Самцов содержали одиночно, а самок – одиночно, либо в группах по 2–4 особи. Эксперименты продолжительностью 1,5 часа проводили в стеклянной камере. Поскольку при спаривании особей *M. spicilegus* важное значение имеет сам факт знакомства потенциальных половых партнеров (Patris, Vaudoin, 1998), то перед проведением ссаживания самца и самку в состоянии анэструса содержали совместно. Проведено 80 опытов прямого и перекрестного вариантов ссаживания: самка *M. musculus* X самец *M. musculus* – 15; самка *M. spicilegus* X самец *M. spicilegus* – 15; самка *M. spicilegus* X самец *M. musculus* – 10; самка *Mus musculus* X самец *M. spicilegus* – 10, самка мышей из Закавказья X самец мышей из Закавказья – 10, самка мышей из Закавказья X самец *M. musculus* – 10, самец мышей из Закавказья X самка *M. musculus* – 10. Опыты записывались на цифровую видеокамеру Sony Digital. Полученный видеоматериал обрабатывался с помощью компьютерной программы «The Observer Video Pro. Version 4.1» – профессиональная система для сбора, анализа и презентации поведенческих данных с помощью видео. Для анализа данных использовалось 44

элемента поведения: из них агрессивного – 24 элемента, нейтрального социально-ориентированного – 11 элементов, полового поведения – 6 элементов, поведения связанного с прерыванием или избеганием социальных взаимодействий – 3 элемента.

Результаты экспериментов обработаны с помощью программного статистического пакета “Statistica”, с использованием парного непараметрического критерия для независимых переменных Манна – Уитни и моды. Для анализа данных использовалась также статистика переходных вероятностей: абсолютное и относительное число переходов от одного поведения к другому в течение определенного временного интервала.

Результаты и обсуждение. В ходе проведения экспериментов выяснилось, что у всех форм домашних мышей спаривание происходит в основном на ранней стадии эструса. По нашим наблюдениям физиологическое состояние эструса является необходимым, но не достаточным условием рецептивности. Однако, в отличие от представителей *M. spicilegus*, у самцов синантропных форм домашних мышей (*Mus musculus* и домовые мыши из Закавказья) наблюдалось также неполное половое поведение, характеризующееся наличием большого количества садок, некоторые из которых были с интромиссиями, а также с интромиссиями и толчками (кон- и гетероспецифические ссаживания домашних мышей из Закавказья и *Mus musculus*). Тем не менее, такое поведение не завершалось эякуляцией. Мы предполагаем, что наличие неполного полового поведения, у синантропных форм домашних мышей обусловлено большей вариабельностью в проявлении комплекса полового поведения и меньшей его зависимостью от фазы физиологического цикла самки.

Половое поведение у представителей *M. spicilegus* было более стереотипным и ритмичным. Обычно самец совершал несколько садок с интромиссией и толчками (до 15–20) после которых у него наблюдалась эякуляция. После 8–10 минут отдыха партнеров цикл полового поведения возобновлялся, заканчиваясь эякуляцией. В течение 1,5 часов наблюдений общее количество полных циклов полового поведения могло достигать до 8–9 (в среднем – 6). У особей *M. musculus* весь комплекс полового поведения чаще всего завершался 1–3 эякуляциями, после которых партнеры теряли интерес друг к другу. При этом предваряющие ее садки с интромиссией и толчками (обычно от 5 до 25) могли непрерывно следовать друг за другом каждые полминуты в течение почти всего времени ссаживания. Количество толчков во время садок с интромиссией могло у разных самцов варьировать от 1 до 90.

По результатам исследования было выявлено, что длительность многих элементов нейтрального социально – ориентированного поведения при ссаживаниях самцов и самок *M. spicilegus* была достоверно больше таковой при ссаживании половых партнеров синантропных форм домовых мышей, что может быть связано с более высоким уровнем индивидуальных связей в размножающихся парах *M. spicilegus*. У *M. musculus* в большей степени проявлялись ритуализованные формы поведения – мозаичные движения у самцов и ритуализованные формы агрессии у самок. По нашему мнению, более выраженная ритуализованность (дифференциация) поведения, предшествующего спариванию, у особей *M. musculus* (по сравнению с *M. spicilegus*) может быть эволюционно закрепленным результатом отсутствия длительных и устойчивых индивидуальных связей между половыми партнерами этого вида. В этом случае ритуализация, вероятно, позволяет избежать открытой агрессии между особями со слабыми индивидуальными связями, поскольку «сведение множества разнообразных возможностей поведения к одной – единственной, несомненно, уменьшает опасность неоднозначного толкования» (Лоренц К., 1998). В то же время, меньшая выраженность ритуализации поведения, предшествующего спариванию, у особей *M. spicilegus*, может быть эволюционно закрепленным результатом формирования относительно длительных и устойчивых индивидуальных связей в размножающихся парах этого вида. Это предполагает меньшее участие в таком формировании врожденных дифференцированных форм поведения и большее – не дифференцированного социально-нейтрального поведения, в котором существенное значение имеет процесс обучения. Действительно, показано, что формирование пар у *M. spicilegus* включает процессы обучения (Patris, Baudoin, 1998), что, вероятно, является необходимой основой для выявленной у данного вида кооперации родителей, участвующих в заботе о потомстве (Patris, Baudoin, 2000). О слабой ритуализации половых взаимодействий у *M. spicilegus*, свидетельствует и наличие высокого уровня агрессивности при встречах незнакомых особей, вне зависимости от их половой принадлежности (Соколов и др. 1990; Patris et al., 2002; Simeonovska-Nicolova, 2003; Dobson, Baudoin, 2002).

В перекрестных ссаживаниях самцов *M. musculus* с рецептивными самками *M. spicilegus* половое поведение наблюдалось только в одном из 10 опытов со стороны самца *M. musculus*. При ссаживании самцов *M. spicilegus* с рецептивными самками *M. musculus* полового поведения не отмечено. Кроме того, было обнаружено, что в отсутствие полового поведения при гетероспецифичном ссаживании более агрес-

сивными по отношению к потенциальному половому партнеру оказались самки *Mus spicilegus*. Это подтверждает наше предположение о том, что более выраженная агрессивность самок *M. musculus* (в сравнении с самками *M. spicilegus*) при ссаживании с самцами – конспецификами имеет ритуализованный характер.

В перекрестных ссаживаниях самцов *M. musculus* и самок *M. spicilegus* часто наблюдались открытые не ритуализованные формы агрессии со стороны самцов *M. musculus*, что, по-видимому, свидетельствует о том, что рецептивные самки *M. spicilegus* не воспринимались ими в качестве половых партнеров. У самок *M. spicilegus* агрессия носила оборонительный характер, однако достаточно часто проявлялись также и ритуализованные (социальные) формы агрессии (Brain, 1981).

В гетероспецифичных ссаживаниях потенциальных половых партнеров синантропных форм домовых (*Mus musculus* и домовые мыши из Закавказья), паттерн полового поведения был сходен с таковым при конспецифичных ссаживаниях этих же форм. Однако у особей *Mus musculus* чаще и длительней проявлялись нейтральные социальноориентированные формы поведения

В целом, выявленные существенные различия в формах реагирования и взаимодействия между половыми партнерами синантропных форм домовых мышей и *M. spicilegus*, наряду с различиями в реагировании на кон- и гетероспецифические обонятельные сигналы, возможно, являются важным звеном в механизмах прекопуляционной изоляции между близкородственными таксонами домовых мышей.

Благодарности. Поддержано «Фондом содействия отечественной науке».

Литература

- Котенкова Е.В. 2002. Гибридизация синантропных домовых мышей и ее роль в эволюции // Успехи современной биологии. Т. 122. № 6. С. 580–594.
- Краснов Б.Р. 1988. Особенности экологии домашней мыши *Mus musculus* (Rodentia, Muridae) в условиях Северо-Востока СССР // Зоол. журн. Т.67. № 1. С.102–110.
- Краснов Б.Р., Хохлова И.С. 1986. Пространственно-этологическая структура группировок // Домовая мышь / Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, ред. М.: Наука. С. 190–215.
- Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. 1994. Экспериментальная гибридизация домовых мышей // Домовая мышь / Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, ред. М.: Наука. С. 93-109.

- Лоренц К. 1998. Оборотная сторона зеркала. М.: Республика. 493 с.
- Милюшников А.Н., Лаврченко Л.А., Рафиев А.Н., Орлов В.Н., 1990. Высокий уровень интрогрессии генов *Mus domesticus* в популяции мыши *Mus musculus s.str.* Закавказья // Докл. АН. СССР. Т. 311. N. 3. С. 764-768.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. 1990. Биология домового и курганчиковой мышей. М.: Наука. 207 с.
- Соколов В.Е., Осадчук А.В., Котенкова Е.В. 1988. Маркировочная активность, морфометрический анализ и видоспецифичность половой активности у самцов домового и курганчиковой мышей // ДАН СССР. Т.300. N 5. С.1270-1273.
- Baudoin C., Busquet N., Dobson F. S., Cheusi G., Feron C., Durand J-L., Heth G., Patris B., Todrank J. 2005. Male – female associations and female olfactory neurogenesis with pair bonding in *Mus spicilegus*//Biological Journal of the Linnean Society. V. 84. P. 323-334.
- Brain P.F. 1981. Differentiating types of attack and defense in rodents // Multidisciplinary roaches to Aggression Research. (P.F. Brain, ed). Amsterdam-N.Y.-Oxford: Elsevier/North-Holland and Biomedical Press. P. 53-77.
- Dobson F. S., Baudoin C. 2002. Experimental tests of spatial association and kinship in monogamous mice (*Mus spicilegus*) and polygynous mice (*Mus musculus domesticus*) // Canadian Journal of Zoology. V. 80. P. 980-986.
- Gouat P., Feron C. 2005. Deficit in reproduction in polygynously mated females of the monogamous mound-building mouse *Mus spicilegus*//Reproduction, Fertility and Development. V. 17. P. 617-623.
- Mezhezhirin S.V., Kotencova E.V., Mikhailenco A.G., 1998. The house mice, *Mus musculus* s. l., hybrid zone of Transcaucasus // Z. Säugetierkunde. V. 63. P. 154-168.
- Orth A., Adama T., Din W., Bonhome F., 1998. Hibridisation naturelle entre deux sous-espèces de souris domestique, *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus castaneus*, pres du las Casitas (Californie) // Genome. V. 41.P. 104-110.
- Patris B., Gouat P., Jacquot C., Christophe N., Baudoin C. 2002. Agonistic and sociable behaviors in the mound building mouse *Mus spicilegus*, a comparative study with *Mus musculus domesticus*//Aggressive Behavior. V.28. P. 75-84.
- Patris B., Baudoin C. 2000. A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus* // Behavioral Processes. V. 51. P. 35-43.
- Patris B., Baudoin C. 1998. Female sexual preferences in *Mus spicilegus* and *Mus musculus domesticus*: the role of familiarization and sexual experience // Animal Behaviour. V.56. P. 1465–1470.
- Simeonovska-Nicolova D.M. 2003. Social relationships and social structure of the mound-building mouse (*Mus spicilegus*) in intraspecific cage groups // Acta Ethologica. V. 6. P. 81-90.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА СУБФОССИЛЬНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Ж.А. Антипушина¹, А.С. Масальцев²

¹ Лаборатория биогеоценологии и исторической экологии

² Московский педагогический государственный университет

E-mail: zh.antipushina@gmail.com

В жизнеобеспечении древних жителей островов и побережий Берингова моря важное место занимала добыча морских беспозвоночных, особенно морских ежей. Многие исследователи (Eyerdam, 1934; Desautels et al., 1970; Veltre D.W., Veltre M.J., 1983 и др.) отмечают, что морские ежи являлись важной промысловой группой на протяжении голоцена. Наши исследования археологических памятников Берингоморья (Антипушина, Пахневич, 2007; Антипушина и др., 2009) также показали количественное преобладание морских ежей в промысле древних жителей. Например, в культурных слоях древнего поселения на о. Адак (Алеутские о-ва) доля остатков морских ежей составляет 50-70% от общего количества остатков беспозвоночных. В работах Василькова (Waselkov, 1987) и других авторов замечено, что моллюсков и морских ежей собирали преимущественно в зимнее время, когда существовала сезонная нехватка пищи. Тем не менее, характер культурных слоев древних поселений, обнаруженных на Алеутских островах, позволяет усомниться в сезонном промысле морских беспозвоночных. Цель работы заключается в определении индивидуального возраста морских ежей из культурного слоя древнеалеутского поселения, а также сезона сбора морских ежей древними алеутами.

Археологический памятник ADK-009 (рис. 1) расположен на обрывистом берегу узкой каменистой бухты Свипер на о. Адак (51°51'02" с.ш., 176°39'24" в.д.). Раскопки отложения проводились сотрудниками ИПЭЭ РАН, принимавшими участие в международной археологической экспедиции «Western Aleutian Archaeological and Palaeobiological Project» (WAAPP) в 1999 г.

Мощность отложения ADK-009 составила 140 см. В профиле отложения было выделено пять культурных слоев, разделенных гумусово-зольными прослойками. Согласно результатам радиоуглеродного анализа формирование отложения ADK-009 происходило на протяжении более тысячи лет, с VI по XVII вв. н.э. (Антипушина и др., 2009). Из культурных слоев, насыщенных остатками беспоз-



Рис. 1. Местонахождение археологического памятника ADK-009.

воночных, были выбраны таблички панцирей морских ежей. Изученные нами остатки морских ежей принадлежат к виду *Strongylocentrotus polyacanthus* A. Agassiz et Clark, 1907 (Антипушина и др., 2009; Антипушина, Пахневич, в печати).

Для определения индивидуального возраста и сезона сбора морских ежей было изучено 410 интерамбулакральных табличек из культурного слоя древнеалеутского поселения ADK-009. Известно, что у морских ежей зимние и летние приросты визуально отличаются (см., например, Jensen, 1969). Широкие светлые зоны роста образуются в летнее время года, а более узкие темные зоны – в зимнее. Совокупность светлой и темной зон формирует годовой прирост (рис. 2). Таким образом, индивидуальный возраст особи определяется по количеству годовых приростов, а сезон сбора – по характеру последней зоны роста. Существует несколько методик для визуализации годовых приростов у морских ежей (Crapp, Willis, 1975; Gage, 1991; 1992), самой простой и результативной из которых является прокалывание табличек в пламени спиртовой горелки с последующей обработкой ксилолом (Jensen, 1969). Однако они адаптированы для определения индивидуального возраста современных морских ежей, собранных живыми. Как показал наш опыт, эти методики оказались неприменимы к субфоссильному материалу. В результате мы проводили определение индивидуального возраста морских ежей следующим образом. Сначала таблички были шлифованы наждачной бумагой № АА 600 для удаления бугор-

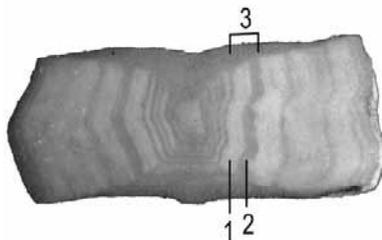


Рис. 2. Годовые кольца на табличке морского ежа *Strongylocentrotus polyacanthus*. 1 – летний прирост; 2 – зимний прирост; 3 – годовой прирост.

ков, к которым прикрепляются иглы. После этого поверхность обрабатывалась высветляющим реагентом, в качестве которого использовался глицерин. Для учета количества годовых приростов использован бинокляр Leica MZ 6 с осветителем Leica CIS 150X.

Результаты определения индивидуального возраста разных видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* (Jensen, 1969; Брыков, 1975) показали, что только первые 7–8 табличек (считая от перистомы) могут использоваться для определения возраста. Остальные таблички закладываются позже и содержат меньшее количество приростов. Поскольку в субфоссильном материале не представляется возможным разделить таблички по времени их закладки, мы подсчитывали не средний, а максимальный возраст морских ежей, собранных в разные периоды формирования отложения.

Максимальный возраст морских ежей (табл. 1), собранных в период формирования V (500–760 гг. н.э.) и II (1100–1320 гг. н.э.)

Таблица 1. Результаты определения индивидуального возраста и сезона сбора морских ежей

Культурные слои отложения АДК-009, время формирования (гг. н.э.)	Количество табличек морских ежей, использованных для анализа	Максимальный возраст морских ежей	Количество морских ежей, собранных в зимний период	Количество морских ежей, собранных в летний период
I (1320-1600)	120	6	67	53
II (1100-1320)	100	9	54	46
III (940-1100)	70	6	35	35
IV (760-940)	50	5	29	21
V (500-760)	70	8	33	37
Всего	410		219	191

слоев отложения, составил 8 и 9 лет, соответственно, а в остальные периоды не превышал 5–6 лет. Следует отметить, что находки 8- и 9-летних табличек были единичными, поэтому на данном этапе исследования сделать конкретные выводы не представлялось возможным. Соотношение же особей, собранных в зимний и летний периоды, оказалось практически равным. Доля морских ежей, собранных в зимний период, составила 53,4% (N=219), а доля морских ежей, собранных в летний период, – 46,6% (N=191).

Таким образом, для визуализации годовых приростов на субфоссильных табличках морских ежей предлагается удалять бугорки интерамбулакральных табличек наждачной бумагой и в качестве проявляющего реагента использовать глицерин. Несмотря на то, что не все таблички панциря подходят для учета индивидуального возраста, по ним можно установить максимальный возраст собираемых морских ежей, а также сезон сбора. Кроме того, получены данные о существовании круглогодичного промысла морских ежей. Скорее всего, добыча морских беспозвоночных древними алеутами носила всесезонный характер.

Авторы выражают благодарность всем сотрудникам Лаб. биогеоценологии и исторической экологии, особенно д.б.н. А.Б. Савинецкому (ИПЭЭ РАН), Д. Уэст (Канзасский университет) и к.б.н. А.В. Пахневичу (ПИН РАН). Работа выполнена при поддержке РФФИ (09-04-00196), Программ «Происхождение и эволюция биосферы», «Биоразнообразии и динамика генофондов» и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами», грантов National Science Foundation, Office of Polar Programs, Social Sciences Division (OPP-0353065).

Литература

- Антипушина Ж.А.* 2006. Анализ голоценовых беспозвоночных из археологического памятника АДК-009 на о. Адак (Алеутские о-ва) // Динамика современных экосистем в голоцене. Материалы российской научной конференции. 2–3 февраля 2006 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 24–29.
- Антипушина Ж.А., Киселева Н.К., Хасанов Б.Ф., Пахневич А.В., Крылович О.А., Сиренко Б.И., Савинецкий А.Б.* 2009. Динамика фауны беспозвоночных литорали о. Адак, Алеутские о-ва, в позднем голоцене по археозоологическим данным // Экология. Т. 40. № 2. С. 140–148.
- Антипушина Ж.А., Пахневич А.В.* 2007. Морские ежи из раковинных куч Алеутских островов // Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы. Отдел Геологический. Т. 82. № 2. С. 80–81.

- Антипушина Ж.А., Пахневич А.В. О видовой принадлежности остатков морских ежей рода *Strongylocentrotus* из археологических памятников Берингоморья // Палеонтологический журнал. В печати.
- Coutts P.J.F. 1970. Bivalve-growth patterning as a method for seasonal dating in archaeology // *Nature*. V. 226. P. 874.
- Crapp G.B., Willis M.E. 1975. Age determination in the sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck), with notes on the reproductive cycle // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. V. 20. P. 157–178.
- Desautels R.J., McCurdy A.J., Flynn J.D., Ellis R.R. 1970. Archaeological report: Amchitka Island, Alaska 1969-1970. Los Angeles: Archaeological Research, Inc. 384 p.
- Eyderdam W.J. 1934. Invertebrate remains dug from kitchen middens of an old Aleut Stone Age village near Dutch Harbour, Alaska // *Nautilus*. V. 47. P. 100–103.
- Gage J.D. 1991. Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris* // *Marine Biology*. V. 110. P. 217–228.
- Gage J.D. 1992a. Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline tagging // *Marine Biology*. V. 114. P. 607–616.
- Gage J.D. 1992b. Growth bands in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline-mark / recapture // *J. of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. V. 72. P. 257–260.
- Savinetsky A.B., West D.L., Antipushina Zh., Khassanov B.F., Kiseleva N.K., Krylovich O.A., Pereladov A.M. 2009. The Reconstruction of Ecosystems History of Adak Island (Aleutian Islands) during the Holocene // *Alaskan Journal of Anthropology*. In press.
- Veltre D.W., Veltre M.J. 1983. Resource utilization in Atka, Aleutian Islands, Alaska. Alaska Department of Fish and Game. P. 142–147.
- Waselkov G. 1987. Shellfish Gathering and Shell Midden Archaeology // *Advances in Archaeological Method and Theory*. V. 10. Orlando, FL: Academic Press. P. 93–210.

МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ РАННЕЙ ВНУТРИВЫВОДКОВОЙ АГРЕССИИ

А.Л. Антоневич¹, А. Варгас², С.В. Найденко¹

¹ Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

² Центр разведения и реинтродукции пиренейской рыси
E-mail: anastasia-antonevich@yandex.ru

Ранняя внутривыводковая агрессия (РВА) широко известна у птиц, у млекопитающих этот феномен привлек к себе внимание впервые в исследованиях пятнистых гиен (*Crocuta crocuta*, Frank et al., 1991). Долгое время это поведение считали уникальным, связанным с характерной для этого вида маскулинизованностью самок. Подобное агрессивное поведение было обнаружено и в выводках домашних свиней (*Sus scrofa*, Hartsock, Graves, 1976). Внутривыводковая агрессия, направленная на однопометников (сибсов) и проявляющаяся в период молочного вскармливания описана и у двух видов рысей: евразийской (*Lynx lynx*, Соколов и др., 1994) и пиренейской (*Lynx pardinus*, Vargass et al., 2005) рысей.

Исследования РВА у птиц позволили разработать ряд концепций, касающихся ее роли в (обзор в Антоневич, 2008), вопрос об их применимости к РВА у млекопитающих возникал не раз (Hofer, East, 2008). Многие черты онтогенеза различаются между этими группами и применимость моделей всегда ограничена этими различиями. Однако, остается открытым вопрос: исследуя РВА у млекопитающих разных видов, сталкиваемся ли мы с одним и тем же явлением?

Целью данной работы является сравнить основные характеристики РВА у млекопитающих разных видов. Данные о РВА у пятнистых гиен и свиней получены при анализе литературы и расчетов, основанных на приведенных в ней данных; работу по изучению РВА у евразийских рысей проводили на НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН в 2003–2009 гг, изучение РВА у пиренейских рысей – в Центрах разведения и реинтродукции (El Acebuche и La Olivilla) в 2005–2009 на основе прямых наблюдений и анализа видеозаписей.

Типы агрессивных взаимодействий:

Показано, что РВА у гиен помогает установить иерархические отношения вскоре после рождения (Smale et al. 1995) В первой работе, подробно рассматривающей РВА у гиен, Л. Франк (Frank et

al., 1991) описал атаки, состоящие из укусов, направленных в шею и верхнюю часть спины, и встряхиваний, затем сменяющиеся короткими укусами и угрозами. Однако в более поздних исследованиях происходила постепенная смена понятий, исследования непосредственно драк сменились вниманием к конкуренции, к агрессивным элементам добавили: попытку укусить, выпад, захват, погоню, отпихивание, толкание, подход в позе атаки (Smale et al., 1995), оттеснение детеныша от соска (Golla et al. 1999; Watcher, 2002), вытеснение сибса путем угроз (White, 2007). У свиней РВА проявляется в форме укусов и толкания носами и плечами поросятами – интродерами по отношению к сибсам, занимающим сосок (Hartsock, Graves, 1976). Эксперименты показали, что латеральная направленность резцов в этом возрасте помогает более слабым маленьким поросятам конкурировать с сильными сибсами в борьбе против монополизации сосков (Fraser, Thompson, 1991). В выводках как евразийских, так и пиренейских рысей драка начиналась с внезапной атаки одного из котят на сибса: нападающий котенок стремился нанести укус в затылок, живот или горло сибса, атакуемый котенок переворачивался на спину и пытался защищаться, используя лапы с выпущенными когтями и кусая агрессора, рысята сцеплялись в клубок. Драки отличались большой скоростью и точностью движений котят.

Контекст проявления РВА

Большинство авторов проводили наблюдения РВА у пятнистых гиен только в моменты кормления. Только в одной работе сравнивают частоту агрессии в поведенческом контексте: $0,49 \pm 0,31$ агрессивных актов в минуту сосания, вдвое меньшее количество агрессивных взаимодействий – в перерывах между эпизодами кормления ($0,26 \pm 0,13$ актов/мин (Golla et al., 1999). Наибольшая интенсивность агрессии отмечена в первые минуты кормления (Golla et al., 1999). Поросята во время драки могли изменить свое местоположение, но взаимодействие всегда начиналась около сосков матери, обычно в борьбе за сосок (Hartsock, Graves, 1976). У евразийской и пиренейской рыси драки не были связаны моменты кормления. Круглосуточное наблюдение за детенышами пиренейской рыси позволяет с уверенностью говорить о то, что проявлению РВА не предшествовало кормовое поведение. Однако после рассаживания пиренейских рысей, при повторном объединении детенышей могли возникать в контексте любого, в том числе и кормового поведе-

ния. Более агрессивными в драках и победителями в них у гиен и свиней, как правило, выступают родившиеся первыми (Hartsock, Graves, 1976; Frank et al., 1991) более крупные детеныши (Hartsock, Graves, 1976; Golla et al., 1999); . Сходные тенденции отмечены в соотношении размеров агрессора и жертвы у евразийской и пиренейской рыси. Агрессорами являлись более крупные котята в 71% случаев (10/14) у евразийских рысей и в 86% случаев (6/7 выводков) у пиренейской рыси.

Возраст проявления агрессии, частота и продолжительность атак

Многочисленные драки в выводках гиен начинаются с первых минут жизни детенышей. Длительность агрессивных взаимодействий резко падает со 140–60 до 40–10 секунд в час в течение первых дней (1–5) жизни (Frank et al., 1991). Разделение агрессивных взаимодействий на два типа (укусы, сопровождающиеся встряхиванием и прочие элементы агонистического поведения) показало, что распределение этих типов в онтогенезе происходит по-разному. Частота и продолжительность укусов со встряхиваниями резко снижается с первой по вторую неделю жизни (Smale et al., 1995), в то время как частота остальных элементов постоянна на протяжении 1–2 месяца жизни (Drea et al., 1996; Golla et al., 1999). Однако существуют значительные межпопуляционные различия ($0,023 \pm 0,055$ – $0,49 \pm 0,31$) агрессивных актов/минуту сосания (Golla et al., 1999; Watcher et al., 2002). В выводках свиней агрессивные взаимодействия, сопровождающие борьбу за сосок, начинаются с первых часов жизни, после установления предпочтений сосков частота агрессии снижается, драки происходят только между определенными парами детенышей, связанных распределением по соскам (Hartsock, Graves, 1976). Частота драк падает в течение первых часов жизни поросят с восьми в час на втором часу жизни до двух на восьмом. Наименьшая частота агрессивных контактов достигается к 14–18 часу (Hartsock, Graves, 1976). У рысей существует короткий период (драка, длящаяся от минуты до трех дней), на который детеныши становятся внезапно агрессивны друг к другу. Возраст проявления РВА был сходным у евразийской и пиренейской рысей (36–74, 38–74 дня соответственно). Хотя наибольшая частота драк у евразийской рыси (55%) приходилась на седьмую неделю жизни, а у пиренейской рыси драки были наиболее вероятны (77%) в период с шестой по восьмую неделю включительно. У евразийских рысей драки происходили в 53% (19/36) выводков с 2-4 котятами (в

годы целенаправленных наблюдений 67%, n=15). В выводках пиренейских рысей драки наблюдали в 93% выводков, выращенных с матерями, а также у всех котят, выкормленных искусственно (Antonevich et al., 2009). У обоих видов рысей каждая драка состояла из нескольких последовательных атак, между которыми самка разнимала детенышей и старалась удержать их на расстоянии друг от друга. Количество атак было выше у евразийских рысей (median=5; min=2; max=18; n=6), чем у пиренейских (median=3,5; min=2; max=7; n=6), что могло быть связано с искусственным разделением выводков пиренейских рысей при малоуспешном разделении драк самкой. У обоих видов выводки, разделенные до естественного завершения агрессивного состояния, сохраняли агрессивность в последующие дни.

Реакции самок на драки

Реакции матерей на агрессию у пятнистых гиен разнообразны: разделение дерущихся (отпихивание носом, оттаскивание в сторону). В ответ на РВА, сопровождавшую кормление, матери вставали, тиковали и затем начинали кормление снова. В других случаях матери кусали или отталкивали детенышей. В отдельных случаях самки разделяли детенышей по разным убежищам (Smale et al., 1995; White 2008). Сравнительный анализ поведения самок рысей РВА показал наличие сходных, но различающихся поведенческих тактик при разнимании драк у самок этих двух видов. В целом, самки евразийской рыси демонстрировали более жесткие, но более эффективные способы прекращения агрессии. Матери растаскивали дерущихся детенышей при помощи лап и зубов, затем оттаскивали или расталкивали котят во время вылизывания, чтобы предотвратить дальнейшие атаки, часто перекрывали доступ одного детеныша к другому собой.

Ранения и смертность в результате РВА

У пятнистых гиен различия между победителями и побежденными в количестве ран, полученных в драках, незначительны: 82% субординантных и 64% доминирующих щенков имели ранения (царапины), обычно на спине, шее, плечах и ногах. Проникающие сквозь кожу ранения как правило воспалялись и увеличивались, но напрямую не вызывали смерть (Golla et al., 1999). Данные о смертности в результате драк противоречивы, последние исследования показа-

ли, что сиблицид происходит в 9% выводков, смертность составляет 6% щенков (Hofer, East, 2008). Наиболее важными факторами в вероятности гибели детенышей свиней являются размер выводка, порядок рождения и вес поросят, определяющие процент выигранных атак. В связи с неуспехом в драках в среднем погибают 17% поросят, но смертность очень варьирует в зависимости от размера выводка (Hartsock, Graves, 1976). В выводках евразийской рыси смертность не была связана с размером выводка и составляла 5% котят, смертельный исход наблюдали в 14% выводков (в 20% выводков с драками). После драк у рысят обнаруживали раны на лапах, животе и шее. Вскрытие детенышей, погибших в драке, показывало обширные кровоизлияния в конечностях, на голове и шее. Несмотря на то, что характер содержания пиренейских рысей направлен на снижение смертности детенышей, и оценивать смертность котят в результате драки не правомерно, характер локализации травм: горло и череп, а также случаи проникающих ран головы, нанесенных в первые минуты драки, не отличались от таковых у евразийских рысей.

Явление РВА характерно для четырех описанных видов млекопитающих в период молочного вскармливания, но характеристики драк у разных видов сильно отличаются. РВА у рысей обоих видов отличается, прежде всего, отсутствием прямой связи с эпизодами кормления. Также только для рысей характерны: поздний возраст проявления, краткосрочность агрессии. Несмотря на то, что в выводках евразийских рысей, в которых происходили драки, уровень смертности был наибольшим в ряду рассмотренных видов, факультативный характер проявления агрессии обеспечивал наиболее низкую общую смертность детенышей, хотя данные отличия могли быть вызваны также условиями содержания в неволе. Таким образом, факультативность сиблициды - черта, характерная для РВА всех рассмотренных видов млекопитающих, характеристики драк сильно варьируют между видами, однако, чертой, отличающей агрессию у рысей от таковой у других видов, является неочевидность ее связи с конкуренцией за ресурс.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (07-04-00899-а), ФЦП "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" на 2009-2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282) и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1792.2009.4

Литература

- Антоневич А.Л.* 2008. Ранняя внутривыводковая агрессия евразийской рыси (*Lynx lynx*) Дис. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 140 с.
- Соколов В.Е., Найдено С.В., Сербенюк М.А.* 1994. Специфические драки в раннем онтогенезе рысят (*Felis lynx*, *Carnivora*, *Felidae*) // Зоологический журнал. Т.73. Вып. 11. С.132-136.
- Antonevich L., Naidenko S., Bergara J., Vasques E., Vasques A., Lopez J., Pardo A., Rivas A., Chaparro J.M., Martinez F., Vargas A.* 2009. A Comparative Note on Early Sibling Aggression in Two Related Species: The Iberian and the Eurasian Lynx // *Iberian Lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach*. Fundaciyn Biodiversidad. Madrid. Spain. P. 2–8.
- Drea C.M., Hawk J.E., Glickman S.E.* 1996. Aggression decreases as play emerges in infant spotted hyaenas: preparation for joining the clan // *Animal Behaviour*. V. 51. P. 1323-1336.
- Frank L.G., Glickman S.E., Light P.* 1991. Fatal sibling aggression, precocial development, and androgens in neonatal spotted hyenas // *Science*. V. 252. P. 702-704.
- Fraser D., Thompson B. K.* 1991. Armed sibling rivalry among suckling piglets // *Behav.Ecol. and Sociobiol.* V. 29. P. 9-15.
- Golla W., Hofer H., East M.L.* 1999. Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: effect of maternal nursing, sex and age // *Anim.Behav.* V. 58. P. 715-726.
- Hartsock T.G., Graves H.B.* 1976. Neonatal behavior and nutrition-related mortality in domestic swine // *J. Anim. Sci.* V. 42. P.235-241.
- Hofer H., East M.L.* 2008. Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* V. 62. P. 341-451.
- Smale L., Holekamp K.E., Weldele M., Frank L.G., Glickman E.* 1995. Competition and cooperation between litter-mates in the spotted hyaena, *Crocuta crocuta* // *Anim.Behav.* V. 50. P. 671-682.
- Vargas A., Martinez F., Bergara J., Klink L.E., Rodriguez J., Rodriguez D.* 2005. Update on the Iberian lynx Exsitu Conservation Program // *Cat News*. № 43. P. 14-15.
- Watcher B., Hoener O.P., East M.L., Golla W., Hofer H.* 2002. Low aggression levels and unbiased sex ratios in a prey-rich environment: no evidence of siblicide in Ngorongoro spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) // *Behav.Ecol. and Sociobiol.* V. 52. P. 348-356.
- White P.* 2008. Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta* // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* V. 62. P. 353-361.

ОБУЧЕНИЕ И СОН: ВЛИЯНИЕ ДЕПРИВАЦИИ СНА НА ОБУЧЕНИЕ ЛАБОРАТОРНЫХ КРЫС В ВОДНОМ БАССЕЙНЕ МОРРИСА

Г.Н. Арсеньев², Р.Г. Кожедуб², Ю.В. Украинцева²,
В.Б. Дорохов², В.М. Ковальзон¹

¹Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии и

²Лаборатория сравнительной нейробиологии позвоночных

E-mail: kovalzon@sevin.ru

Взаимовлияние процессов сна и памяти – один из наиболее перспективных и интригующих аспектов нейробиологии XXI века. Улучшается ли запоминание, если после сеанса обучения поспать? Разрушается ли память, если после обучения бодрствовать? Некоторые исследования последних лет говорят о положительном влиянии **медленноволнового** сна по крайней мере на те процессы обучения, ключевым элементом которых, как предполагается, является консолидация **декларативной** памяти; однако и эти данные остаются весьма противоречивыми (Ковальзон, 2009).

В настоящее время водный бассейн Морриса (Morris, 1984) является стандартным тестом для исследования процессов обучения и памяти у животных. Этот тест позволяет провести сравнительный анализ двух типов памяти: пространственной, зависимой от гиппокампа, и зрительно-моторной, функционирующей независимо от гиппокампа (Rauchs et al., 2005). Животное (мышь или крысу) выпускают в бассейн с водой. Из бассейна нет выхода, но имеется платформа, которая может служить убежищем, отыскав которое животное может выбраться из воды. При положении платформы, погруженной в воду, происходит обучение, основанное на пространственной (гиппокамп-зависимой) памяти, а обучение при платформе, выступающей над водой, связано со зрительно-моторной (рабочей) памятью. Исследование роли отдельных структур мозга в формировании пространственной памяти в водном лабиринте показало, что ключевую роль в этом процессе играет гиппокамп (Guan et al., 2004). Наличие специальных технических средств автоматизации эксперимента с водным лабиринтом (например, системы Noldus) позволяет получить точную количественную оценку динамики формирования пространственного навыка, стратегии поведения животного в ходе опыта, а также обнаруживать слабые отличия в поведении (Зорина, Полетаева, 2002). Классический вариант обучения в бассейне Морриса основан на обучении животных в

течение 3 дней, с тестированием обучения на 4 день. По современным представлениям для консолидации памяти (то есть для перехода ее из кратковременной формы в долговременную) достаточно нескольких часов. При обучении с использованием трехдневной схемы упрочение памятного следа носит довольно сложный характер, связанный с повторными процессами извлечения из памяти, консолидации, реконсолидации и пр. Использование однодневной схемы обучения (Frick et al., 2000) позволяет значительно упростить анализ влияния сна на консолидацию памяти. Лишение животного сна (депривация сна), начинающееся сразу после обучения и длящееся 24 часа до тестирования результатов обучения, позволяет с большей определенностью исследовать эффект депривации сна на процесс консолидации памяти. Мы изучили возможности использования модели однодневного обучения в бассейне Морриса для определения влияния депривации сна на формирование пространственной (гиппокамп-зависимой) памяти у крыс.

Опыты проводили на 20 взрослых крысах (самцах) линии Вистар. В основной группе с лишением сна было 9 животных, а в контрольной группе без лишения сна – 11 животных. Обучение проводили на компьютеризированной установке для автоматизированного исследования поведения животных “EthoVision” фирмы “Noldus” (Нидерланды), располагающейся в отдельном помещении с искусственным освещением. Круглый пластиковый бассейн диаметром 150 см, высотой 100 см, заполнялся теплой водой ($T=24\pm 1$ °C) на глубину 50 см. Животное могло ориентироваться по многочисленным внешним признакам: плакатам на стенах, лампам и видеооборудованию на потолке комнаты. Устойчивую платформу для избегания (12x12 см) помещали в центр одного из четырех условных секторов. Поверхность платформы была на 2 см ниже уровня воды. Животное выпускали в бассейне около стенки, квадрант с местом старта каждый раз меняли в случайном порядке. Выпущенная крысы плавала по бассейну и находила скрытую под водой платформу, на которой ей позволяли находиться 15–20 сек. Если в течение двух минут крыса не находила платформу, ей на помощь приходил экспериментатор, подталкивая крысу к платформе. Крысе предоставляли 12 попыток (по четыре попытки в каждой из трех серий, разделенных 30-минутным промежутком). Между сериями животное помещали в клетку под лампой для согревания и высушивания шерсти. Сразу после обучения крысу относили в другую комнату на установку «карусель» для депривации сна. Через 1 сутки проводили тестирование сохранности памятных следов, для чего

предъявляли одну пробу, при которой крысу помещали в квадрант, расположенный по диагонали к целевому квадранту, но теперь без платформы, и давали ей возможность плавать в течение одной минуты. Положение перемещающейся крысы регистрировали с помощью видеокамеры, подвешенной над бассейном; оцифрованные данные сохраняли на компьютере и после эксперимента обрабатывали с помощью программы EthoVision XT.

Для бесстрессорной тотальной депривации сна использовали установку с медленно вращающимся над водой горизонтальным диском (так называемую «карусель»), разработанную в лаборатории Rechtschaffen (1983; см.: Rechtschaffen, Bergman, 2002), в ее поведенческой модификации, предложенной Lan et. al. (2001), а также Е.М. Руцковой и М.Л. Пигаревой (2009). Пара крыс помещается по обеим сторонам диска, разделенного неподвижной вертикальной перегородкой. Чтобы избежать столкновения с перегородкой и дальнейшего падения в воду, животное должно бодрствовать и перемещаться по своему полудиску в сторону, противоположную направлению вращения. В контрольной группе без депривации сна диск остается неподвижным, и животные могут спать. В течение пяти дней перед обучением проводили хэндлинг, затем два дня крыс приучали к «карусели» (диск вращался в разные стороны в случайном порядке по 5 минут с 5-минутной паузой в течение 60 минут, совершая пол-оборота в минуту). Таким образом, животные к началу экспериментов приучались ходить по вращающемуся диску, не падая в воду. В помещении с «каруселью» поддерживали световой режим 12/12 (включение и выключение освещения, соответственно, в 8 и 20 ч), который соответствовал световому режиму вивария. Момент включения света считали началом нового дня, в течение которого крысы 70% времени спят, а выключения – началом ночи, в течение которой они 70% времени бодрствуют. Температура воздуха в камерах была в пределах от 21 до 24 градусов; доступ к воде и пище не ограничивали. После 7 дневной адаптации животных проводили эксперименты с обучением, депривацией сна и контрольной серией (без депривации сна).

Обучение проводили с 17 до 20 часов, а тестирование сохранности памятных следов – в то же время через 1 сутки. Для депривации сна крысу помещали на диск «карусели», который вращался в разные стороны по 30 секунд с 15-секундной паузой в течение 24 часов. Через 24 часа животных перемещали на поведенческую установку для тестирования сохранности памятных следов. Данные обрабатывали с помощью программы EthoVision XT. Оценивали

следующие поведенческие показатели: 1) продолжительность плавания крысы; 2) длина пути, пройденного крысой до нахождения платформы; 3) время пребывания крысы в целевом квадранте по отношению к другим трем квадрантам. Статистический анализ данных проводили с помощью пакета программ Statistica 6.0. Для показателей 1 и 2 подсчитывали значения средней арифметической и стандартной ошибки для каждой серии отдельно, формируя обобщенный показатель “навигационных” способностей крыс. Показатель относительного времени пребывания крысы в целевом квадранте (№ 4) по отношению к другим трем квадрантам, как основной когнитивный показатель, подсчитывали отдельно для животных контрольной группы и животных, лишенных сна. Для определения сохранности памятного следа (то есть для сопоставления среднего времени пребывания в четырех квадрантах через сутки после обучения) использовали однофакторный дисперсионный анализ с повторениями. В качестве последующего теста различия средних (post hoc) был выбран критерий “Newman-Keuls”. Для сравнения среднего времени пребывания в четвертом квадранте у лишенных и не лишенных сна крыс применяли t-критерий Стьюдента. Для сопоставления относительного времени пребывания в четвертом квадранте контрольной группы крыс использовали критерий рангов (Манна-Уитни).

Анализ суммарных данных, полученных при однодневном обучении, как модели для оценки быстрого обучения, показал изменение всех проанализированных поведенческих показателей. При обучении такие показатели, как средние величины продолжительности плавания крыс (1) и длина пути, пройденного крысой до нахождения платформы (2) уменьшались, а относительное время пребывания крысы в целевом квадранте по отношению к другим трем квадрантам (3) – увеличивалось. При тестирующей пробе на память через сутки после обучения было обнаружено, что среднее относительное время пребывания в целевом (четвертом) квадранте у контрольных крыс значительно превышало среднее время пребывания в каждом из трех квадрантов ($F(3,30)=3,16$; $p(F)=0,04$). По post hoc критерию вероятность неслучайного различия среднего относительного времени пребывания в целевом квадранте от времени пребывания в каждом из других квадрантов была достоверна ($p<.05$). Для лишенных сна крыс различие между средними значениями относительного времени пребывания в каждом квадранте было статистически незначимым ($F(3,24)=3,24$; $p(F)=0,24$), то есть проявление памятных следов было недостоверным. Сравнение среднего вре-

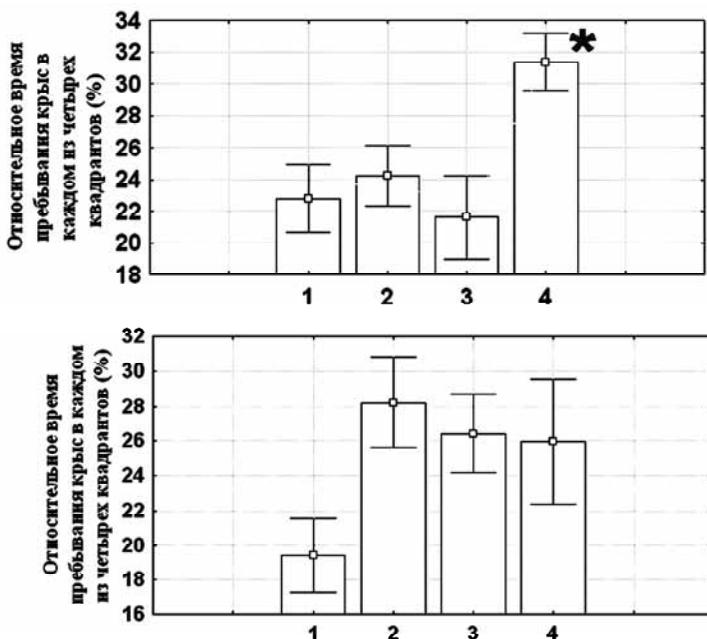


Рис. 1.

мени пребывания в четвертом квадранте у лишенных сна и контрольных крыс не показало значимых различий ($r(t)=0,17$). Однако это отсутствие различия объяснялось нетипичным поведением одного животного в экспериментальной группе, что дало основание для применения критерия Манна-Уитни, который показал, что сумма рангов относительного времени (характеристика поведения контрольной группы животных) значительно превышает соответствующую величину для лишенных сна крыс ($r(U)=0,05$). Таким образом, можно сделать вывод, что через сутки после однодневного обучения наблюдается значимое увеличение среднего относительного времени пребывания в целевом квадранте у контрольных крыс; у лишенных сна крыс такое изменение может быть вызвано действием случайных факторов.

На рисунке 1 представлено относительное время пребывания контрольных (вверху) и лишенных сна (внизу) крыс в целевом (четвертом) квадранте по сравнению с остальными квадрантами через сутки после однодневного обучения. По вертикали – средняя по всем крысам величина относительного времени пребывания крыс

в четырех квадрантах; по горизонтали – номера квадрантов (* $p < .05$; $N=11$; Newman-Keuls post hoc test).

Полученные данные свидетельствуют о том, что тестирование крыс в бассейне Морриса (принудительное плавание с достижением скрытой платформы) эффективно даже при однодневном обучении. Памятный след сохраняется в течение суток и его закреплению (консолидации) препятствует лишение животных сна (тотальная депривация сна).

Работа поддержана грантами РФФИ (09-04-01633) и ОБН РАН.

Литература

- Зорина З.А., Полетаева И.И.* 2002. Элементарное мышление животных. М.: Аспект Пресс. 320 с.
- Ковальзон В.М.* 2009. Обучение и сон // Природа. №7. С.3-11.
- Руцкова Е.М., Пигарева М.Л.* 2009. Оценка эффективности метода «диск над водой» без обратной связи для депривации сна беременных и небеременных крыс // Журн. высш. нервн. деят. Т. 59. № 2. С. 245–251.
- Frick K.M. et al.* 2000. Mice are not little rats: species differences in a one-day water maze task // Learn.Mem. V. 11. No.16. P. 3461-3465.
- Guan Z. et al.* 2004. Sleep deprivation impairs spatial memory and decrease extracellular signal-regulated kinase phosphorylation in the hippocampus // Brain Res. V. 1018. P. 38-47.
- Lan Ch.-T. et al.* 2001. Influence of sleep deprivation coupled with administration of melatonin on the ultrastructure of rat pineal gland // Brain Res. V. 910. P.1-11.
- Morris R.G.M.* 1984. Development of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat // J. Neurosci. Meth. V. 11. P. 47-60.
- Rauchs G. et al.* 2005. The relationships between memory systems and sleep stages // J. Sleep Res. 14. P. 123-140.
- Rechtschaffen A., Bergman B.M.* 2002. Sleep deprivation in the rat: An update of the 1989 paper // Sleep. V. 25. P. 18-24.

РЕЖИМ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОПЫТНЫМИ НИШИ АЦМАУТ (ПУСТЫНЯ НЕГЕВ, ИЗРАИЛЬ) В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ

А.Н. Бабенко

Лаборатория биогеоценологии и исторической
экологии им. В.Н. Сукачева
E-mail: mnemosina_a@mail.ru

Пустыня Негев расположена в ближневосточном регионе, который является одним из древнейших культурных очагов Старого Света. Однако работы по реконструкции динамики аридных экосистем этого региона немногочисленны из-за недостатка традиционных для изучения объектов, например торфяных и озерных отложений. Важным источником информации для реконструкции истории экосистем являются зоогенные отложения, накапливающиеся в пещерах и нишах столетиями и тысячелетиями (Князев, 1979). Однако изучение таких отложений связано с рядом трудностей. Отложения могут выжигаться пастухами, из-за чего изменяется реальная картина скорости накопления отложений. А скорость роста отложения является важным показателем количества посещавших нишу животных. Кроме того, пыльцевые спектры зоогенного отложения могут отражать в большей степени состав кормов, а не региональную растительность. Поэтому установление режима использования укрытий копытными необходимо для избегания ошибок при интерпретации спорово-пыльцевых спектров и динамики скорости роста отложения с целью реконструкции растительности и оценки влияния скотоводства на древние экосистемы. Основные задачи исследования: 1) определение сезонности использования ниши копытными, 2) выделение периодов посещения ниши домашним и диким скотом, 3) изучение доли сгорания помета при сжигании и реконструкция скорости накопления отложения, 4) сравнение полученных результатов с археологическими данными и динамикой доли пыльцы подорожника как индикатора влияния выпаса на растительный покров района исследования.

Отложение Ацмаут, сформировалось в нише, расположенной в верхней части северного обрыва эрозионного кратера Махтеш-Рамон (Центральный Негев, 30°36,458' с.ш., 34°48,438' в.д.). Современные климатические условия пустыни Негев характеризуются жарким летом и относительно холодной зимой. Сезон дождей длится обычно с октября по май, среднее годовое количество осадков в

районе ниши не превышает 100 мм (Hillel, 1982.). Центральный Негев покрыт разреженной растительностью, доминируют *Artemisia herba-alba*, *Zigophyllum dumosum*, *Reaumuria negevensis*, *Anabasis siriaca* (Danin, 1983).

Материалы и методы. Отложение Ацмаут представляет собой чередование зольных, пометных и щебнистых горизонтов. Его мощность составляет 108 см (рис. 1). Толща на одну треть состоит из щебнистых горизонтов. Зольные горизонты занимают около 35% профиля. Около трети отложения представлена слоями уплотненного помета с включениями хорошо сохранившегося помета домашнего мелкого рогатого скота и горного козла (*Capra ibex*) (Rosen et al., 2005; Бабенко и др., 2007).

Для лабораторного изучения послойно по всему профилю отобрано 25 образцов. Радиоуглеродный и спорово-пыльцевой анализ проведены согласно стандартным методикам (Бабенко и др., 2007). Проведен эксперимент по определению степени сгорания помета с целью установления скорости накопления зольных слоев. В муфельной печи сжигался материал из верхнего пометного слоя (17–20 см) при температуре 300, 400 и 600 °С с 3–4-кратной повторностью.

Результаты. В отложении Ацмаут сделано 10 радиоуглеродных датировок (рис. 1). Отложение накапливалось около шести тысяч лет с конца V тыс. до н.э. до середины 20 в. н.э. Отложение накапливалось неравномерно. Наибольшая скорость отмечается в периоды формирования пометных горизонтов. Доминирующими типами палиноморф пыльцевой диаграммы отложения (рис. 1) являются маревые (Chenopodiaceae), крестоцветные (Cruciferae), злаки (Gramineae), лилейные (Liliaceae s.l.), сложноцветные (Compositae) и полынь (*Artemisia*) (Rosen et al., 2005; Бабенко и др., 2007; Babenko, Khassanov, 2007).

В таблице 1 представлены данные, отражающие уменьшение массы материала из пометного слоя после сжигания. Измерение объема проводилось при температуре 300°C. Объем исходного материала после сжигания уменьшился на 26,71%. Таким образом, доля уменьшения помета при сжигании по массе и объему сходна. Так как температура, при которой выжигались пометные слои не известна, то для пересчета взято среднее арифметическое после всех сжиганий. Пересчитанная скорость накопления зольных слоев выше, чем в соседних пометных (на 3–3,5 см/100 лет). Это может

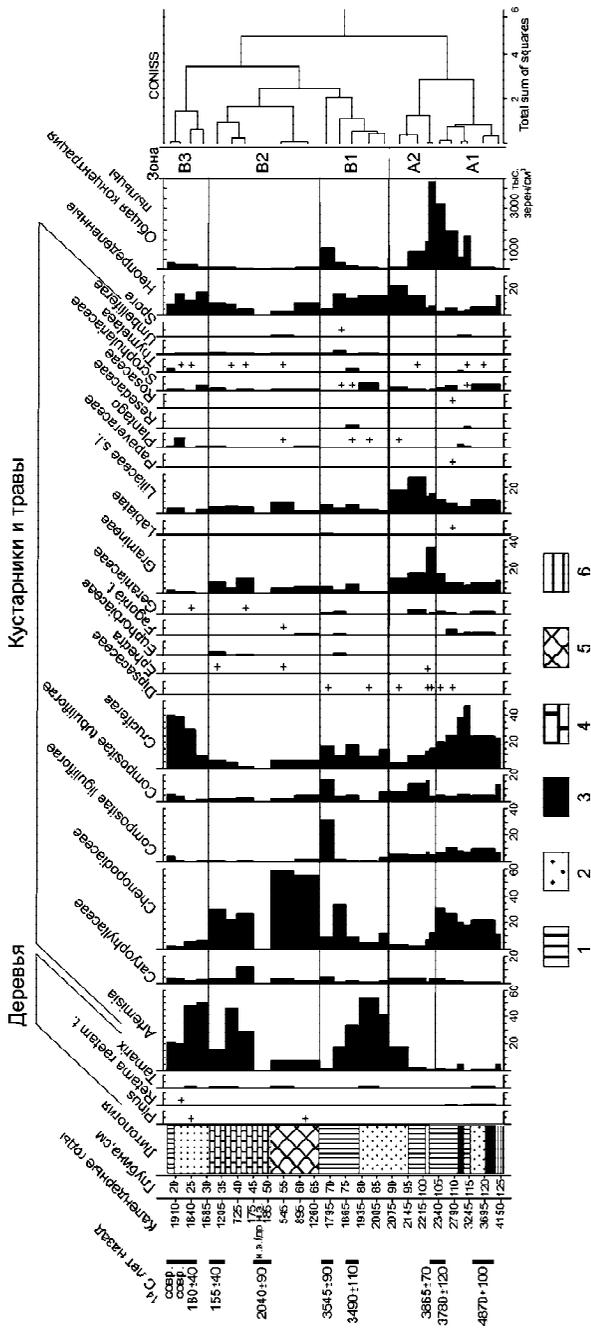


Рис. 1. Структура и пыльцевая диаграмма зоогенного отложения Аймаут. Слой: 1 - помет; 2 - сыпучие зольные слои с включениями древесного угля и мелкого щебня; 3 - обожженный помет с включениями древесного угля; 4 - щебнисто-мелкоземный с рассеянным включением помета; 5 - спрессованный щебнисто-мелкоземный без явной примеси помета; 6 - рыхлый щебнисто-мелкоземный без явной примеси помета.

Таблица 1. Доля сгорания помета по массе

Т °С	№				
	1	2	3	4	Х _{ср}
300	33,27%	23,47%	31,60%		29,45%
300	25,03%	23,16%	23,03%	24,30%	23,88%
400	39,01%	31,02%	34,33%	34,46%	34,70%
600	47,02%	42,14%	45,68%	38,53%	43,34%

указывать на то, что в периоды формирования зольных слоев ниша использовалась интенсивнее, из-за чего могла возникать необходимость выжигания накопившегося помета. Вероятно, при накоплении в нише большого количества помета пастухи сжигали его. Данный способ очистки практикуется на Северном Кавказе (Гамкредидзе, 1986) и на юго-западе Иордании (Simms, Russell, 1997). С наибольшей скоростью формировались слои 104–67 см (нач. 23–сер. 18 вв. до н.э.) и 27–17 см (нач. 19–середина 20 вв. н.э.) (рис.2).

Обсуждение. Ограниченность растительных ресурсов в аридных условиях приводит к необходимости использовать пастухами временных стоянок в разные сезоны. Установить сезонность использования ниши копытными можно на основании данных о се-

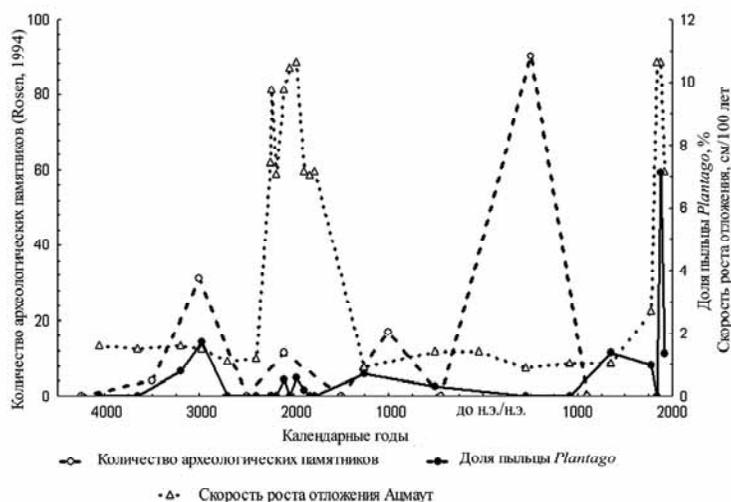


Рис. 2. Динамика доли пыльцы *Plantago*, скорости роста отложения Ацмаут и количества археологических памятников в окрестностях Махтеш-Рамона (Rosen, 1994).

зонном развитии растительности пустыни и пыльцевого анализа. В современных условиях на большей части пустыни Негев в растительном покрове доминируют ветроопыляемые виды *Chenopodiaceae* и *Artemisia*, цветущие в основном летом и осенью (Danin, 1983). Однако в спектрах отложения Ацмаут доминируют также злаки, крестоцветные, лилейные и сложноцветные (рис. 1). Основная часть видов этих семейств в пустыне Негев в современных условиях цветет в феврале-мае (сезон массового цветения). Согласно палеоклиматическим данным за последние 7,5 тысяч лет условия произрастания растений в данном регионе значительно не менялись (Migowski et al., 2006). Таким образом, учитывая суммарную долю пыльцы *Cruciferae*, *Liliaceae* и *Compositae* (исключая *Artemisia*) в спектрах отложения, можно восстановить сезонность использования ниши копытными: 1) в сер. 22–кон. 19 вв. до н.э. (71–95 см) и в сер. 18 в. до н.э. – сер. 19 в. н.э. (23–67 см) ниша Ацмаут посещалась животными преимущественно круглый год, 2) в сер. 42 – сер. 22 вв. до н.э. (95–125 см), в кон. 19 – сер. 18 вв. до н.э. (67–71 см) и в сер. 19 – сер. 20 вв. н.э. (17–23 см) ниша использовалась преимущественно весной.

Важным аспектом при реконструкции режима использования ниш копытными является скорость накопления отложения. В случае посещения укрытия дикими копытными отложение накапливается медленно, так как в районе исследования дикие козлы не образуют больших групп. Быстрое накопление помета в нише может указывать на ее использование человеком для укрытия мелкого рогатого скота (Динесман и др., 1989). Таким образом, для установления режима использования ниши Ацмаут копытными следует сопоставить результаты исследования с археологическими данными (рис. 2).

Увеличение доли пыльцы *Plantago* в пыльцевых спектрах изученного зоогенного отложения происходило в конце IV – начале III тыс. до н.э., в конце III тыс. до н.э., с середины II до начала I тыс. до н.э., в 5–10 вв. н.э. и 17–19 вв. н.э. Эти периоды практически полностью совпадают с тремя “эпизодами заселения” (Rosen, 1994) (рис. 2) и с приходом в пустыню Негев племен бедуинов в 17–18 вв. н.э. (Bailey, 1985).

Пастухи, населявшие Центральный Негев в кон. IV–нач. III тыс. до н.э., использовали временные стоянки (Rosen, 1994). Это также согласуется с установленной сезонностью использования ниши. Такое использование пастбищ домашним скотом является характерной чертой скотоводства в аридных условиях (Kozloff, 1981).

Однако в течение рассмотренного периода скорость накопления пометных слоев низкая, т.к. территория зимне-весеннего выпаса может посещаться раз в 10 лет (Kozloff, 1981).

В конце III тыс. до н.э. домашние животные также посещали ниши, однако режим использования укрытий меняется с весеннего на круглогодичный, а скорость накопления пометных и зольных слоев увеличивается (рис.2). Причиной изменений могут быть особенности хозяйственного уклада и климатические условия. Основой экономики этого периода являлось не сельское хозяйство, а торговля и производство медных изделий (Haiman, 1996). На конец III тысячелетия до н.э. приходится уменьшение количества осадков (Migowski et al., 2006). Отсутствие водных ресурсов и изменения в материальной культуре людей могли привести к более оседлому образу жизни. Вероятнее всего стада были небольшие и паслись круглогодично на окрестных пастбищах. Сезонное использование ниши домашними козами и овцами вновь возобновляется с увеличением осадков в регионе (Migowski et al., 2006).

С сер. 18 в. до н.э. до нач. 19 в. н.э. ниша Ацмаут использовалась в основном дикими копытными, посещавшими нишу в течение всего года, скорость роста отложения низкая. Однако динамика доли пыльцы *Plantago* указывает на усиление пастбищной нагрузки в сер. II – сер. I тыс. до н.э. и в кон. 16 – сер. 20 вв. н.э. (рис.2). В первом случае на территории Центрального Негева существовало полусоседное скотоводство (Haiman, 1994). Во втором случае увеличение доли пыльцы *Plantago* совпадает с приходом на территорию пустыни Негев большой группы племен бедуинов (Bailey, 1985). С этим же связано возрастание скорости роста отложения с сер. 19 до сер. 20 вв. н.э. Ниша вновь используется домашним скотом преимущественно весной.

Несмотря на то, что на середину I тыс. н.э. приходится максимальное количество археологических памятников (Rosen, 1994), увеличение доли пыльцы *Plantago* в спектрах в этот период не происходит (рис.2). Это можно объяснить более интенсивным развитием земледелия с середины I тыс. до н.э. до середины I тыс. н.э. (Rosen, 1994).

Таким образом, основываясь на результатах исследования зоогенного отложения ниши Ацмаут и археологических данных, установлено: 1) дикие копытные посещали нишу круглогодично на протяжении всего периода формирования отложения; 2) пастухи использовали нишу для укрытия коз и овец в зимне-весенний период (сер. 42-сер. 22 вв. до н.э., кон. 19 – сер. 18 вв. до н.э. и сер. 19 – сер. 20 вв. н.э.) и круглогодично (сер. 22 – кон. 19 вв. до н.э. и 19 – сер.

19 вв. н.э.); 3) ниша практически не использовалась домашним скотом с сер. 18 в. до н.э. до нач. 19 в. н.э., 4) динамика доли пыльцы подорожника совпадает с периодами развития скотоводства на территории Центрального Негева.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00196) и Программ: «Происхождение и эволюция биосферы», «Биоразнообразие и динамика генофондов», «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

Литература

- Бабенко А.Н., Киселева Н.К., Плахт И., Розен С., Савинецкий А.Б., Хасанов Б.Ф.* 2007. Реконструкция растительного покрова центральной части пустыни Неgev (Израиль) в голоцене по данным пыльцевого анализа зоогенного отложения Ацмаут // Экология. № 6. С. 417–426.
- Гамкрелидзе Б.В.* 1986. Из истории скотоводства горной Ингушетии // Кавказский этнографический сборник. Тбилиси: Т. 2. С. 237–247.
- Динесман Л.Г., Киселева Н.К., Князев А.В.* 1989. Зоогенные отложения в пещерах Монголии // История степных экосистем Монгольской Народной Республики. М.: С. 36–89.
- Князев А.В.* 1979. Исследование зоогенных отложений пещер для выяснения истории биогеоценозов / Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, С. 129–141.
- Babenco A., Khassanov B.* 2007. The absolute chronology of the zoogenic deposits from the Negev Desert (Israel) // Geochronometria., V. 28. P. 47–53.
- Bailey C.* 1985. Dating the Arrival of the Bedouin Tribes in Sinai and the Negev. J.E.S.H.O. 28. P. 20–49.
- Danin A.* 1983. Desert vegetation of Israel and Sinai. Jerusalem. 133 pp.
- Haiman M.* 1994. The Iron Age II Sites of the Western Negev Highlands // The Israel Exploration Journal. 44. P. 36–61.
- Haiman M.* 1996. Early Bronze Age IV Settlement Pattern of the Negev and Sinai Deserts: View from Small Marginal Temporary Sites // Bulletin of the American Schools of Oriental Research. 303. P. 1–32.
- Hillel D.* 1982. Negev: Land, Water and Life in a Desert Environment. New York, Praeger Scientific: 269 pp.
- Kozloff B.* 1981. Pastoral nomadism in Sinai: An ethno-archaeological study. Production Pastorale Et Societe: Bulletin D'Ecologie Et D'Anthropologie Des Societes Pastorales. 8. P. 19–24.
- Migowski C., Stein M., Prasad S., Negendank J.F.W., Agnon A.* 2006. Holocene climate variability and cultural evolution in the Near East from the Dead Sea sedimentary record. Quaternary Research 66 No 3. P. 421–431.
- Rosen S.A.* 1994. The Israel antiquities authority. The archeological survey of Israel. Jerusalem. English p. 1–79, Hebrew p. 1–135.

Rosen S.A., Savinetsky A.B., Plakht Y., Kisseleva N.K., Khassanov B.F., Pereladov A.M., Haiman M. 2005. Dung in the Desert: Preliminary Results of the Negev Holocene Ecology Project // *Current Anthropology*. 46. No 2. P. 317-327.

Simms S.R., Russell K.W. 1997. Tur Imdai Rockshelter: Archaeology of Recent Pastoralists in Jordan // *Journal of Field Archaeology*. 24. P. 459-472.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЗАПАДНОЙ ГРУППИРОВКИ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ ТАЙМЫРА: ПОЛИМОРФИЗМ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА мтДНК

А.И. Баранова

Кабинет методов молекулярной диагностики

E-mail: rautaratsu@yandex.ru

Введение. Северный олень (*Rangifer tarandus*) представлен двумя формами – дикой и домашней. В Евразии ареал дикого северного оленя расположен в тундровой и таежной зонах северных регионов от Камчатки до Скандинавского полуострова и на многих арктических островах. (Данилкин, 1999) Некогда сплошной ареал этого вида в настоящее время представлен рядом изолированных очагов. Численность большинства популяций дикого северного оленя постоянно сокращается. На Таймыре обитает крупнейшая популяция дикой формы *Rangifer tarandus*, численность которой на конец XX в. составляла около 600 тысяч особей (Михайлов и др., 2008). В этой популяции на основании мест обитания и путей миграции выделяют западную и восточную группировки. В настоящее время численность западной группировки в связи с интенсивным хозяйственным освоением региона снижается (Колпашиков и др., 2008). В результате резкого сокращения численности велика вероятность снижения уровня генетического разнообразия. Очевидно, что данные по генетическому разнообразию могут быть использованы для мониторинга общего состояния данной группировки.

Изучение генетической изменчивости имеет большое значение для оценки жизнеспособности популяции. Кроме того, данные, полученные для многочисленных популяций дикой формы *Rangifer tarandus*, могут быть использованы для сравнительной оценки уровня генетического разнообразия различных по размеру популяций диких и домашних форм данного вида.

Хотя были получены некоторые данные о генетической изменчивости северных оленей Таймыра, (Шубин, Ефимцева, 1988; Кузнецова и др., 2007), данные о генетическом разнообразии ее отдельных группировок практически отсутствуют.

Цель данной работы – на основании изучения полиморфизма контрольного региона мтДНК исследовать генетическое разнообразие западной группировки диких северных оленей Таймыра.

Материалы и методы. Материалом для данной работы послужили 49 образцов из мышц, хранящихся в этиловом спирте, и ку-

сочков сухих шкур дикого северного оленя. ДНК выделяли стандартным методом лизирования с использованием протеиназы К и очистки фенол/хлороформом. Для ПЦР использовали праймеры RTL и RTH, специально разработанные для амплификации наиболее изменчивого фрагмента контрольного региона мтДНК северного оленя (Flagstad, Roed, 2003). Очистка ПЦР продукта проводилась путем осаждения раствором ацетата аммония в этаноле.

Определение нуклеотидных последовательностей проводили методом автоматического секвенирования с использованием набора BigDye Terminator 3.1. на генном анализаторе АВ 3130 (Applied Biosystems).

Выравнивание последовательностей проводили вручную с помощью программы BioEdit (Hall, 1999), для статистической обработки и построения дерндрогамм применяли программы MEGA 4.1 (Tamura et al., 2007), Arlequin (Excoffier et al., 2005) и Network 4.5.1 (Bandelt et al., 1999).

Результаты. Для 49 образцов получены последовательности контрольного региона мтДНК длиной 473 н.п. При выравнивании этих последовательностей

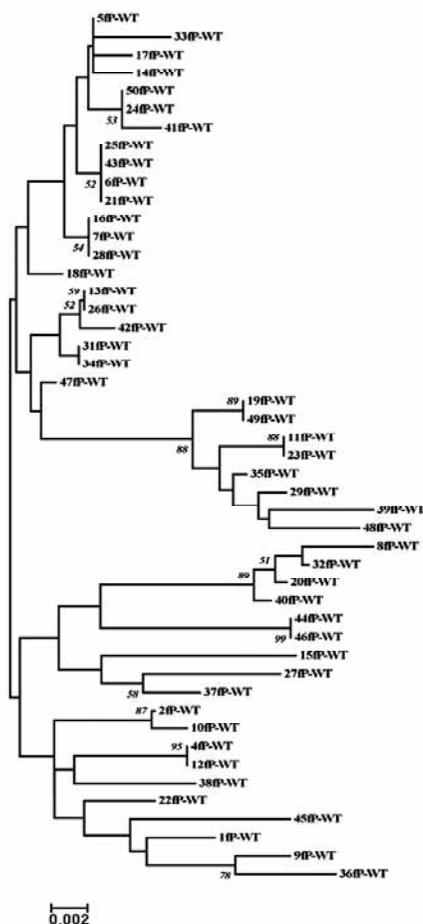


Рис. 1. Дерево ближайшего связывания (Neighbor-Joining) нуклеотидных последовательностей фрагмента контрольного региона (473 пн) мтДНК дикого северного оленя, построенное с использованием двухпараметрической модели Кимуры. В узлах – значения бутстрэп поддержки (1000 повторов).

выявлено 47 переменных позиций, из них 44 трансверсии и 3 трансзиции. Выявлено 33 парсимониально-информативные (встречающиеся не менее, чем в двух последовательностях) замены. Всего описано 36 гаплотипов, отличающихся между собой на 1-17 пн. Гаплотипов, встречающихся в двух образцах, встречено 7 (19,5%), в трех – 2 (5,5%), в четырех – 1 (2,8%), уникальных гаплотипов (обнаруженных только в единичных образцах) – 26 (72%). Филогенетические отношения между полученными нуклеотидными последовательностями (гаплотипами) приводятся на рис. 1.

Нуклеотидная изменчивость данной выборки составила 0,018 +/- 0,0032, гаплотипическая (генная) – 0,9870 +/- 0,0080. В работе Роеда с соавторами (Roed et al., 2009) с использованием того же молекулярного маркера была определена нуклеотидная и гаплотипическая изменчивость для различных популяций дикого северного оленя Евразии. В среднем нуклеотидная изменчивость варьируется в пределах от 0,000 до 0,010. Показатель нуклеотидной изменчивости, близкий к полученному нами для западной группировки таймырской популяции диких северных оленей, отмечен только в двух популяциях юго-запада Норвегии. Однако гаплотипическая изменчивость в этих популяциях ниже, чем в исследованной нами группировке дикого северного оленя.

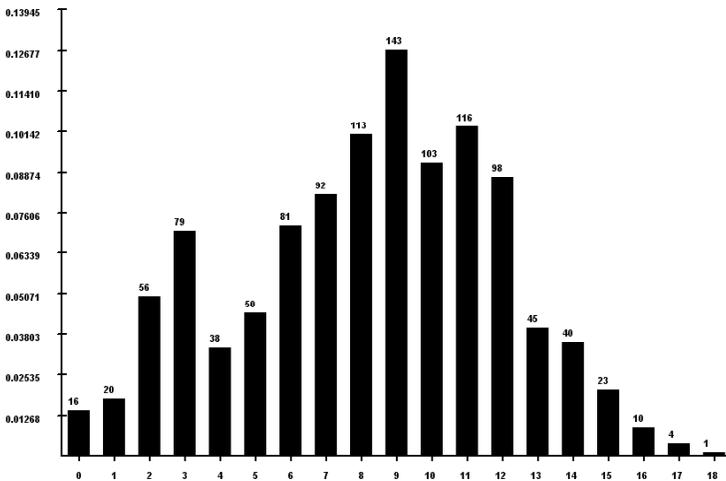


Рис.2. Частота парных различий между нуклеотидными последовательностями фрагмента контрольного региона мтДНК северного оленя из западной группировки Таймыра.

Дополнительно был проведен анализ характера распределения частот парных различий (Mismatch distribution) между полученными нуклеотидными последовательностями, позволяющий исследовать особенности истории формирования данной группировки. Паттерн распределения частоты парных различий между нуклеотидными последовательностями фрагмента контрольного региона мтДНК данной выборки (рис.2) свидетельствует о том, что западная группировка дикого северного оленя Таймыра в течение длительного периода существования не претерпевала резкого и длительного снижения численности.

Таким образом, анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК исследованной выборки образцов дикого северного оленя показал высокий уровень генетического разнообразия западной группировки диких северных оленей Таймыра.

Данная работа проводилась при финансовой поддержке Программы ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (2009-1.1-141-063-021) и Программы Президиума РАН Биоразнообразии (подпрограмма «Генофонды и динамика генофондов»). Автор выражает благодарность Л.А. Колпащикову за помощь в сборе образцов, Н.В. Кол, предоставившую для анализа выделенную ДНК северных оленей и М.В. Холодовой за руководство работой.

Литература

- Данилкин А.А. 1999. Олени (Cervidae) // Млекопитающие России и сопредельных регионов М.: ГЕОС. 552с.
- Колпащиков Л.А., Мухачев А.Д., Марцеха Е.В., Базелянская Т.П., Мамонов А.В. 2008. Эколого-морфофизиологическая характеристика диких северных оленей восточного Таймыра // Биологические ресурсы крайнего севера: современное состояние и перспективы использования: Сборник научных трудов / РАСХН СПб.: ГУАП.–СПб. С. 36-44с.
- Михайлов В.В., Колпащиков Л.А., Шапкин А.М. 2008. Проблемы контроля и управления популяцией диких северных оленей в современных социально-экономических условиях на севере средней Сибири // Биологические ресурсы крайнего севера: современное состояние и перспективы использования: Сборник научных трудов / РАСХН СПб.: ГУАП.–СПб. С. 23-35.
- Шубин П.Н., Ефимцева Э.А. 1988. Биохимическая и популяционная генетика северного оленя. Л.: «Наука». С. 103.
- Bandelt H. J., Forster P., Rohl A. 1999. Median-Joining Networks for inferring Intraspecific Phylogenies. Mol. Biol. Evol. №16 (1). P. 37-48.

- Excoffier L., Laval G., Schneider S.* 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // *Evolutionary Bioinformatics Online*, V. 1. P. 47–50.
- Flagstad, O. & Roed, K. H.* 2003. Refugial origins of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 57. P. 658–670.
- Hall, T.A.* 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41. P. 95-98.
- Roed K. H., Flagstad .III, Nieminen M., Holand III., Dwyer M.-J., Rov N., Vila C.* 2008. Genetic analyses reveal independent domestication origins of Eurasian reindeer // *Proc. R. Soc. B.* V. 275. P. 1849-1855.
- Tamura K., Dudley J., Nei M & Kumar S.* 2007. *MEGA4*: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* V. 24. P. 1596-1599.

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.И. Бастраков

Лаборатория почвенной зоологии
и экспериментальной энтомологии

E-mail: bastrakov85@mail.ru

Данная работа является частью проекта «Оценка состояния развития основ мониторинга и охраны наземных экосистем Западной Сибири», и посвящена изучению населения и экологии жужелиц зональных таежных и интразональных пойменных биоценозов района среднего Иртыша. Исследования проводились в июле – августе 2004–2009 гг. Район исследования – Тюменская область Уватский район ТБС РАН «Миссия».

Для проведения исследований было выбрано 4 пробных участка, два – таежных и три – пойменных, типичных для данного района: №1 – плакорный ельник с пихтой чернично-майничково-осоковый; № 2 – пихтово-еловом лес с березой, чернично-осоковый на склоне возвышенности; №3 – заросли 20–25 летнего ивняка на низкой пойме; №4 – осиново-березовый лес на высокой пойме.

Основным методом сбора материала были ловушки Барбера. На для каждой площадки экспонировалось по 10 ловушек Барбера с фиксирующей жидкостью (4% раствор формалина) (Тихомирова, 1975). Для более полного выявления состава населения жужелиц так же проводились общие фаунистические сборы и в других таежных и пойменных сообществах.

За весь период исследования с 2004 по 2009 года в районе исследования было обнаружено 89 видов жужелиц принадлежащих к 31 родам (Таб. 1). Наиболее разнообразным по видовому составу был род *Vembidion* (15 видов). Для других родов было отмечено - *Agonum* – 8 видов, *Pterostichus* – 8 видов, *Amara* – 7 видов, *Carabus* – 6 видов, *Harpalus* – 3 вида, *Calathus* – 3 вида, *Cilindela* – 3 вида, *Badister* – 3 вида, *Dyschiriodes* – 3 вида. Число видов в остальных родах, было не более чем 2.

За весь период исследования в таежных биоценозах был отмечен 20 видов. Показатель динамической плотности жужелиц в разные годы исследования в этих сообществах изменялся не значительно. Так, в плакорном ельнике с пихтой динамическая плотность в июле изменялась от 67 (2007 г) до 110 (2006 г) экз./100 лов.-сут.; а в августе – от 42 (2009 г) до 121 (2006) экз./100 лов.-сут. В пихто-

Таблица 1

Виды жуэлиц	Тайга	Пойма
<i>Cylindera germanica</i> (L., 1758)		+
<i>Cylindera hybrida</i> (L., 1758)		+
<i>Cylindera campestris</i> L., 1758		+
<i>Pelophila borealis</i> (Paykull, 1790)		+
<i>Leistus terminatus</i> (Hellw. in Panz., 1793)	+	
<i>Nebria livida</i> (Linnaeus, 1758)		+
<i>Nebria rufescens</i> (Ström, 1768)		+
<i>Calasoma investigator</i> (Illiger, 1798)		+
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758		+
<i>Carabus glabratus</i> Payk., 1790	+	
<i>Carabus aeruginosus</i> Fisch., 1820	+	
<i>Carabus canaliculatus</i> (Adams, 1812)	+	
<i>Carabus menetriesi</i> Fald., 1827		+
<i>Carabus cancellatus</i> Ill., 1798	+	
<i>Cychrus caraboides</i> (L., 1758)	+	
<i>Elaphrus riparius</i> (Linnaeus, 1758)		+
<i>Elaphrus cupreus</i> Duft., 1812		+
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)		+
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
<i>Dyschiriodes globosus</i> (Hbst., 1783)		+
<i>Dyschiriodes subarcticus</i> (Lindr., 1961)		+
<i>Dyschiriodes tristis</i> (Stephens, 1827)		+
<i>Brosicus cephalotes</i> (L., 1758)		+
<i>Blemus discus</i> (Fabricius, 1792)		+
<i>Epaphius rivularis</i> (Gyllenhal, 1810)		+
<i>Epaphius secalis</i> (Payk., 1790)	+	+
<i>Asaphidion flavipes</i> (L., 1761)		+
<i>Asaphidion pallipes</i> (Duft., 1812)		+
<i>Bembidion quadrimaculatum</i> (L., 1761)		+
<i>Bembidion argenteolum</i> (Ahrens, 1812)		+
<i>Bembidion striatum</i> (Fabricius, 1792)		+
<i>Bembidion litorale</i> (Olivier, 1790)		+
<i>Bembidion sibiricum</i> (Dejean, 1831)		+
<i>Bembidion gilvipes</i> (Sturm, 1825)		+
<i>Bembidion schueppelii</i> (Dejean, 1831)		+
<i>Bembidion doris</i> (Panzer, 1797)		+
<i>Bembidion semipunctatum</i> (Donovan, 1806)		+
<i>Bembidion dentellum</i> (Thunberg, 1787)		+
<i>Bembidion transparens</i> (Gebl., 1829)		+
<i>Bembidion guttula</i> (F., 1792)		+
<i>Bembidion striatum</i> (F., 1792)		+
<i>Bembidion gilvipes</i> (Sturm, 1825)		+
<i>Bembidion schueppelii</i> (Dej., 1831)		+
<i>Patrobus assimilis</i> Chaud., 1844		+
<i>Patrobus atrorufus</i> (Ström, 1768)	+	+
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)		+
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	+	+
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	+	+
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)		+
<i>Pterostichus gracilis</i> (Dejean, 1828)		+
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (F., 1787)	+	+
<i>Pterostichus diligens</i> (Sturm, 1824)	+	
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panz., 1796)	+	
<i>Pterostichus laticollis</i> (Motsch., 1844)		+
<i>Calathus erratus</i> (Sahlberg, 1827)		+
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)		+
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	+	

Agonum impressum (Panzer, 1797)		+
Agonum dolens (Sahlberg, 1827)		+
Agonum piceum (Linnaeus, 1758)		+
Agonum micans (Nicolai, 1822)		+
Agonum fuliginosum (Panzer, 1809)	+	
Agonum viduum (Panz., 1797)		+
Agonum sexpunctatum (L., 1758)		+
Agonum obscurum (Herbst, 1784)		+
Platynus assimilis (Paykull, 1790)		+
Platynus krynickii (Sperk, 1835)		+
Synuchus vivalis (Illiger, 1798)	+	+
Amara majuscula Chaudoir, 1850		+
Amara familiaris (Duft., 1812)		+
Amara similata (Gyll., 1810)		+
Amara brunnea (Gyll., 1810)	+	+
Amara littorea (C.Thoms., 1857)		+
Amara eurynota (Panz., 1796)		+
Amara spreta (Dej., 1831)		+
Anisodactylus signatus (Panz., 1796)		+
Stenolophus mixtus (Hbst., 1784)		+
Stenolophus discophorus (Fisch., 1823)		+
Acupalpus parvulus (Sturm, 1825)		+
Harpalus rufipes (Duftschmid, 1812)		+
Harpalus latus (L., 1758)		+
Harpalus quadripunctatus Dejean, 1829		+
Chlaenius nitidulus (Schrank, 1781)		+
Chlaenius nigricornis (Fabricius, 1787)		+
Oodes helopioides (F., 1792)		+
Badister bullatus (Schrank, 1798)		+
Badister meridionalis (Puel, 1925)	+	+
Badister unipustulatus (Bon., 1813)		+
Dromius quadraticollis (A.Mor., 1862)	+	

во-словом лесу с березой данный показатель в июле изменялся от 31 (2008 г.)– до 134 (2004 г.) экз./100 лов.-сут.; в августе – от 23 (2005 г.) до 61 (2008 г.) экз./100 лов.-сут. (Рис.1). Проведенный дисперсионный анализ статистически значимых изменений в таежных биоценозах, в разные годы исследования не выявил. На протяжении всего периода исследования, состав доминантных видов, таких как *Calathus micropterus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Eraphius secalis* в таежных биоценозах практически не изменялся.

Пойменные биоценозы характеризуются значительно более высокими показателями динамической активности (более чем в 3 раза), и большим видовым разнообразием жужелиц, по сравнению с таежными сообществами. За весь период исследования в пойменных биоценозах было отмечено 77 видов жужелиц. В пойменных биоценозах отмечены также значительные сезонные колебания активности жужелиц.

В осиново-березовом лесу на высокой пойме показатели динамической активности варьировали, в июле от 89 (2008 г.) до 677 (2006 г.) экз./100 лов.-сут.; в августе – от 63 (2004 г.) до 848 (2006 г.) экз./100 лов.-сут. (Рис. 2).

Рис. 1 Динамическая плотность жужелиц в ельнике с пихтой и в пихтово-еловом лесу с березой в июле - августе 2004 - 2009 гг.

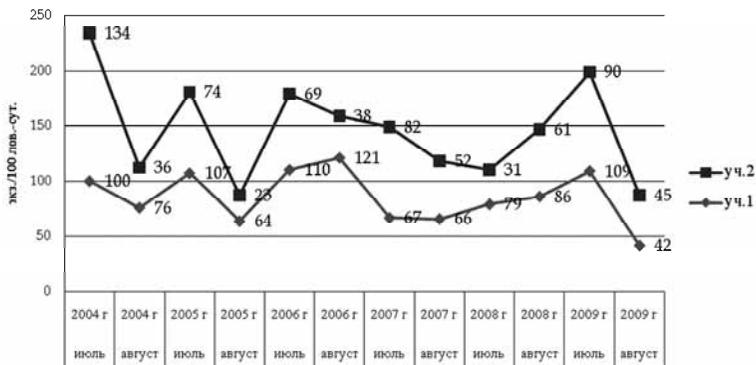
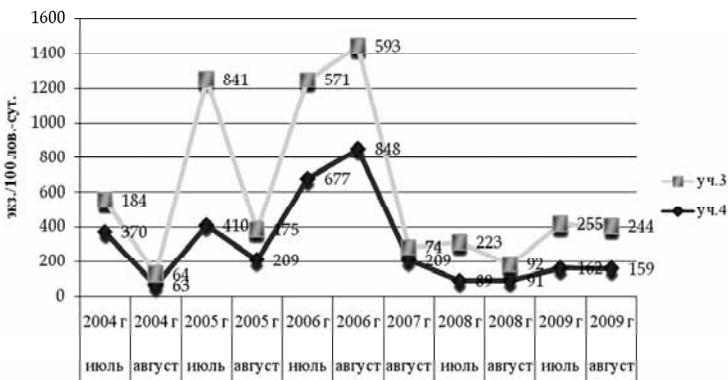


Рис.2 Динамическая плотность жужелиц в осиново-березовом лесу на высокой пойме и в зарослях ивняка на низкой пойме июле-августе 2004 - 2009 гг.



Заметный спад уловистости до 74 экз./100 лов.-сут. был отмечен в 2007 году. Он обусловлен высоким и длительным паводком, в результате чего сообщества высокой поймы оказались затоплены на весьма длительный период (почти 2 месяца). После спада паводковых вод в низинах высокой поймы образовались пойменные болота и различные временные водоемы.

В зарослях ивняка на низкой пойме динамическая плотность в июле изменялась от 184 (2004 г.) до 841 (2005 г.) экз./100 лов.-сут.; в августе – 64 (2004 г.) до 593 (2007 г.) экз./100 лов.-сут. Сообщества низкой поймы являются наиболее динамичными среди всех изучаемых биоценозов и показатели активности жужелиц и состав видов-доминантов, в разные годы исследования, заметно изменя-

лись. Так, в 2004 году в молодом тальнике на приусловом валу доминировали *Epaphius secalis*, *Pterostichus niger* и *Oxytelus obscurus*. В 2005 году преобладали *Epaphius secalis* и *Nebria livida*. В 2006 году – *Epaphius secalis* и *Pterostichus niger*. После длительного затопления 2007 года в молодом тальнике на приусловом валу доминировали *Pterostichus niger* и *Platynus assimilis*. В 2009 году доминировал *Platynus assimilis*. Ежегодная смена видов-доминантов в первую очередь связана с практически ежегодным затоплением данного участка.

Пользуюсь случаем, хочу выразить искреннюю благодарность научному руководителю доценту Л. Б. Рыбалову, а так же профессору Макарову К.В., за помощь в определении жужилиц.

Литература

- Тихомирова А.Л. 1975. Учет почвенных беспозвоночных // В сб. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука.С. 73-85.
- Kryzhanovskij O.L. 1995. A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae) / Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilinkov V.G. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers. 271p.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМУЛ ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ ПЛОТВЫ
RUTILUS RUTILUS (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) И ЛЕЩА
ABRAMIS BRAMA (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) ПРИ
РАЗВИТИИ В РАЗНЫХ РЕЖИМАХ СКОРОСТИ ОНТОГЕНЕЗА
(ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМ ДАННЫМ)**

А.А. Болотовский¹, Б.А. Лёвин^{1,2}

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

² Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий

Число глоточных зубов – стабильный и часто видоспецифичный признак, традиционно используемый в систематике этого обширного семейства (Берг, 1912; Vladykov, 1934; Howes, 1991). Однако, недавние эксперименты по влиянию тиреоидных гормонов (ТГ) на развитие крупного африканского усача *Labeobarbus intermedius* показали, что можно вызвать значительные изменения не только в относительно вариабельном признаке (число чешуй), но и в числе глоточных зубов и даже в количестве их рядов (Смирнов и др., 2006; Смирнов, Лёвин, 2007).

Цель настоящей работы – исследовать влияние разных режимов скорости онтогенеза на формирование дефинитивного состояния зубных формул на глоточных костях у двух видов сем. Cyprinidae, плотвы и леща, имеющих, в отличие от усача, однорядные зубы. Формула глоточных зубов плотвы направленно асимметрична: большая часть рыб имеет зубы с формулой 6–5. У леща, помимо наиболее распространенного фенотипа с однорядной формулой 5–5 (Решетников, 2003), изредка встречаются двурядные формулы глоточных зубов, которые, видимо, являются следствием внутривидовой изменчивости (Голубцов, Ильин, 1983).

Производители обоих видов отловлены в Рыбинском водохранилище вблизи пос. Борок, Ярославской области. Оплодотворение производили сухим способом (плотва – 15 мая 2007 года, лещ – 7 мая 2009 года). Потомство поместили в экспериментальные условия для развития в разных режимах скорости онтогенеза (Смирнов и др., 2006; Лёвин, Лёвина, 2008):

- 1) 1 нг/мл щелочной раствор трийодтиронина (Т₃) – группа ТГ;
- 2) 0,015–0,02 % раствор тиомочевины – гойтрогена, блокирующего синтетическую активность щитовидной железы – группа ТИО;
- 3) чистая вода – контроль.

До вылупления икру содержали в кристаллизаторах, затем личинок перенесли в 40 л. аквариумы с принудительной аэрацией.

Аквариумные условия содержания (температура, кислород, световой режим, плотность посадки, кормление) были одинаковы для всех экспериментальных групп. Ежедневно в аквариумах меняли около 1/2 объема воды, поддерживая концентрацию предъявляемых веществ. Первые два месяца рыб кормили зоопланктоном и артемией, впоследствии – комбикормом для форели Biomar.

Фиксированных рыб окрашивали в спиртовом растворе ализарина. После окраски рыб отмывали от спирта в воде и помещали для просветления в щелочной раствор (KOH). Для окончательного просветления, обработки и дальнейшего хранения все экземпляры помещали в 100% глицерин.

Из просветлённых препаратов через жаберные щели извлекали глоточные зубы с окружающими их тканями, которые просматривали под бинокляром Motic DM143-FBGG. Достоверность различий между группами считали, используя непараметрический критерий Колмогорова-Смирнова.

Потомство обоих видов из разных экспериментальных групп различалось по темпам развития. В группе ТГ развитие морфологических признаков (позвоночника, парных и непарных плавников) происходило быстрее, а в группе ТИО медленнее, чем в контроле. Развитие глоточных зубов плотвы в группах разного скоростного режима онтогенеза также проходило гетерохронно. Так, definitivo состояние глоточных зубов в контроле формируется к возрасту 45–50 дней после оплодотворения (dpf), в группе ТГ – раньше (40–45 dpf), а в группе ТИО – позже (50–55 dpf).

Формула глоточных зубов родителей плотвы – 6–5. Распределение вариантов формулы глоточных зубов в экспериментальном потомстве приведено в табл. 1. В контроле преобладала асимметричная формула 6–5 (94,4 %), редко – 5–5 (1,4%), либо 6–6 (4,2 %). В ТГ-группе наблюдается смещение модальной формулы глоточных зубов по сравнению с таковой в контроле. Типичная формула в этой группе – 5–5 (74,6%), формула 6–5 отмечена лишь у двух экземпляров (1,2 %). В ТГ-группе обнаружены также формулы 5–4 и 4–4 (20,2% и 4% соответственно), которых нет в контроле и группе ТИО. Группа ТГ достоверно отличается от контроля по распределению частот формул глоточных зубов ($p < 0,001$). У рыб из ТИО-группы, как и в контроле, модальная формула – 6–5. Достоверных различий между группами нет. Тем не менее, в группе ТИО наблюдается тенденция смещения распределения к формуле 6–6 (более 20% особей). Помимо этого, в группе ТИО присутствовали рыбы с формулой 5–5 (6%).

Таблица 1. Распределение вариантов формул глоточных зубов плотвы в экспериментальных группах

Группы	Варианты формул				
	4-4	5-4	5-5	6-5	6-6
ТГ (n = 173)	7	35	129	2	-
КОНТРОЛЬ (n = 72)	-	-	1	68	3
ТИО (n = 34)	-	-	2	25	7

В природных популяциях плотвы *R. rutilus* чаще всего встречается формула 6–5, редко 5–5 или 6–6 (Мироновский, Касьянов, 1986; Кожара, Касьянов, 1993). В пределах рода *Rutilus*, насколько нам известно, формула 5–5 типична только для южноевропейской плотвы *R. rubilio* и ширванской плотички *R. atropatenus* (Берг, 1949; Müller, 1987). В нашем эксперименте действие экзотенного T_3 привело к редукции числа глоточных зубов, что обусловило преобладание формулы 5–5 и появлению ранее не отмеченных в природных популяциях плотвы зубных формул 5–4 и 4–4.

Различия в числе глоточных зубов между экспериментальными группами наблюдались и у леща (табл. 2.). В контроле основная масса рыб имела типичную формулу 5–5 (69,6%), но помимо этого встречались и двурядные формулы, как с одной стороны (1,5–5) (13%), так и с двух сторон (1,5-5,1) (13%). Все особи из группы ТГ имели формулу с редуцированным числом зубов – 5–4. В группе ТИО большинство особей имели формулы глоточных зубов, которые не встречались в других группах (6–5, 1,6–5,1, 2,6–5,2) (78,6%) и лишь одна особь имела типичную формулу 5–5 (7%). При этом у родителей экспериментального потомства леща формулы глоточных зубов были различными: у самца 5–5, а у самки 6–5.

Характерно, что лещ, обладая в норме симметричным расположением глоточных зубов слева и справа, при развитии в разных

Таблица 2. Распределение вариантов формул глоточных зубов леща в экспериментальных группах

Группы	Варианты формул						
	5-4	5-5	1.5-5	1.5-5.1	6-5	1.6-5.1	2.6-5.2
ТГ (n = 26)	26						
КОНТРОЛЬ (n=23)	1	16	3	3			
ТИО (n = 14)		1		2	4	4	3

скоростных режимах онтогенеза демонстрирует асимметричную формулу глоточных зубов по принципу: слева больше, чем справа. В данном подсемействе (*Leuciscinae*) подобная направленная асимметрия расположения глоточных зубов встречается довольно часто. В отличие от леща, плотва, обладая асимметричной формулой, наоборот, в эксперименте демонстрирует симметричное расположение зубов на левой и правой глоточных костях, в частности при ускорении развития в группе ТГ.

Таким образом, при развитии в разных скоростных режимах онтогенеза дефинитивное состояние глоточных зубов обоих видов изменяется сходным образом. При ускорении развития отмечается редукция числа зубов, а при замедлении развития – число зубов увеличивается, причем у леща часто появляется второй ряд зубов.

Литература

- Берг Л.С. 1912. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (*Marsipobranchii* и *Pisces*). Т. 3. *Ostariophysii*. Вып. 1. СПб.: Изд-во Импер. Акад. Наук, 336 с.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Часть 2. С. 468–929.
- Кожара А.В., Касьянов А.Н. 1993. Новые данные по ихтиофауне Иргиз-Тургайского бассейна // *Вопр. ихтиологии*. Т. 33. № 2. с. 293-296.
- Лёвин Б.А., Лёвина М.А. 2008. Об изменении числа чешуй в боковой линии у сибсов плотвы *Rutilus rutilus* (*Oostariophysii*, *Syrprinidae*) при развитии в разных режимах скорости онтогенеза // *Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых»*. Товарищество научных изданий КМК. М.: С. 214-220.
- Мироновский А.Н., Касьянов А.Н. 1986. Структура вида *Rutilus rutilus* (L.) в бассейне Каспийского моря // *Зоол. журн.* Т. 65. Вып. 7. С. 1024-1031.
- Решетников Ю.С. Атлас пресноводных рыб России: В 2-т. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с. Голубцов А.С., Ильин И.И. Сравнение электрофореграмм некоторых белков леща *Abramis brama* (L.) и густеры *Blicca bjoerkna* (L.) Можайского водохранилища: проверка гипотезы межвидовой гибридизации // *Вопр. ихтиологии*. 1983. Т. 23. 4. С. 629-638.
- Смирнов С.В., Дзержинский К.Ф., Лёвин Б.А. 2006. О зависимости числа чешуй в боковой линии у Африканского усача *Barbus intermedius* (*Surgynidae*) от скорости онтогенеза (по экспериментальным данным) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 46. № 1. с. 134–138.
- Смирнов С.В., Лёвин Б.А. 2007. Редукция числа сериальных элементов при ускорении онтогенеза у Африканского усача *Barbus intermedius*: новый тип педоморфоза // *Доклады Академии Наук*. Т. 413. № 3. С. 427-429.

- Howes G.J.* 1991. Systematics and biogeography: an overview // Cyprinid fishes: systematics, biology and exploitation. Winfield I.J., Nelson J.S. (eds.). London: Chapman & Hall. P. 1-33.
- Müller H.* 1987. Fische Europas. Leipzig: Radebeul: Neumann Verlag. 320 S.
- Vladykov V.D.* 1934. Geographic variation in the number of rows of pharyngeal teeth in cyprinid genera // *Copeia*. № 3. P. 134-136.

**ВЛИЯНИЕ ГОРМОНА ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ НА РАННИЙ
КРАНИОГЕНЕЗ БОЛЬШОГО АФРИКАНСКОГО УСАЧА
BARBUS INTERMEDIUS (TELEOSTEI; CYPRINIDAE)**

В.Б. Борисов¹, Ф.Н. Шкиль²

¹Лаборатория проблем эволюционной морфологии

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

E-mail: v.borisov.sev@gmail.com

Введение. Последовательность появления костей в краниогенезе рыб – это устойчивый видоспецифический признак, зачастую используемый в филогении (Strauss, 1990; Cubbage, Mabee, 1996; Faustino, Power, 2000). Однако, механизмы регуляции, обеспечивающие постоянный порядок появления костей в онтогенезе рыб, остаются неизвестными. У амфибий последовательность появления костей является тоже видоспецифичной (Trueb, 1985). Поддерживается она комплексом факторов, в том числе – гормонами щитовидной железы (тиреоидными гормонами, ТГ), ТГ индуцируют появление многих краниальных элементов и метаморфные преобразования черепа (Hanken, Hall, 1988; Rose, 1995; Smirnov, Vassilieva, 2003; 2005). Искусственное изменение уровня ТГ в онтогенезе амфибий приводит к изменению сроков и темпов многих морфогенетических процессов, что приводит к гетерохрониям, сказывающимся на дефинитивной морфологии черепа амфибий (Смирнов и др., 2010).

У рыб ТГ также играют важную роль в регуляции онтогенеза (Yasio et al., 1995; Yamano 2005), в том числе участвуют в метаморфных преобразованиях черепа камбал и угрей (Yamano et al., 1991; Okada et al., 2005; Einarsdottir et al., 2006). По аналогии с амфибиями можно предположить, что ТГ должны широко участвовать в регуляции многих морфогенетических процессов, происходящих в краниогенезе рыб. Однако до настоящего времени влияние ТГ на морфогенез черепа рыб и роль ТГ в формировании его дефинитивного состояния остаются неясными (Blanton, Specker, 2007). В связи с этим нами была поставлена цель – исследовать влияние гормона щитовидной железы на ранний краниогенез большого африканского барбуса *Barbus intermedius*.

Материалы и методы. Объектом исследования был *Barbus intermedius*, предполагаемый анцестральный вид, давший начало пучку видов больших гексаплоидных усачей о. Тана (Эфиопия)

(Banister, 1973; Nagelkerke et. al., 1994; De Graaf et al., 2010) и отличающийся высокой вариабельностью ТГ-реактивности (Шкиль, Смирнов, 2009).

Для изучения природной изменчивости пластических и меристических признаков черепа *B. intermedius* было обработано 60 сухих остеопрепаратов взрослых особей, полученных от взрослых рыб, пойманных в о. Тана и его притоках.

Для изучения влияния ТГ на краниогенез *B. intermedius* были произведено 5 скрещиваний диких производителей, пойманных во время нереста в р. Гумара, притоке о. Тана. Оплодотворение производилось сухим методом в чашке Петри. Затем икра перемещалась в лабораторию Бахар-Дарского исследовательского центра рыбного хозяйства и аквакультуры и помещалась в аквариумы объемом 180 л с постоянной аэрацией, постоянной температурой +24 °С, ежедневной подменой 20–40 л воды, естественным освещением (фотопериод 12:12). Икра, а позднее личинки и молодь содержались в:

- 1) чистой воде (контроль).
- 2) в 1 нг/мл щелочном растворе тиреоидного гормона трийодтиронина (T_3) (повышенный уровень гормона).
- 3) в 0,02% растворе тиомочевины – гойтрогена, подавляющего активность щитовидной железы (дефицит ТГ).

Фиксация личинок и молоди рыб (3-5 шт.) из контрольных групп и групп, содержащихся в повышенной концентрации ТГ, осуществлялась ежедневно в 4% растворе формалина. Окрашивание осуществлялось согласно общепринятой методике: для кости использовался Alizarin Red S, для хряща – Alcian Blue (Webb et al., 1994). Просветление материала производилось в 1% КОН, затем в растворе 20% глицерина с 0,25% КОН (1:1), затем материал переводился в раствор 50% глицерина с 0,25% КОН (1:1) для окончательного просветления и хранения. Обработка материала производилась с использованием бинокюляра Leica MS5. Всего обработано более 800 личинок разного возраста. Временем (*dpf* – дней после оплодотворения) появления или начала кальцинации скелетных структур считалось время их появления у большинства особей в пробе.

Результаты. На стадии вылупления у личинок *B. intermedius* (3-4 *dpf*) нами не было обнаружено каких-либо краниальных окостенений. Первые костные элементы *operculum*, *dentale* и *exooccipitale* появляются на 5-6 *dpf*. В течение последующих 6 дней число костных элементов резко возрастает и достигает 26 к 11 *dpf*. После, в

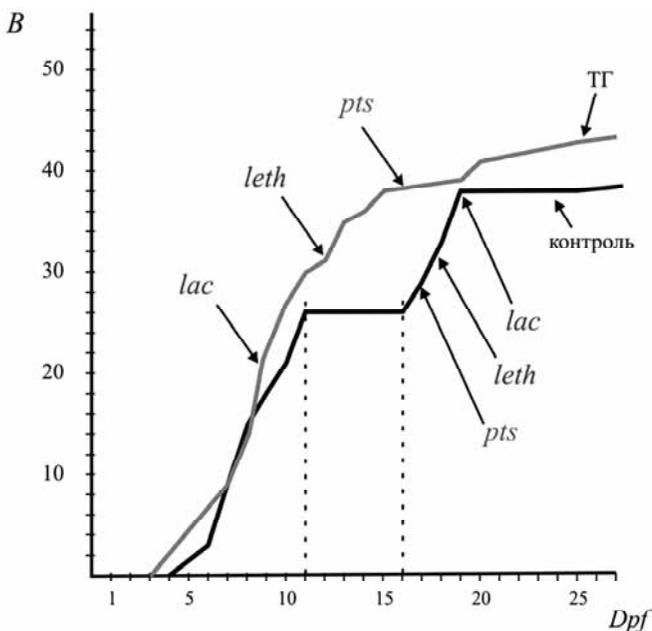


Рис. 1. График развития костей черепа *B. intermedius* в норме и под воздействием повышенного уровня ТГ. В – число костей. Dpf – число дней после оплодотворения.

Обозначения: lac – lacrymale (infraorbitale 1), leth – latero-ethmoideum, pts – pterosphenoidеum.

течение 7–11 дней, новые окостенения в черепе не появляются, но кости, появившиеся ранее, продолжают расти. Затем, на 18-20 dpf, одновременно появляются *ectopterygoideum*, *metapterygoideum*, *sphenoticum* и *posttemporale*, и в течение нескольких последующих дней еще 14 новых костей черепа (рис. 1). После этого «всплеска» краниогенез принимает плавный характер и к 60-70 dpf рыбы приобретают дефинитивный набор костей черепа. Таким образом, развитие черепа можно разделить на первый пик остеогенеза – до 11 dpf, период стазиса – в среднем до 20 dpf, когда не происходит появления новых костных элементов, но продолжается рост и кальцинация уже имеющихся, и второй пик остеогенеза, наступающий сразу после стазиса и длящийся несколько дней.

В условиях повышенной концентрации ТГ наблюдается в целом ускоренное развитие черепа, но реакция костей разная. Кости первого пика остеогенеза значительно не изменяют сроков своего по-

явления, но реагируют на повышение уровня ТГ усиленной кальцинацией, а некоторые и ускоренным ростом (*dentale, operculum, parasphenoideum, brachioistegalia* 1–3). При содержании личинок в условиях дефицита ТГ не было обнаружено изменений в сроках появления, темпах кальцинации и роста костей первого пика остеогенеза.

Кости второго пика остеогенеза реагируют на изменение уровня ТГ по-разному. Часть костей, как и кости первого пика остеогенеза, не изменяют сроков своего появления как в условиях повышенной концентрации ТГ, так и при дефиците ТГ. При этом они реагируют на повышение уровня ТГ более быстрыми темпами кальцинации и роста, а на снижение – замедлением кальцинации (*frontale, parietale, orbitosphenoideum* и др.). Такие кости, как и все кости первого пика остеогенеза, мы относим к условно ТГ-независимым (табл. 1).

Другая часть костей отреагировала на изменение уровня ТГ смещением сроков появления. Эти кости мы относим к ТГ-зависимым (табл. 1). Наиболее яркая реакция была отмечена у подглазничных костей 1-5 (*infraorbitale (inf)*). В контроле *inf 1* появляется на 18-20 *dpf*, а при содержании в повышенной дозе ТГ – на 8–9 *dpf*. При содержании в дефиците ТГ *inf 1* не изменяет сроков своего появления. Кость *inf 3* появляется в контроле на 35-40 *dpf*, а при содержании в повышенной дозе ТГ – на 20–22 *dpf*. При дефиците ТГ *inf 3*

Таблица 1. ТГ-зависимые и ТГ-независимые кости черепа *B. intermedius*

ТГ-независимые кости	ТГ-зависимые кости
<i>operculum; basioccipitale; maxillare; dentale; parasphenoideum; ceratohyale; ceratobranchiale 5; praemaxillare; basibranchiale 1-3, exooccipitale; anguloarticulare; interoperculum; praeoperculum; suboperculum; entopterygoideum; quadratum; hyomandibulare; symplecticum; retroarticulare; hypohyale; epihyale; urohyale; basihyale; ectopterygoideum, parietale, orbitosphenoideum, supraoccipitale, supraorbitale</i>	<i>infraorbitale 1, sphenoticum, lateroethmoideum, supraethmoideum, ethmoideum, palatinum, vomer, pteroticum, infraorbitale 2-5*</i>

В таблице приводятся только те кости, реакция которых на изменение уровня ТГ в потомстве пяти скрещиваний была одинаковой

появляется на 70–80 *dpf*. Кости *inf 2* и *inf 4* в контроле появляются на 45–50 *dpf*, при повышенном уровне ТГ – на 25–28 *dpf*, при дефиците ТГ – на 110–120 *dpf*.

Для других ТГ-зависимых костей (табл. 1) была обнаружена яркая реакция на повышенную дозу ТГ, выражающаяся в значительном ускорении сроков их появления. Тогда как при дефиците ТГ значительного замедления сроков их появления отмечено не было.

В результате неоднородности реакций костей на изменение уровня ТГ нарушается последовательность появления костей черепа в условиях повышенной дозы ТГ. Так *inf 1* в контрольной группе появляется вслед за *metapterygoideum*, *latero-ethmoideum*, *supraethmoideum* и *frontale*. При воздействии высокой дозы ТГ *inf 1* появляется значительно раньше этих костей. То же отмечено и для других ТГ-зависимых костей: при повышении уровня ТГ происходит их более раннее появление. А поскольку ТГ-независимые кости при воздействии высокой дозы ТГ практически не изменяют времени своего появления, происходит нарушение последовательности краниогенеза.

Изменение уровня ТГ приводит не только к изменению темпов развития костей, но и к изменению дефинитивного набора костей черепа. При содержании в повышенной дозе ТГ у большинства особей не образуется *cartilago rostralis* – хрящевой предшественник кости *kinethmoideum*, что приводит к отсутствию данной кости во взрослом состоянии. Кроме того, меняется число *inf*. Если в контроле и у рыб из природной популяции присутствовало 5 подглазничных костей, то при содержании в повышенной дозе ТГ число *inf* у большинства особей уменьшается до 4, иногда 3. В условиях дефицита ТГ, напротив, большинство особей имеют 6, иногда 7 *inf*.

Помимо изменений числа скелетных элементов нами были обнаружены и изменения пластических признаков черепа. В условиях повышенной дозы ТГ у многих рыб отмечались аномалии в морфологии некоторых костей: недоразвитие и искривление *operculum*, непропорциональное удлинение и искривление *dentale*, искривление *parasphenoideum* и т.д. В контрольной группе изредка отмечалось недоразвитие *operculum*, как правило, с одной из сторон. В природной популяции особи с недоразвитой *operculum* и деформированным *parasphenoideum* также были отмечены. Однако частота их встречаемости крайне низка.

При развитии в условиях дефицита ТГ у ряда особей было отмечено изменение пропорций и формы головы.

Обсуждение. Ранний краниогенез у гексаплоидного *B. intermedius* представлен двумя пиками остеогенеза, разделенных периодом стазиса – стадией, когда не происходит появления новых окостенений в черепе, но продолжается рост уже появившихся костей и рост организма в целом (рис. 1) (Шкиль и др., 2010). У диплоидного африканского малого усача *B. humilis* период стазиса в развитии черепа отсутствует (наши данные). Период стазиса в развитии черепа отсутствует и у тетраплоидного европейского усача *B. barbatus* (Vandewalle et al., 1991). Учитывая, что существуют косвенные данные о зависимости уровня метаболизма и темпов онтогенеза у некоторых беспозвоночных и позвоночных от уровня плоидности (McLaren et al., 1988; White, McLaren, 2000; Gregory, 2001; Wyngaard et al., 2005), можно предположить, что наличие стазиса у *B. intermedius* связано с его гексаплоидностью.

Экспериментально показано, что в регуляции краниогенеза *B. intermedius* принимает участие ТГ. Однако, реакция костей на изменение уровня ТГ (ТГ-реактивность) неоднородная. По характеру реакции на изменение уровня ТГ мы разделили кости черепа *B. intermedius* на условно ТГ-независимые и ТГ-зависимые. Первые реагируют на повышение уровня ТГ только ускоренными темпами кальцинации, а иногда и роста. Вторые (ТГ-зависимые) помимо усиления темпов кальцинации в условиях высоких доз ТГ, отвечают изменением сроков появления. Наиболее ТГ-зависимыми являются подглазничные кости (*inf2-5*). При повышении уровня ТГ они отвечают значительным ускорением сроков своего появления, а при дефиците ТГ – значительным замедлением сроков появления. Реакция других ТГ-зависимых костей на дефицит ТГ была не столь ярко выраженной.

Разная ТГ-реактивность костей черепа *B. intermedius* приводит к тому, что при содержании личинок в условиях повышенной дозы ТГ происходит нарушение последовательности появления костей черепа и исчезает период стазиса. При этом последовательность появления костей становится похожа на последовательность появления костей в черепе европейского усача *B. barbatus*. Кости, выделенные нами как ТГ-зависимые для *B. intermedius* (Табл. 1), у *B. barbatus* при отсутствии «стазиса» появляются сразу после костей «первого пика остеогенеза, описанного у *B. intermedius*. Это позволяет предположить, что одним из следствий изменения уровня плоидности в роде *Barbus* может являться изменение активности тиреоидной оси, что в свою очередь может являться причиной существующей разницы в последовательности появления костей у данных видов.

Экспериментально показано, что ТГ определяет не только сроки появления отдельных костей и темпы их кальцинации, но влияет и на дефинитивную морфологию черепа *B. intermedius*. При развитии в условиях повышенной концентрации ТГ у большинства особей не формируется *kinethmoideum*. Данная кость является одной из ключевых морфофункциональных адаптаций карповых рыб (Fink, Fink, 1981; Hernandez et al., 2007). К *kinethmoideum* прикрепляются мышцы, ответственные за выдвигание вперед *praemaxillare* и нормальное функционирование ротового аппарата карповых рыб. В контрольной группе, природной популяции и у рыб, содержащихся в дефиците ТГ, нами не было обнаружено особей, не имеющих *kinethmoideum*. Однако, в настоящий момент известно несколько таксонов карповых рыб, представители которых не имеют *kinethmoideum* (Kottelat et al., 2006; Britz et al., 2009).

Высокая степень ТГ-зависимости подглазничных костей выражается не только в значительном изменении сроков их появления при изменении уровня ТГ, но и в изменении их числа. При воздействии высокой дозы ТГ их количество уменьшается, а при искусственном дефиците ТГ – увеличивается. В то же время, в природной популяции, для которой характерно наличие 5 подглазничных костей, встречаются особи с 4 или 6 костями. Возможно, природная изменчивость данного признака связана с индивидуальной изменчивостью ТГ-реактивности, выявленной ранее у *B. intermedius* (Шкиль, Смирнов, 2009).

Также ТГ влияют и на пластические признаки черепа *B. intermedius*. При изменении уровня ТГ были отмечены аномалии развития отдельных костей, приводящие к изменению формы и пропорций черепа.

Благодарности. Работа выполнена в рамках исследований Совместной Российско-Эфиопской Биологической Экспедиции (JERBE III), при поддержке грантов РФФИ № 08-04-00061-а, 07-04-00141-а и Программы поддержки фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”. Авторы искренне признательны С.В. Смирнову С.В. (ИПЭЭ РАН) и Белаю Абдиссе (Бахар-Дарский исследовательский центр рыбного хозяйства и аквакультуры (Эфиопия)) за помощь в проведении исследований и обсуждение проблематики данной работы.

Литература

- Смирнов С.В., Васильева А.Б., Меркулова К.М. 2010. Носовая кость испанского тритона (*Pleurodeles Walti*; salamandridae; Urodela): развитие и механизмы его регуляции // Доклады академии наук. Т. 431. № 3. с. 426-429.
- Шкиль Ф.Н., Смирнов С.В. 2009. Тиреоидная реактивность большого африканского усача *Labeobarbus intermedius* (Teleostei; Cyprinidae): индивидуальная изменчивость и ее морфологические последствия // Доклады академии наук. Т. 425. № 2. с. 283-285.
- Шкиль Ф.Н., Борисов В. Б., Смирнов С.В. Влияние тиреоидного гормона на последовательность появления костей черепа в раннем онтогенезе большого Африканского усача (*Labeobarbus intermedius*; Cyprinidae; Teleostei) // Доклады академии наук (в печати).
- Banister K.E. 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of east and central Africa. Part II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zoology). V. 26 P. 1-148.
- Blanton M.L., Specker J.L. 2007. The Hypothalamic-Pituitary-Thyroid (HPT) Axis in Fish and Its Role in Fish Development and Reproduction // Critical Review of Toxicology. V. 37. P. 97-115.
- Britz R., Conway K.W., Ruber L. 2009. Spectacular morphological novelty in a miniature cyprinid fish, *Danionella Dracula* n. sp // Proc. R. Soc. B. V. 276. N1665. P. 2179-2186.
- Cabbage C.C., Mabee P.M. 1996. Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* // Journal of morphology. V. 229. P. 121-160.
- De Graaf M., Dejen E., Osse J.W.N., Sibbing F.A. 2008. Adaptive radiation of Lake Tana's (Ethiopia) *Labeobarbus* species flock (Pisces, Cyprinidae) // Marine and Freshwater Research. V. 59. P. 391-407.
- De Graaf M., Megens H.-J., Samallo J., Sibbing F. 2010. Preliminary insight into the age in origin of the *Labeobarbus* fish species flock from Lake Tana (Ethiopia) using the mtDNA cytochrome B gene // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 54. P. 336-343.
- Einarsdóttir I.E., Silva N., Power D.M., Smógradyttir H., Björnsson B.Th. 2006. Thyroid and pituitary gland development from hatching through metamorphosis of a teleost flatfish, the Atlantic halibut. // Anat Embryol. 211. P. 47-60.
- Faustino M., Power D.M. 2000. Osteologic development of the viscerocranial skeleton in sea beam: alternative ossification strategy in teleost fish // Journal of Fish Biology. V. 58. P. 537-572.
- Fink S.V., Fink W.L. 1981. Interrelationships of the ostariophysan fishes (Teleostei) // Zool. J. Linn. Soc. V. 72. P. 297-353.
- Gregory T.R. 2001. The Bigger the C-Value, the Larger the Cell: Genome Size and Red Blood Cell Size in Vertebrates // Blood Cells, Molecules and Diseases. V. 27(5). P. 830-843.
- Hanken J., Hall B.K. 1988. Skull development during anuran metamorphosis: 2. Role of thyroid hormone in osteogenesis // Anat. Embryol. V. 178. P. 219-227.
- Hernandez L. P., Bird N. C., Staab K. L. 2007. Using zebrafish to investigate cypriniform evolutionary novelties: functional development and evolutionary diversification of the kinethmoid. // J. Exp. Zool. 308B. P. 625-664.

- Kottelat M., Britz R., Hui T.H., Witte K.-E. 2006. *Paedocypris*, a new genus of Southeast Asian cyprinid fish with the remarkable sexual dimorphism comprises the world's smallest vertebrates // *Proceeding of the Royal Society*. V. 273. № 1589. P. 895 – 899.
- McLaren I.A., Sevigny J.-M., Corcett C.J. 1988. Body sizes, development rates, and genome sizes among *Calanus* species // *Hydrobiologia*. V. 167/168. P. 275-284.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M., Lammens E.H.R.R., Osse J.W.M. 1994. The barbs (*Barbus spp.*) of Lake Tana: a forgotten species flock? // *Environmental Biology of Fishes*. V. 39. P. 1-22.
- Okada N., Morita T., Tanaka M., Tagawa M. 2005. Thyroid hormone deficiency in abnormal larvae of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* // *Fish. Sci.* V. 71. P. 107-114.
- Rose C.S. 1995. Skeletal Morphogenesis in the Urodele Skull: 2. Effect of Developmental Stage in Thyroid Hormone-Induced Remodeling // *Journal of morphology*. V. 223. P. 149-166.
- Smirnov S.V., Vassilieva A.B. 2003. Skeletal and dental ontogeny in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela: Salamandridae): role of thyroid hormone in its regulation // *Russ. J. Herpetol.* V. 10 (2). P. 93-110.
- Smirnov S.V., Vassilieva A.B. 2005. Skull development in normal, TH-exposed, and goitrogen-treated axolotls, *Ambystoma mexicanum* // *Russ. J. Herpetol.* V. 12 (2). P. 113-126.
- Strauss R.E. 1990. Heterochronic Variation in the Developmental Timing of Cranial Ossifications in Poeciliid Fishes (*Cyprinodontiformes*) // *Evolution*. V. 44. № 6. P. 1558-1567.
- Trueb L. 1985. A summary of osteocranial development in anurans with notes on the sequence of cranial ossification in *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Pipoidae: Rhinophrynidae) // *S. Afr. J. Sci.* 81: 181-185.
- Vandewalle P., Focant B., Huriaux. F., Chardon M. 1991. Early development of the cephalic skeleton of *Barbus barbus* (Teleostei, Cyprinidae) // *Journal of Fish Biology*. V. 41. P. 43-62.
- Webb G.N., Byrd R.A. 1994. Simultaneous differential staining of cartilage and bone in rodent fetuses: an alcian blue and alizarin red S procedure without glacial acetic acid // *Biotechnic and histochemistry*. V.69. № 4. P. 181-185.
- White M.M., McLaren I.A. 2000. Copepod development rates in relation to genome size and 18S rDNA copy number // *Genome*. V. 43. P. 750-755.
- Wyngaard G.A., Rasch M.A., Manning M.N., Gasser K., Domangue R. 2005. The relationship between genome size, development rate, and body size in copepods // *Hydrobiologia*. V. 532. P. 123-137.
- Yamano K., Tagawa M., de Jesus E.G. et al. 1991. Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel // *J. Comp. Physiol.* V. 161. № 4 . P. 371-375.
- Yamano K. 2005. The role of thyroid hormone in fish development with reference to aquaculture // *JARQ*. 39 (3). P. 161-168.
- Yasuo I., Yamano K., Miwa S. 1995. The role of thyroid hormone in tissue development in metamorphosing flounder // *Aquaculture*. 135. P. 87-98.

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ РОЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОБЩЕСТВЕННОЙ ПОЛЕВКИ В ГЛИНИСТОЙ ПОЛУПУСТЫНЕ ЗАВОЛЖЬЯ

О.А. Бухарева, Н.П. Шабанова

Институт лесоведения РАН

E-mail: buola@yandex.ru

Известно, что роющая деятельность общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) ведет к значительным изменениям морфологических признаков почв, включает механизмы сукцессионной смены растительности, а развитая норная система способна перехватывать талые и ливневые воды (Формозов, Воронов, 1939; Абагуров, 1964, 1984; Быков и др., 2008). Тем не менее, их средообразующая деятельность довольно слабо изучена. Недооценка этой деятельности связана со значительными колебаниями численности общественной полевки и, в частности, с ее длительным отсутствием на зональной равнине глинистой полупустыни Заволжья. Недавнее возвращение общественной полевки на территории комплексной равнины, делает необходимым не только фиксацию этого процесса, но и оценку особенностей распространения полевок и их деятельности, как в прошлом, так и в настоящее время.

Материал собран в 2005–2009 гг. на территории Джаныбекского стационара РАН, и в его окрестностях в радиусе более 200 км. Нами использованы собственные наблюдения и литературные источники.

Район работ занимает равнинную территорию на западе Заволжской части Прикаспийской низменности. На западе эта территория захватывает огромные депрессии – котловины соленых озер Булухта, Эльтон и Боткуль, на востоке ее ограничивает речка Ащи-Узьяк и котловина оз. Аралсор. Бессточная равнина лежит на высоте 20–25 м над уровнем моря, озерные котловины имеют глубину от +16 до –16 м.

Климат в целом характеризуется резкой атмосферной засушливостью и безводностью (Доскач, 1979). Здесь чередуются многолетние сухие и более влажные периоды. Большая часть второй половины XX столетия пришлась на засушливый период (1929–1985 гг.). Начиная с 1985 г., климат становится более влажным за счет увеличения летних осадков и более теплым за счет повышения зимних температур (Динесман, 1960; Сотнева, 2004; Сапанов, 2006).

Территория представляет собой морскую аккумулятивную равнину хвалынского возраста. На равнине развит мезо- и микрорель-

еф. Элементы мезорельефа – плоские понижения: падины и лиманы, занятые злаково-разнотравной растительностью. Остальная территория равнины имеет комплексный почвенно-растительный покров: микроповышения с солонцовыми почвами заняты ассоциациями пустынного типа, западины (микронизжения) с лугово-каштановыми почвами – злаково-разнотравными ассоциациями степного типа, сходными с растительностью падин.

До начала 1970-х гг. общественная полевка равномерно заселяла как зональную равнину (солонцовый комплекс и падины), так и озерные понижения (балки, долины рек). Благоприятное сочетание климатических факторов способствовало быстрому подъему их численности и расселению. Резкие подъемы численности отмечались раз в 5–10 лет. В такие годы бессточные равнины оказывались буквально сплошь испещрены входами в норы зверьков (Ходашова, 1960). На плакорной равнине следы поселений общественной полевки и пеструшки сохранялись до середины 1990-х годов. Их подземные ходы в эти годы периодически вскрывали восточно-европейские полевки (*M. rossiaemeridionalis* Ognev) и другие животные (Быков, 2005; Линдемман и др., 2005). Тем не менее, в последние десятилетия на плакорной равнине площадь, подверженная роющей деятельности мышевидных грызунов, практически равнялась нулю. Однако в прошлом она занимала не менее 15%, а в годы пика численности практически охватывала всю территорию равнины (Ходашова, 1960).

В озерных понижениях Эльтона и Булухты поселения общественной полевки, формирующиеся на разных стадиях численности, приурочены к различным частям рельефа. Стации переживания – некрутые склоны больших балок и долин рек, где застаивание воды невозможно. Здесь поселения общественной полевки занимают практически всю площадь и отдельные колонии можно выделить лишь в годы депрессии, когда периферия поселения имеет явно необжитой вид. Показателем того, что общественная полевка обитает здесь постоянно, являются свежие выбросы зверьков, занимающие небольшую площадь – обычно менее 10%. Это свидетельствует о том, что даже в самые неблагоприятные годы такие поселения обитаемы: полевки постоянно поддерживают, подправляют систему ходов, и поэтому, при подъеме численности, сколько-нибудь значительного количества новых ходов не создается. Число норных отверстий здесь в среднем составляет 3,5/м², а объем норных пустот в 30-см слое почвы достигает 15%, что сравнимо с соответствующими показателями для норной сети в лесу (Быков,

2003). Старые выбросы фиксируются на протяжении 4–6 лет и площадь покрытая выбросами разного возраста занимает 20-50% поверхности. На прибрежных солонцовых лугах поверхность перерыта полностью.

При подъеме численности постепенно заселяются поселения верхней части склонов и зверьки выходят за пределы береговых террас (Ходашова, 1960; Зубкова, Линдеман, 1971). В верхней части склонов, на их переломах к равнинам междуречий и в начале потяжин поселения полевок не сливаются друг с другом и имеют отчетливо выраженные границы. В таких местах они приурочены к участкам с лучшим травостоем, занимают большую площадь и, даже в годы средней и умеренно высокой численности, заселены мозаично. В среднем, на занятое поселением пространство приходится 2 норных отверстия на 1 м². Здесь количество свежих выбросов свидетельствует о фазе динамики численности. В годы депрессии свежие выбросы отсутствуют; при подъеме численности могут занимать до 50% площади поселения, т.к. зверьки вынуждены подправлять и восстанавливать свои норные системы. На периферии таких поселений возникают значительные участки, где поверхность почвы перерыта и перемешана почти на 100%, причем собственно подземных ходов нет, существуют лишь мелкие прикопки. Такие участки покрыты пионерными видами растений (Шабанова и др., 2008).

На слабо дренированных пространствах междуречий роющая деятельность общественной полевки охватывает около 3% площади. Колонии здесь формируются лишь в годы массового размножения, места поселений зверьков единичны и изолированы друг от друга. В годы высокой численности количество норных отверстий на территории в среднем также составляет 2/м², а свежие выбросы могут занимать до 80% площади поселения, так как многие ходы здесь создаются заново или серьезно подправляются.

С начала 1970-х годов наступила депрессия рассматриваемого вида столь глубокая, что почти на 40 лет общественная полевка, равно как и другой ландшафтный вид – степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.), абсолютно исчезли с территории комплексной равнины. В отличие от пеструшки, не отмеченной в регионе до сих пор, общественная полевка в эти годы сохранялась в озерных понижениях (Линдеман и др., 2005).

Весной 2009 г. общественная полевка вновь появилась на комплексной равнине. На безлесных участках Джаныбекского стационара, на расстоянии 0,5–0,6 км от насаждений, точечные поселения отмечены в каждой пятой западине. На остальных участках равни-

ны, как в окрестностях стационара, так и в радиусе 60 км от него (на запад по направлению к оз. Булухта, на восток по направлению к пос. Узенкуль и Мурацай, на юг – к пос. Эльтон) поселения отмечены в каждой 15–20-й западине. Диаметр каждого поселения весной не превышал 1,5 м, на этом пространстве было сгруппировано от 3–5 до 10–12 норных отверстий со свежими выбросами. Травостой в пределах группы норок был практически уничтожен, при этом отсутствовала и ветошь, что говорит о том, что заселение возможно произошло поздней осенью 2008 или зимой 2008-2009 годов, однако, подснежные гнезда нами не обнаружены не были. В октябре 2009 г. количество заселенных западин существенно не изменилось, но поселения стали заметнее. В пределах заселенных западин вся почва была перерыта, и места поселений резко выделялись ярко-зеленым цветом оттавы. Количество норных отверстий в каждом поселении увеличилось до нескольких десятков и достигало 60, диаметр поселений увеличился до 2.5 м.

Никаких следов появления общественной полевки в предыдущие годы нами отмечено не было. В 2008 г. их численность в озерных понижениях была большой, но поселения зверьков на равнинах междуречий отсутствовали. Не зафиксированы они и в 2009 г., хотя численность зверьков возросла – были заселены все поселения на склонах балок, потяжины, западины междуречий. Подснежные гнезда не отмечались. Необычным было только то, что еще в октябре 2009 г. на поселениях не началась чистка нор. Кроме того, с мая по первую половину октября, в озерных понижениях была отмечена необычно высокая подвижность полевков. Так в ловушки Барбера, выставляемые для учета беспозвоночных животных (10 ловушек в линии, всего отработано 16 линий), попало 26 общественных полевков. При отловах в 2005–08 годов полевки попадались единично и их общее число за сезон не превышало четырех (обычно 1–2 экз.). Все отловленные особи были половозрелыми, данного года рождения. Многие особи были пойманы в несвойственных им стациях: в зарослях тростника и в полосе солероса простёртого (*Salicornia prostrata*) на илистых наносах днища оз. Булухта, в солянках переувлажненных прибрежных участков поймы р. Солянка, на мертвых солончаках побережья оз. Эльтон и др.

Дать убедительное объяснение столь быстрому заселению огромной территории комплексной равнины мы не можем. Никаких массовых переселений полевков ни нами, ни местным населением не зафиксировано. Можем высказать два противоречащих друг другу предположения: 1. Расселение происходило с территорий озерных пони-

жений зимой под прикрытием снежного покрова (иначе трудно объяснить преодоление полевыми каналами). 2. Полевки все эти годы все-таки сохранялись на комплексной равнине в крайне незначительных количествах в немногих, но достаточно равномерно разбросанных по территории убежищах. Последнее в принципе возможно, тем более, что подкрепляется следующим примером. В полупустынном Заволжье полевые мыши крайне редки. Только в 1953 г., в период пика численности всех мышевидных грызунов, они были отловлены в изолированном участке естественных терновников на северном побережье оз. Элтон (Ходашова, 1960). Несмотря на многочисленные учеты зверьков, именно в этом местообитании до 1980 г. полевые мыши не отмечались, однако с 1980 г. этот вид фиксируется здесь постоянно (Зубкова, Линдемман, 1971; Быков, 1984).

Очевидно, что исчезновение общественной полевки с зональной равнины лежит в ряду многолетних циклических изменений видового состава и численности, характерных для многих животных региона. Причины таких изменений очень разные. Появление и исчезновение ряда видов кажутся спонтанными. Так практически одновременно с общественной полевкой степная пеструшка исчезает со всей территории региона. Бессточную равнину покидают слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.), вернувшаяся сюда в 2005 г., и разноцветная ящурка (*Eremias arguta* (Pall.)), до сих пор отсутствующая. Практически одновременно полностью исчезают целый ряд характерных и прежде массовых птиц полупустыни. Традиционное объяснение этих явлений деятельностью человека не представляется убедительным: антропогенные факторы действовали на фоне естественного глубокого периодического снижения численности, и могли только усилить это снижение. Очевиден циклический характер этих явлений, но связь его с погодными явлениями неясна.

Литература

- Абатуров Б.Д. 1964. Влияние деятельности степной пеструшки на почвенный и растительный покров сухих степей Казахстана. Бюллетень Моск. о-ва испытателей природы. Т. 69. Отд. биолог. Вып. 6. С. 24-35.
- Абатуров Б.Д. 1984. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука. 286 с.
- Быков А.В. 1984. Распространение и экология мышей в глинистой полупустыне Заволжья // Экология. №2. С. 85-88.
- Быков А.В. 2003. Норная сеть мелких лесных млекопитающих в почвах разных природных зон Европейской России // Почвоведение. № 4. С.451-457.

- Быков А.В. 2005. Необычное поведение восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev.) в глинистой полупустыне Заволжья // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Междунар. совещ. (24-28 апреля 2005 г., Саратов). Саратов: С. 149-150.
- Быков А.В., Колесников А.В., Кулакова Н.Ю., Шабанова Н.П. 2008. Аккумуляция влаги и эрозия почвы на поселениях общественных полевков в Северном Прикаспии // Почвоведение. №8. С. 1019-1024.
- Динесман Л.Г. 1960. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: Изд. АН СССР. 160 с.
- Доскач А.Г. 1979. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука. 142 с.
- Зубкова Л.В., Линдемман Г.В. 1971. Млекопитающие искусственных лесных насаждений в Прикаспийской глинистой полупустыне // Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне. М.: Наука. С. 178-192.
- Линдемман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. 2005. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука. 252 с.
- Сапанов М.К. 2006. Условия выращивания защитных лесных насаждений в полупустыне Северного Прикаспия в связи с изменением климата во второй половине XX в // Лесоведение. №6. С. 45-51.
- Сотнева Н.И. 2004. Динамика климатических условий второй половины XX в. района Джаныбекского стационара Северного Прикаспия // Известия РАН. Сер. геогр. № 5. С. 74-83.
- Формозов А.Н. Воронов А.Г. 1939. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение. Ученые записки МГУ. Вып. 20. Зоология. С. 3-122.
- Ходашова К.С. 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.: Изд. АН СССР. 140 с.
- Шабанова Н.П., Бухарева О.А., Быков А.В. 2008. Оценка масштабов роящей деятельности млекопитающих в глинистой полупустыне Заволжья. Фундаментальные аспекты биологии в решении актуальных экологических проблем: Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения К.В.Горбунова, 10-12 декабря 2008 года, г. Астрахань. С.278-281.
- Шабанова Н.П., Лебедева М.П., Быков А.В. 2010. Морфологические и химические свойства почв лугово-полупустынного комплекса террасы сора Хаки Баткульско-Хакской депрессии Прикаспийской низменности // Почвоведение. №3. С. 1-11.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ЛОШАДЕЙ РАЗНЫХ ПОРОД

К.В. Визерова¹, А.А. Лукина²

¹Российский Государственный Аграрный Университет–
Московская Сельскохозяйственная Академия
им. К.А. Тимирязева

²Московская Ветеринарная Академия им. Скрябина
E-mail: kv1988@mail.ru, afnazar@yandex.ru

История конских пород с достоверностью прочитывается лишь на считанные века, и чем древнее порода, тем большим количеством предвзятых представлений окутывается ее происхождение. Еще более проблематично говорить о временах одомашнивания лошади. Однако современная наука готова пролить свет на этот вопрос. Так, наиболее древние стремена, удила, и костные останки лошадей, датированные 8 тысяч лет назад, обнаружены в среднем Поднепровье. Генетическое разнообразие домашних лошадей не только существенно больше, чем у диких, но и больше, чем у других видов домашних животных (1). Исследования митохондриальной ДНК у ныне живущих лошадей не позволили выявить общего генетического корня, ведь раздробленные и изолированные друг от друга лошадиные популяции жили в разных местах со времен последнего ледникового периода. Есть, впрочем, еще другой вариант: одомашненные жеребцы могли скрещиваться позднее в разных местах с дикими кобылами. Изучая ДНК митохондрий, можно очень четко проследить происхождение организма по материнской линии. Сегодня изучение ДНК митохондрий – это передовой край науки, на котором происходят интереснейшие открытия, порой ломающие представления, считавшиеся незыблемыми на протяжении десятилетий. Исследования генетической структуры ДНК лошадей ведутся многими научными лабораториями (число которых уже превысило 60), в том числе и нашей. Интересные результаты по типированию геномной и митохондриальной ДНК лошадей отечественных пород получены в Институте общей генетики им. Вавилова. Новейшие научные данные об особенностях хромосомной и митохондриальной ДНК лошадей являются ценнейшей информацией, позволяющей пролить свет на многие вопросы, касающиеся происхождения эквидов, одомашнивания лошади, создания и последующей микроэволюции пород. Результаты, полученные немецкими и английскими исследователями при изучении митохондриальной ДНК

дают новые ответы на вопросы о времени и месте одомашнивания лошади и генетических аспектах межпородной дифференциации (2). Согласно археологическим данным результатам генетических исследований изначально дикие лошади отлавливались в разных точках большой территории. Постепенно численность диких популяций сокращалась, и люди начали заниматься разведением, что позволило множеству материнских линий дать начало домашней лошади. Анализ мтДНК часто использовался в изучении эволюции. Клетки диких и домашних лошадей содержат большое количество передающихся по материнской линии митохондрий (от 100 до 1000). Регион Д-петли особо интересен вследствие высокого уровня изменчивости, умеренной частоты мутаций (примерно один участок в 6000 лет у людей), прослеживаемой по материнской линии передаче генов и отсутствия рекомбинации. Многие исследования мтДНК лошадей обращались к вопросам филогении и эволюции. Цель данного исследования изучить генетическое разнообразие мт ДНК в сверх изменчивом районе Д-петли в популяции лошадей. В ходе работы выполнен анализ полиморфизма последовательности Д-петли митохондриальной ДНК лошадей, обитающих на северо-западе Башкортостана, Северной Осетии и Тульской области. Полученные последовательности сравниваются с последовательностями митохондриальной ДНК и митохондриальной Д-петли, взятыми из Ген Банка.

Материалы и методы. Материалом для исследования послужили образцы волос с луковицами 16 лошадей из Республики Башкортостан, 19 лошадей из Северной Осетии и 9 лошадей из Тульской области. (Таблица1)

Получение митохондриальной ДНК лошадей фенольно-детергентным методом из образцов волосяных луковиц. Часть волоса с луковицей длиной 5 мм, помещали в пробирку эпендорфа, заливали каждый образец 0,2 мл буфера; состав буфера: 1% SDS, трис-буфер 50mM, (ph 8), ЭДТА 50mM, NaCl 150 50mM, по 10 мкг протеиназы К на образец. Инкубировали 18 часов при 55°C в термостате; добавляли фенол по 50 мкг на пробу, перемешивали 10 минут плавными движениями; добавляли хлороформ 200мкл на пробу, перемешивали 10 минут плавными движениями; центрифугировали в пробирке эпендорфа на 15 тыс. об/мин 15 минут. ДНК остается в водной фазе, а белки денатурируют и выпадают в осадок; взяли верхнюю фазу ДНК, добавляли 200мкл хлороформа, перемешивали 10 минут плавными движениями. Центрифугирова-

Таблица 1. Состав выборки лошадей Башкортостана

№	пол	воз- раст	масть	цвет гривы	порода	место жит-ва
1	кобыла	5 лет	белая	черн., корич.		Д. Музяк
2	мерин Рыжик	15 лет	рыжая светл.- кор.	рыжий		Д. Музяк
3	кобыла	9 лет	черная	черный	башкир- ская скаковая	Д. Раздолье
4	жеребец	9 лет	черная	черный		Д. Раздолье
5	кобыла	2 года	пепель- ная коричне- вая	черный	башкир- ская	Д. Кореево Род. в Удмуртии
6	кобыла	4 года	коричне- вая	черный	чисто- кровная верховая	Карманов- ский рыбхоз
7	кобыла	8 лет	черная	черный		Д. Музяк
8	кобыла	5 лет	темно- кор.	черный	чисто- кровный Рум. ремарка	Карманов- ский рыбхоз
9	жеребец	6 лет	корич- невая	черный	от испанс- кого произво- дителя	П.Никола- Березовка Ул. Береговая, 7 Одна мать с № 12
10	кобыла	5 лет	карий темно- кор.	черный		Д. Карякино
11	мерин	8 лет	серый в яблоках	белый	помесь рысак орловс- кий	Д. Ташкиново
12	жеребец	2 года	черная	черный	англий- ский/ амери- канский рысак с родос.	П.Никола- Березовка Ул. Береговая, 7 Одна мать с № 9

№	пол	возраст	масть	цвет гривы	порода	место жит-ва
13	неизв.	средний	коричневая желтоватая	черный		С. Ташкиново (с работы)
14	кобыла Йолдыз	5 лет	белая	белый		Д. Кашкак Татышлинский р-н
15	мерин Пулька	15 лет	черная	черный		Д. Кашкак Татышлинский р-н
16	кобыла Казбек	6 лет	коричневая	черн. свет-кор.		Д. Кашкак Татышлинский р-н

ли на 15 тыс. об/мин 15 минут; отбирали водную фазу, добавляли ? объема ацетата натрия и 2 объема спирта 96%; центрифугировали. Получили ДНК в виде белого осадка. Реакцию амплификации проводили на термоциклере Терцик (ДНК-Технология, Россия) в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 60 мМ трис-HCl (pH 7,5), 10мМ сульфата аммония, 0,1% TWEEN 20, по 100мкМ каждого dNTP, 2 мМ MgCl₂, по 0,1 мМ праймеров, 1 единицу Taq-полимеразы и 25-100 нг тотальной ДНК. Для амплификации D-петли митохондриального генома лошадей использовали праймеры L15339F (5'-ATATCGCACATTACCCTGGTCT-3') и H16090R (5'-CTTATGGTTGCTGATGCGGAGG-3'). Режим амплификации включал 1 цикл первоначальной денатурации при 94оС (3 мин.); 40 циклов с денатурацией при 94оС (30 сек.), отжигом праймера при 50 оС (30 сек.), достройкой цепи при 72оС (1 мин), 1 заключительный цикл при 72оС (10 мин.). Определение последовательности нуклеотидов амплифицированных фрагментов ДНК проводили с праймером L15339F на автоматическом анализаторе ABI PRISM 310 с использованием набора реактивов ABI PRISM BigDye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems). Было проведено секвенирование фрагмента D-петли митохондриального генома размером пар нуклеотидов. Для сравнения были использованы нуклеотидные последовательности из Генбанка. Далее будут строиться филогенетические деревья для пород, что позволит выявить отношения между данной популяцией и другими породами.

Литература

- А.Ф. Назарова, И.П. Гурьев, А.М. Машиуров, В.Н. Орлов.* 2010. Популяционная структура, полиморфизм и иммунофилогенез 10 пород лошадей Европы и Азии. В печати.
- Carles Vilà, Jennifer A. Leonard, Anders Götherström, Stefan Marklund, Kaj Sandberg, Kerstin Lidén, Robert K. Wayne, Hans Ellegren.* 2001. Widespread Origins of Domestic Horse Lineages *Science* V. 291. N. 5503. P. 474-477.

**КОНКУРЕНЦИЯ ЗА СОЦИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ С САМЦАМИ
КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО
ПРОСТРАНСТВА У САМОК СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ
(*DAREVSKIA, SAURIA*)**

Э.А. Галоян¹, Е.Ю. Целларнус²

¹Московский государственный университет

²Лаборатория поведения и биокommunikации

E-mail: saxicola@mail.ru¹, ale5386@yandex.ru²

Принято считать, что использование индивидуального пространства самцами в значительной степени зависит от размещения самок, а пространственное размещение последних определяется, в первую очередь, размещением ресурсов (Guyer, 1994; Kwiatkowski, Sullivan, 2002; News, 1993). Согласно господствующей точке зрения, данные различия зависят от особенностей репродуктивной стратегии полов. Самцы, стремясь максимизировать количество спариваний, конкурируют за самок, а основой репродуктивной стратегией самок является выбор производителя, при этом конкуренция за самца в отсутствие заботы о потомстве представляется бессмысленной (Tokarz, 1995). Однако ряд опубликованных в последнее десятилетие данных заставляет усомниться в универсальности указанной закономерности. Мы попытались установить характер влияния социальных связей самок с самцами на структуру индивидуального пространства и взаимоотношения самок путем сравнительного анализа стратегии использования пространства у близкородственных бисексуальных и партеногенетических видов ящериц рода *Darevskia*.

Работы проводили в 2005–2007 и 2008–2009 гг., в период от начала ежедневной активности ящериц после выхода с зимовки до времени откладки яиц. Объектами исследований мы выбрали два вида скальных ящериц: партеногенетический вид *Darevskia armeniaca* (армянская ящерица), и бисексуальный вид *Darevskia brauneri* (ящерица Браунера). Армянских ящериц изучали в Дилижанском национальном парке, в Армении, а ящериц Браунера – неподалеку от побережья Черного моря, между Анапой и Новороссийском, рядом с мысом Малый Утриш. Исследования проводили в сходных по экологическим условиям дубово-грабовых лесах с примесью бука и липы, расположенных в горных долинах, по дну которых текут ручьи. В местах проведения исследований были выбраны и закартированы пробные площади площадью 5402 м² на Утри-

ше и 2000 м² в Дилижане. В пределах пробных площадей ящериц ловили и метили цветными метками, после чего за ними наблюдали, регистрировали и наносили на карту-схему перемещения, поведение и контакты с конспецификами. После на карту-схему места проведения исследований была наложена сетка с длиной стороны квадрата 0,5 м. Более подробное описание методов исследования приведены в предыдущих работах (Целлариус, Целлариус, 2005).

Под индивидуальным участком мы понимаем пространство, очерченное методом минимального полигона, куда входят все точки регистрации особи. Сравнивая время пребывания в неподвижности (во время баскинга) в разных квадратах, в пределах индивидуального участка выделяли *зоны баскинга*, используя известную методику (Samuel et al, 1985).

В зонах баскинга самки проводят около 80% времени периода активности (Целлариус, 2005). В условиях сомкнутого лесного полога прямыми солнечными лучами освещаются только отдельные участки поверхности, причем солнечные пятна смещаются на протяжении дня, и самки вынуждены формировать несколько зон баскинга. Количество зон баскинга в пределах индивидуального участка самки может быть различным (1–5), а их расположение в значительной степени зависит от конкретных условий освещения. Зоны баскинга, независимо от обилия солнечного света всегда приурочены к местам с хорошими защитными условиями – в их пределах или в непосредственной близости должны располагаться убежища, где самка может укрыться в случае опасности. В отсутствие убежищ в солнечных пятнах зоны баскинга здесь не формируются даже при дефиците инсоляции. Хотя в период наблюдений самки кормились преимущественно в зонах баскинга (рис.1), размещение этих зон не было связано с размещением корма в пределах индивидуального участка самки.

Даже в пределах одного биотопа площадь индивидуального участка и количество зон баскинга варьируют в широких пределах. Степень варьирования зависит от защитных условий и конфигурации пространства, освещаемого солнечными лучами. Так, площадь индивидуальных участков обоеполых самок на Утрише в среднем равняется $130,56 \pm 71,766^1$ м² (32,58–324,05 м², n=18), а у партеногенетических самок в лесах Дилижана – $188,59 \pm 93,773$ м² (104,47–

¹ Все средние величины приведены со значением стандартного отклонения.

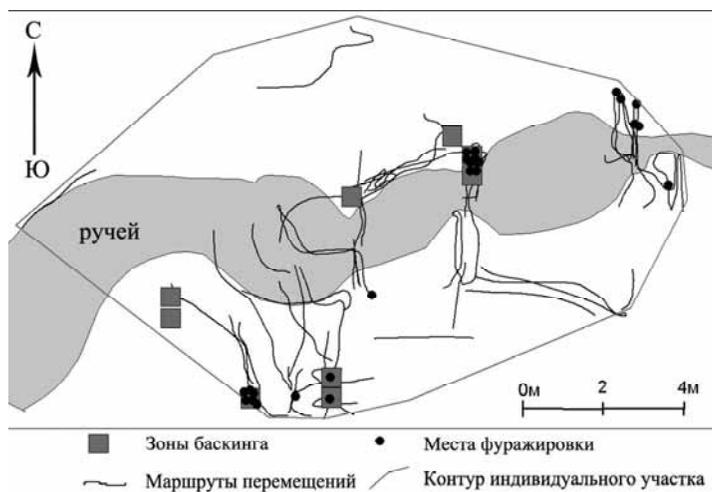


Рис. 1. Точки фуражировки партеногенетических самок.

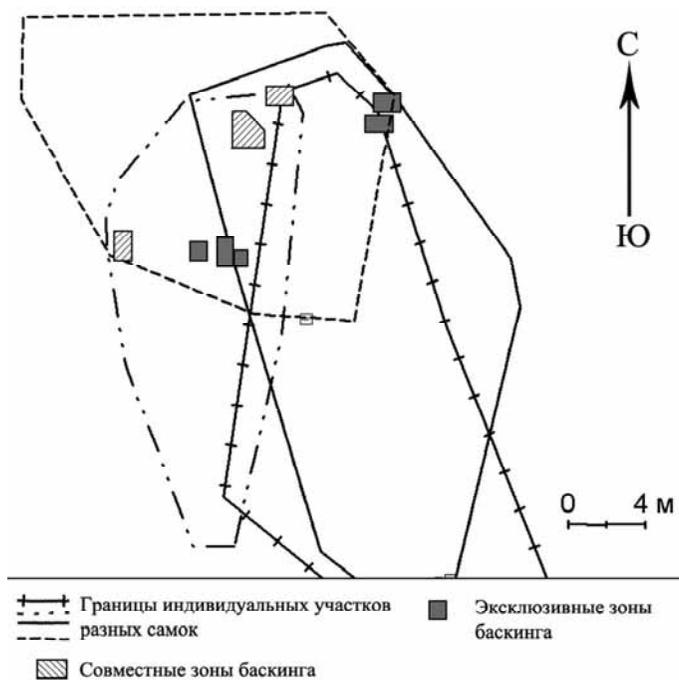


Рис. 2. Зоны баскинга партеногенетических самок.

305,64 м², n=9). Суммарная площадь зон баскинга на участках самок равняется в среднем 1,75±0,739 м² (0,5–3,0 м², n=18) на Утрише и 2,18±1,482 м² (0,50–4,75 м², n=9) в Дилижане. Разница между размером индивидуальных участков самок партеногенетических и обоеполюх видов вписывается в пределы варьирования соответствующих параметров индивидуальных участков самок в одном биоотопе, поэтому мы не можем говорить о достоверных различиях в конфигурации индивидуальных участков самок партеногенетических и обоеполюх видов (t=1,74, P=0,095). Таким образом, наши материалы хорошо согласуются с данными, согласно которым структура индивидуального участка самки в первую очередь зависит от экологических условий.

Качественное отличие в использовании индивидуального пространства самками бисексуального и партеногенетического видов заключается не в структуре самого участка, а в степени монополизации самками биологически значимых зон. Оказалось, что зоны баскинга самок бисексуального вида почти полностью монополизированы, коэффициент монополизации зон баскинга (КМЗБ²) близок к единице и в среднем равняется 0,83±0,144 (0,55–0,99, n=14), в то время как КМЗБ партеногенетических самок всегда ниже половины (0,40±0,075 (0,27–0,49, n=7), и достоверно отличается от КМЗБ на участках самок бисексуального вида (t=7,24, P=0,0000001, рис. 2). Т.о. зоны баскинга у партеногенетических самок используются в значительной степени совместно.

Существенная часть контактов самок бисексуального вида имеет выраженный агрессивный характер – 58.3% всех взаимодействий (n=223). Среди 53 проанализированных контактов партеногенетических самок лишь 18% можно классифицировать как агрессивные. У партеногенетических животных преобладают нейтральные контакты (58%), а в некоторых случаях зарегистрированы дружественные взаимодействия (8%), когда ящерицы подолгу лежали вместе в тесном физическом контакте (рис. 3). Аналогичные данные – высокая агрессивность бисексуальных самок сравнительно с партеногенетическими – известны и для ряда других видов ящериц (Трофимов, 1981; Leuck, 1985).

² КМЗБ – коэффициент, рассчитываемый как отношение точек регистрации данной особи в зоне баскинга ко всем точкам регистрации ящериц в этом пространстве (Waser, Wiley, 1979). Коэффициент принимает значения от 1 (полная монополизация) и приближается к 0 при минимальной монополизации.



Рис. 1. Совместный баскинг.

Известно, что в определенных условиях самки партеногенетических видов в период размножения образуют многочисленные скопления (Даревский, 1967; Трофимов, 1981), чего никогда не происходит у самок бисексуальных видов. Повышенная плотность популяции партеногенетических самок отражает влияние самцов на характер использования пространства самками (Галоян, 2010). Разница в популяционной плотности ящериц является еще одним аргументом в пользу влияния социальных факторов на пространственно-этологическую структуру популяции.

Ранее было показано, что у ящерицы Браунера формируются многолетние связи территориальных самцов и оседлых самок, не имеющие прямого отношения к сексуальному поведению, и выражающиеся в частности в образовании долговременных центров активности самца в зонах баскинга определенной самки (Целлариус, 2005; Целлариус, Целлариус, 2005, 2006). Такая связь обеспечивает самке защиту от попыток насильственного спаривания со стороны других самцов, при этом самки, не имеющие такой связи, во многих случаях довольно энергично пытаются привлечь внимание самца и проникнуть в центры его активности (Целлариус, 2005). Формирование долговременных социальных связей с самцом может в определенном смысле рассматриваться как элемент репродуктивной стратегии. Однако такое дополнение к общепринятой модели репродуктивной стратегии вынуждает самок конкурировать с другими самками за «внимание самца» и вполне вероятно, что повышенная агрессивность самок бисексуальных видов и монополизация зон баскинга и является следствием (проявлением) этой конкуренции.

Литература

- Галоян Э.А. 2010. Распределение партеногенетических скальных ящериц *Darevskia armeniaca* и *Darevskia unisexualis* в северной Армении и сравнение с бисексуальными видами // Зоол. ж. 89(4):1-5.
- Даревский И.С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Л.: Наука. 214 с.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Трофимов А.Г. 1981. Пространственная структура популяций некоторых партеногенетических и двуполых скальных ящериц Кавказа / Диссертация на соискание ученой степени к.б.н. Киев., 170 с.
- Целлариус Е. Ю. 2005. Пространственно-этологическая структура популяционных парцелл у скальной ящерицы (*Darevskia saxicola* (Eversmann, 1834)). / Диссертация на соискание ученой степени к.б.н. СПб.: ЗИН РАН С.1-200.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. 2005. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 1: Индивидуальный участок // Зоол. ж. Т. 84. No. 9. С. 1123-1135.
- Целлариус А.Ю., Целлариус Е.Ю. 2006. Формирование и защита индивидуального пространства у самцов скальной ящерицы. Сообщение 2: Территория и территориальные отношения // Зоол. ж. Т. 85 No.1. С. 73-83.
- Целлариус Е.Ю. 2006. Возможность длительного общения с самкой как основной фактор формирования территории у самцов скальной ящерицы (*Lacerta saxicola*) / Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: RVR. С. 201-206.
- Davies N.B. 1992. Mating system. In: Krebs J.R., Davies N.B. (eds). Behavioural ecology. An evolutionary approach. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, Paris, Berlin, Vienna: Blackwell Scientific Publications LTD., Third edition (1991), reprinted 1992. P. 263-294.
- Guyer C. 1994. Mate limitation in male *Norops humilis*. / L.J.Vitt and E.R.Pianka (eds). Lizard ecology, 1994, Princeton University Press, P.145-158
- Hews D.K. 1993. Food resources affect female distribution and male mating opportunities in the iguanian lizard *Uta palmeri* // Anim. Behav. 1993. 46: P. 279-291.
- Kwiatkowski M. A., Sullivan B. K., 2002. Mating system structure and population density in a polygynous lizard, *Sauromalus obesus* (= *ater*) // Behavioral Ecology V. 13 No. 2: P. 201–208.
- Leuck B.E, 1985 Comparative Social Behavior of Bisexual and Unisexual Whiptail lizards (*Cnemidophorus*) // Journal of Herpetology. V. 19. No. 4. P. 492-506, 1985.
- Samuel M.D., Pierce D.J., Garton E.O. 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range // J. Animal Ecology. V.54. No. 3. P. 711-719.
- Tokarz R.R. 1995. Mate choice in lizards: a review // Herpetological Monographs. 1995. No. 9. P. 17-40.

**СВЯЗЬ ТЕРАТОСПЕРМИИ С ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ
ОСОБЕННОСТЯМИ У САМЦОВ ДОМАШНЕЙ КОШКИ
(*FELIS CATUS*)**

Д.В. Глухов, С.В. Найденко

Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

E-mail: glukh.dmitrij@yandex.ru

Тератоспермия (содержание в эякуляте шестидесяти и более процентов морфологически аномальных сперматозоидов) широко распространена среди представителей семейства кошачьих (*Felidae*), включая домашнюю кошку (*Felis catus*). В настоящее время 28 из 37 видов семейства могут быть классифицированы как тератоспермийные, то есть более половины самцов этих видов производят высокое количество аномальных сперматозоидов (Pukazhenti et al., 2006). Предполагается, что данный феномен связан с уменьшением генетического разнообразия (Wildt et al., 1983; Gage et al., 2006; van Eldik et al., 2006; Asa et al., 2007). Для домашней кошки показано, что инбредные самцы продуцировали на 77% больше спермиев, чем их аутбредные сородичи, но вместе с тем число морфологически нормальных сперматозоидов составляло менее 15% (против 55% у аутбредных). Кроме того, было показано, что различные комбинации пар при инбридинге (мать-сын, отец-дочь, сибс-сибс) не влияют на качественные и количественные показатели спермы (Pukazhenti et al., 2006).

Целью нашей работы является оценка связи тератоспермии с физиологическими особенностями самцов домашней кошки. В задачи нашей работы входит сравнение показателей качества спермы, интенсивности сперматогенеза и концентрации ряда гормонов в плазме крови тератоспермийных и нормоспермийных самцов.

Материалы и методы. Работу проводили на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Нормоспермийные (аутбредные) самцы домашней кошки были получены из частных рук, тератоспермийные (инбредные) родились на НЭБ «Черноголовка». Животных содержали по одному в вольерах площадью 2 м². Суточный рацион включал около 400 г мяса курицы с добавками витаминов и минералов, доступ к воде был неограничен.

Ежемесячно у самцов проводили сбор спермы с помощью электроэякуляции. Животных обездвигивали по стандартной методике

(Goeritz et al., 2006), сразу после обездвиживания производили забор крови (1-2 мл) из паховой вены при помощи одноразовых стерильных шприцов и измерение длины, ширины/высоты семенников с помощью штангенциркуля. Объем семенников рассчитывали по формуле $V=4/3\pi \cdot a \cdot b^2$, где V-объем семенника, а-половина длины и b-половина ширины (Howard et al. 1990). Общий объем рассчитывали как сумму объемов правого и левого семенников (Howard et al. 1990).

Для электроэякуляции использовали ректальный зонд длиной 25 см и диаметром 1,65 см с тремя медными электродами и электроэякулятор фирмы P-T Electronics (Боринг, Орегон, США) с возможностью регулировки выходного напряжения (использовали напряжение от 2 до 6 В). Объем эякулята, полученного за всю серию стимулов, суммировали. Сразу же после получения эякулята под микроскопом производили оценку подвижности сперматозоидов (от 0 до 100%), с помощью микропипетки измеряли общий объем эякулята, подсчет количества сперматозоидов производили в камере Горяева после разведения физраствором по схеме: 2 мл эякулята + 50 мл физраствора, затем – 2 мл разведённой спермы + 50 мл физраствора. Подсчёт производили в пяти больших квадратах по диагонали, учитывая все сперматозоиды, головка которых лежала в пределах квадрата. Концентрацию сперматозоидов рассчитывали по формуле $C=n \cdot 576$, где C-концентрация сперматозоидов, млн/мл, n-среднее число сперматозоидов в одном большом квадрате счётной камеры, а 576-коэффициент разведения.

Для морфологической оценки сперматозоидов готовили мазки неразведенной спермы. Под микроскопом при восьмидесятикратном увеличении производили оценку морфологии всех сперматозоидов, после чего вычисляли процент нормальных сперматозоидов по формуле $Q=N_n \cdot 100/S$, где Q-качество спермы, N_n -число нормальных сперматозоидов, S-общее число оцененных сперматозоидов.

Измерение концентрации гормонов в плазме крови осуществляется при помощи метода иммуноферментного анализа, используя готовые наборы компаний «Иммунотех» (Москва, Россия) для тестостерона, кортизола и прогестерона, «Хема-Медика» (Москва, Россия) для эстрадиола, «DRG» (Германия) для андростендиона (Найденко и др., 2007).

Результаты и обсуждение. Доля морфологически нормальных сперматозоидов у инбредных и аутбредных самцов составила в среднем 22,6% и 42,7%, что позволяет рассматривать самцов первой группы как тератоспермийных, а второй – как нормоспермийных.

Объём семенников тератоспермийных животных был несколько меньше чем у нормоспермийных ($0,98 \pm 0,08$ и $1,19 \pm 0,09$ см³ соответственно), что противоречит литературным данным (Neubauer et al., 2004). Вместе с тем, объём эякулята у тератоспермийных самцов был в 1,7 раза больше ($57,52 \pm 17,63$ и $33,97 \pm 4,73$ мкл соответственно), чем у нормоспермийных.

Подвижность сперматозоидов в эякулятах тератоспермийных самцов была в среднем ниже, чем у нормоспермийных (44 ± 4 % и 64 ± 5 % соответственно). Даже морфологически нормальные (или, точнее, выглядящие таковыми при визуальной оценке) сперматозоиды тератоспермийных животных обладают меньшей подвижностью по сравнению со сперматозоидами в эякулятах нормоспермийных самцов. Это может указывать на наличие других, менее заметных, дефектов, возникающих при нарушении сперматогенеза. О наличии значительных нарушений на ранних этапах данного процесса может также свидетельствовать высокая доля первичных аномалий сперматозоидов (т.е. микроцефалия, макроцефалия и спирально закрученный хвостик (Wildt et al., 1983)) от их общего числа в эякулятах тератоспермийных самцов: 33 ± 3 %, по сравнению с 16 ± 1 % у нормоспермийных самцов. Концентрация сперматозоидов в эякуляте составила $49,74 \pm 11,36$ млн/мл для тератоспермийных и $55,58 \pm 9,65$ млн/мл для нормоспермийных самцов. Чуть более низкая концентрация сперматозоидов у тератоспермийных самцов, наряду с большим объемом эякулята, возможно, указывает на гиперфункцию желёз, вырабатывающих семенную жидкость.

Выявлены различия в концентрации некоторых стероидных гормонов в плазме крови тератоспермийных и нормоспермийных животных. Средняя концентрация тестостерона в плазме крови тератоспермийных животных была примерно в 1,3 раза выше, чем у нормоспермийных ($4,2 \pm 1$ нг/мл и $3,1 \pm 0,6$ нг/мл соответственно). Ховард с соавторами (Howard et al., 1990), напротив, показали, что уровень данного гормона в плазме крови был в 2-3 раза ниже у тератоспермийных самцов домашней кошки.

Средний уровень кортизола в плазме крови тератоспермийных самцов также был значительно выше такового у нормоспермийных животных ($118,5 \pm 19,6$ нг/мл и $75,8 \pm 10,7$ нг/мл соответственно). Средняя концентрация прогестерона наоборот, несколько ниже ($4,9 \pm 0,7$ нг/мл и $6 \pm 1,5$ нг/мл соответственно).

Таким образом, отмечены определенные различия в уровне стероидных гормонов и показателях качества спермы у терато- и нор-

моспермийных самцов домашней кошки. Вместе с тем, у тератоспермийных самцов домашней кошки не отмечали значительной интенсификации сперматогенеза, как описано в целом ряде исследований (Neubauer et al., 2004; Pukazhenti et al., 2006).

Работа выполнена при поддержке ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009-2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282), гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1792.2009.4, РФФИ 07-04-00899.

Литература

- Найденко С.В., Антонец А.Л., Ерофеева М.Н.* 2007. Гормональный ответ на введение синтетического аналога адренокортикотропного гормона у рысят (*Lynx lynx* L.). // Доклады РАН. Сер. Биол. No. 416: 274-277.
- Asa C., Miller P., Agnew M., Rebolledo J. A. R., Lindsey S. L., Callahan M., Bauman K.* 2007. Relationship of inbreeding with sperm quality and reproductive success in Mexican gray wolves // *Animal Conservation*. V. 10. P. 326-331.
- Gage M. J.G., Surridge A.K., Tomkins J.L., Green E., Wiskin L., Bell D.J., Hewitt G.M.* 2006. Reduced heterozygosity depresses sperm quality in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* // *Current Biology*. V. 16. P. 612-617.
- Goeritz F., Neubauer K., Naidenko S., Fickel J., Jewgenow K.* 2006. Experimental investigations on reproductive physiology in male Eurasian Lynx (*Lynx lynx*). *Theriogenology*. V. 66. P. 1751-1754.
- Howard J.G., Brown J.L., Bush M., Wildt D.E.* 1990. Teratospermic and normospermic domestic cats: ejaculate traits, pituitary-gonadal hormones, and improvement of spermatozoal motility and morphology after swim-up processing // *Journal of Andrology*. V. 11. P. 204-215.
- Neubauer K., Jewgenow K., Blottner S., Wildt D.E., Pukazhenti B.S.* 2004. Quantity rather than quality in teratospermic males: ahistomorphometric and flow cytometric evaluation of spermatogenesis in the domestic cat // *Biology of Reproduction*. V. 71. P. 1524-71.
- Pukazhenti B.S., Neubauer K., Jewgenow K., Howard J.G., Wildt D.E.* 2006. The impact and potential etiology of teratospermia in the domestic cat and its wild relatives // *Theriogenology*. V. 66. P. 112-121.
- van Eldik P., van der Waaij E.H., Ducro B., Kooper A.W., Stout T.A.E., Colenbrander B.* 2006. Possible negative effects of inbreeding on semen quality in Shetland pony stallions // *Theriogenology*. V. 65. P. 1159-1170.
- Wildt D.E., Bush M., Howard J.G., O'Brien S.J., Meltzer D., van Dyk A., Ebedes H., Brand D.J.* 1983. Unique seminal quality in the South African cheetah and a comparative evaluation in the domestic cat // *Biology of Reproduction*. V. 29. P. 1019-25.

ПИТАНИЕ КОЛЬЧАТОЙ НЕРПЫ БЕРИНГОМОРЬЯ В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ)

Е.Н. Горлова

Лаборатория биогеоценологии и исторической экологии

E-mail: kowkav@rambler.ru

Кольчатая нерпа (*Pusa hispida* Schreber, 1775) в современных водных сообществах – типичный пагофильный циркумполярный вид, неразрывно связанный с районами моря, имеющими ледовый покров. У побережья Чукотки нерпа – самый многочисленный и обычный тюлень, обитающий по всей приматериковой зоне и часто встречающийся на удалении от берега на дрейфующих льдах (Тихомиров, Кизеветтер, 1966). Далеких миграций для вида не выявлено, обычные перемещения пассивны и связаны с состоянием кормовой базы или ледовой обстановкой (Крылов и др., 1964). Питание нерпы очень разнообразно. Животное охотится в основном в верхней части толщи воды, как на планктонные, так и на нектобентосные формы ракообразных и рыб. Современные исследования показывают, что нерпа может легко переходить с одной пищи на другую, в зависимости от ее наличия в то или иное время года (Аристов, Барышников, 2001; Федосеев, 2005).

Подобная трофическая пластичность в настоящее время позволяет предположить, что и в прошлом вид успешно приспосабливался к изменениям окружающей среды, меняя свое трофическое положение в зависимости от условий. Активно развивающееся в последние десятилетия применение анализа стабильных изотопов, дает нам возможность на основании остеологического материала сравнить, отличался ли рацион питания вида в исследуемом регионе в прошлом от современного и менялись ли кормовые участки.

В работе исследовались костные фрагменты кольчатой нерпы из многовековых отложений кухонных остатков древнеэскимосского поселения (пос. Дежнево, п-ов Чукотка), существовавшего в период с конца 5 века до н.э. по середину 12 века н.э. (Динесман и др., 1996). Для изотопного анализа использовалась 101 кость. Все они отбирались по возрастным и морфологическим признакам, чтобы исключить из рассмотрения беременных и лактирующих самок, у которых иной изотопный состав, а так же не допустить встречи среди образцов двух костей от одной особи. Всего в результате были исследованы кости относящиеся к шести временным интервалам по два-три столетия каждый, а также один современный образец.

Выделение коллагена проводилось по стандартной методике (Longin, 1971).

Изотопный анализ велся по двум биогенным элементам – азоту и углероду. Исследования проводились в Институте Проблем Экологии и Эволюции РАН на изотопном масс-спектрометре IRMS Finnigan Delta V Plus. Изотопное соотношение обозначалось условной единицей $\delta X = [(R_{\text{образца}} / R_{\text{стандарта}}) - 1] * 1000$, где X – это ^{15}N или ^{13}C , а R – соответствующие пропорции $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ или $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$. За стандарт для измерения ^{15}N был взят атмосферный азот (N_2). Изотопное отношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ измерялось в виде отклонения от «венского» эквивалента международного стандарта Pee Dee Belemnite VPDB. Точность измерения концентрации изотопов составляла $\pm 0,1\%$.

Соотношение тяжелого и легкого изотопов азота указывает на место, занимаемое животным в цепи питания, и меняется во времени при переходе от одного типа пищи к другому (DeNiro and Epstein, 1981). В среднем относительный азотный изотопный состав коллагена костей кольчатой нерпы из приведенного археологического памятника равен $18,1\%$, что соответствует уровню консументов среднего звена ($17,7\%$ – современный образец), питающихся как позвоночными, так и беспозвоночными. Варьирование относительного азотного изотопного состава кольчатой нерпы в среднем между соседними временными интервалами составляет не более 1% , что укладывается в пределы одного трофического уровня (рис. 1.). Из всего вышесказанного можно сделать вывод, что пищевая специализация данного вида за последние две с половиной тысячи лет не изменилась. Тем не менее, прослеживается достоверно значимое (по критерию Фишера: $p=0,027$) увеличение диапазона стандартного отклонения значений азотного изотопного состава в период с начала II по конец VII веков н.э. А в периоды с конца V века до н.э. по начало II века н.э. и начиная с конца VII века н.э. до середины XII века этот диапазон уменьшался. Следует предположить, что подобная динамика трофических связей кольчатой нерпы во времени связана с изменением у большинства особей пищевых предпочтений. Литературные данные по климатическим перестройкам в изучаемом регионе (Динесман и др., 1996; Anderson and Abbott, 2001; Cook et al., 2004) показывают, что наблюдаемые сужения пищевых предпочтений соответствовали холодным периодам. Таким образом, мы выяснили, что в суровых климатических условиях разнообразие диеты кольчатой нерпы сужалось, то есть большинство особей внутри популяции имели сходные пищевые предпочтения и концентрировались на ограниченном наборе ресурсов.

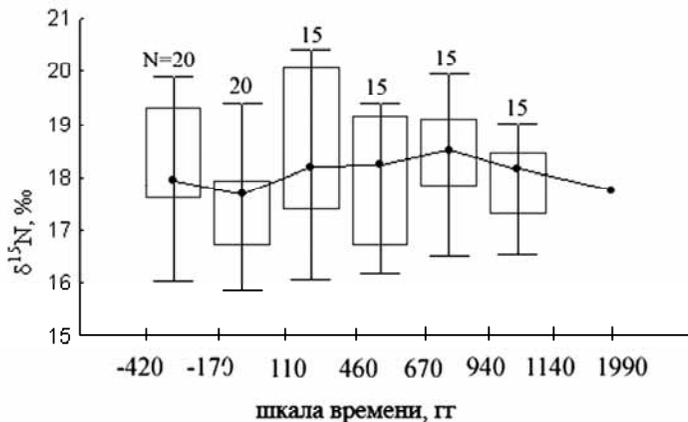


Рис. 1. Распределение $\delta^{15}\text{N}$ (‰) коллагена кости кольчатой нерпы по периодам. Точками обозначены значения медианы, прямоугольниками – стандартные отклонения, а вертикальными линиями – минимальные и максимальные значения.

Дополнением к азотному изотопному анализу в выяснении изменений в питании вида служат данные о соотношении изотопов углерода. Одно из важнейших свойств углеродного соотношения – региональное изменение изотопного состава (Isotopes in Palaeoenvironmental Research, 2006).

При рассмотрении динамики углеродного изотопного состава костей кольчатой нерпы во времени в среднем, было выявлено, что серьезных изменений в локализации охоты не происходило (рис.2). Средние различия в изотопном составе углерода между периодами не превышают 0,9‰, однако можно отметить достоверные (критерий Фишера: $p=4 \cdot 10^{-5}$) изменения в диапазоне значений на рубеже VII – VIII веков н.э. В этот период наблюдается резкое расхождение среди особей по региональным охотничьим предпочтениям – появляются животные с более «легким» углеродным изотопным составом.

Очевидно, что нерпы с низкими $\delta^{13}\text{C}$ значениями не принадлежали к местной локальной популяции кольчатой нерпы, обитавшей на охотничьем участке морских зверобоев данного поселения, то есть были пришлыми из другого региона. Появление таких особей совпадает с периодом понижения температуры и увеличением ледовитости (Anderson and Abbott, 2001; Cook et al., 2004).

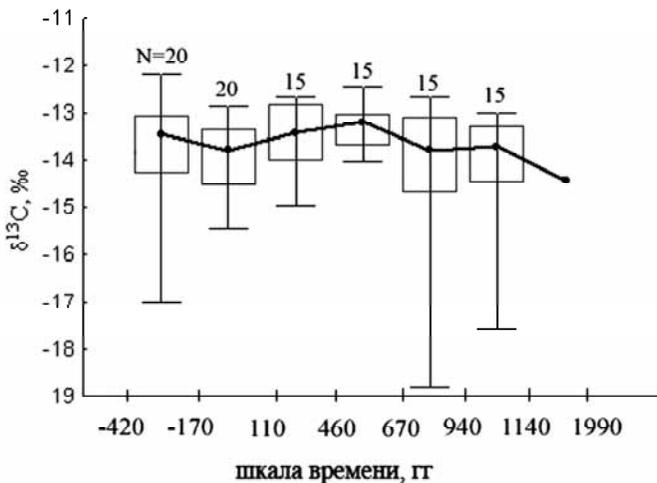


Рис. 2. Распределение $\delta^{13}\text{C}$ (‰) коллагена кости кольчатой нерпы по периодам. Точками обозначены значения медианы, прямоугольниками – стандартные отклонения, а вертикальными линиями – минимальные и максимальные значения.

Как было сказано выше, кольчатая нерпа не отличается дальними активными миграциями, но совершает пассивные перекочевки, следуя вместе с движением льдов. Вероятно, особи, отличающиеся по изотопному составу, принадлежали к отдаленной от берега популяции кольчатых нерп, придерживающейся дрейфующих льдов. В холодные периоды льды подходили ближе к берегу и морские зверобой получали возможность охотиться на нерп, относящихся к другому экотипу.

Результаты данного исследования показали, что в целом место берингоморской кольчатой нерпы в трофической сети в последние тысячелетия оставалось постоянным. Однако виду свойственны некоторые изменения пищевых предпочтений и охотничьих территорий, которые позволяют приспосабливаться к меняющимся условиям окружающей среды.

Автор выражает глубокую благодарность д.б.н. А.Б. Савинцову и всем сотрудникам лаборатории Исторической экологии ИПЭЭ РАН, а также д.б.н. А.В. Тиуну (ИПЭЭ РАН). Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (09-04-00196) и программ «Происхождение и эволюция биосферы» и «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

Литература

- Аристов А.А., Барышников Г.Ф.* 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб. С. 463-546.
- Динесман Л.Г., Киселева Н.К., Савинецкий А.Б., Хасанов Б.Ф.* 1996. Вековая динамика прибрежных экосистем северо-востока Чукотки. РАН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова. М.: «Аргус». 189 с.
- Крылов В.И., Федосеев Г.А., Шустов А.П.* 1964. Ластоногие Дальнего Востока. М.: Изд-во «Пищевая промышленность». 59 с.
- Тихомиров Э.А., Кизеветтер И.В.* 1966. Дальневосточные ластоногие. Владивосток: Центральное Бюро Технической Информации Дальрыбы ТИНРО. 133 с.
- Федосеев Г.А.* 2005. Популяционная биология ледовых форм тюленей и их роль в экосистемах Северной Пацифики. Магадан: Магадан НИРО. 179 с.
- Anderson L., Abbott M.B.* 2001. Holocene Climate Inferred from Oxygen Isotope Ratios in Lake Sediments, Central Brooks Range, Alaska. *Quaternary Research*. 55. P. 313-321.
- Cook E.R., Esper J., D'Arrigo R.D.* 2004. Extra-tropical Northern Hemisphere land temperature variability over the past 1000 years. *Quaternary Science Reviews*. 23. P. 2063-2074.
- DeNiro M.J. and Epstein S.* 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 45. P. 341-351.
- Isotopes in Palaeoenvironmental Research, 2006. Developments in Palaeoenvironmental Research.* Netherlands: Springer. 10. 307 p.
- Longin R.* 1971. New method of collagen extraction for radiocarbon dating. *Nature*. 230. P. 241-242.

**ПОЛИМОРФИЗМ ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ
БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS* И КАВКАЗСКОЙ БУРОЗУБКИ
SOREX SATUNINI (MAMMALIA), ВЫЯВЛЯЕМЫЙ С
ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ**

О.О. Григорьева, А.Г. Шестак

E-mail: grig_forever@mail.ru

Особь, принадлежащие к разным хромосомным расам *Sorex araneus*, практически не различимы и определяются в ходе цитологических исследований путем установления кариотипа. Преимущество молекулярно-генетических методов над цито-генетическими состоит в том, что они требуют гораздо меньше времени на проведение анализа, небольшое количество ткани животного и дают возможность исследовать погибших особей.

Три хромосомные расы обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*, Москва (Mo), Западная Двина (Wd) и Селигер (Sl), принадлежат к трем различным кариологическим группам (Западно-Европейской, Балтийской и Восточно-Европейской соответственно) и обладают морфологическим сходством. Для их идентификации применялись различные методы, основанные на кариотипических, морфологических и биохимических особенностях (Борисов и др., 2008; Орлов и др., 2004; Bulatova et al., 2000; Orlov, Borisov, 2007).

Для идентификации различных хромосомных рас *Sorex araneus* и сопоставления результатов с вышеупомянутыми методами, был проведен микросателлитный анализ особей с использованием маркеров, разработанных швейцарскими учеными (Wytenbach, Hausser, 1996; Basset et al., 2004).

Материалы и методы. Для настоящего сообщения использован материал, собранный в 2006–2009 гг. Объем выборки составил 30 особей обыкновенной бурозубки, отловленных в 11 пунктах Валдайской возвышенности (табл. 1); в выборку также были включены 7 особей, принадлежащие к другому виду, *Sorex satunini*, отловленные в Краснодарском крае, пос. Первомайский.

Для анализа ДНК использовали образцы печени, которые фиксировали в 96% этаноле. Тотальную ДНК выделяли по стандартной методике путем лизиса ткани печени протеиназой К в присутствии SDS с последующей депротеинизацией смесью фенолхлороформа и осаждением ДНК. Использовали 19 микросателлитных

Таблица 1. Места находок хромосомных рас обыкновенной буроzubки

№ точки	Окрестности населенного пункта	Координаты с.ш./в.д	N, раса
1	Бельково	56°45′/31°28′	2, Wd
2	Волок II	56°51′/32°02′	3, Wd
3	Волок III	56°51′/32°01′	3, Mo
4	Горицы	56°52′/31°51′	2, Wd
5	Скудино	56°01′/31°50′	2, Wd
6	Выползово	56°51′/31°57′	1, Wd
7	Любино	56°58′/32°01′	3, Mo
8	Рогово	56°56′/32°03′	2, Mo
9	Л18	56°58′/32°02′	4, Mo
10	Л19	56°45′/31°28′	4, Sl
11	Л20	56°59′/32°01′	4, Sl

маркеров (A8, B7, B30, D103, D106, D107, L2, L9, L13, L14, L16, L33, L45, L57, L62, L67, L68, L69, L92). Реакцию амплификации проводили в термоциклере “Терцик” (ДНК-Технология, Россия) в реакционной смеси объемом 20 мкл, содержащей 60 мМ трис-HCl (pH=7.5), 10 мМ сульфата аммония, 01% TWEEN 20, по 100 мкМ каждого dNTP, по 0,1 мМ праймеров, 2 мМ MgCl₂, 1 единицу Taq-полимеразы и 25-100 нг тотальной ДНК. Температура отжига для индивидуальной пары праймеров дана в таблице 1.

Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 8%-ом полиакриламидном геле в 1xTBE буфере при 300в в течение 2 часов, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете. В качестве маркеров длины фрагментов использовали стандарты молекулярной массы в 100bp.

Оценку частот аллелей и гетерозиготности проводили по стандартным формулам с использованием программы “Microsoft® Office Exel 2003”.

Результаты и обсуждение. Полиморфизм наблюдался лишь по десяти локусам (A8, B30, D103, D106, D107, L2, L9, L16, L67, L69) (табл. 2), что говорит об ограниченности использования генетических диагностических маркеров, разработанных для одних популяций и затем применяемых на совершенно иных. Таким образом, желательнее использовать дополнительные генетические маркеры, так как постоянно существует риск, что локус не будет диагностическим в определенной выборке.

Таблица 2. Характеристика исследованных микросателлитных локусов

№	Локус	Повторяющаяся Последовательность	t° отжига	Интервал размеров аллелей (п.н.)	Число аллелей
1	A8	(CA) ₂₆	57	200-236	3
2	B30	(GA) ₂₆	55	185-200	2
3	D103	(СТАТ) ₁₂	55	242-260	2
4	D106	(СТАТ) ₁₀	55	161-174	3
5	D107	(СТАТ) ₁₇	55	231-269	3
6	L2	(GGA) ₁₂	55	115-130	4
7	L9	(AC) ₂₉	55	416-483	5
8	L16	(AC) ₁₆	55	132-164	3
9	L67	(AC) ₁₇	55	85-160	4
10	L69	(AC) ₁₇	57	108-138	3

Данные по частотам аллелей трех хромосомных рас *Sorex araneus* представлены в табл. 3. Хромосомные расы *Sorex araneus* различаются по четырем локусам (L16, L67, L69, D107). По локусу L9 отличается раса Москва (нет аллеля 483 б.р.), по D103 – раса Селигер (одинаковая частота встречаемости аллелей 242 б.р. и 260 б.р.). Раса Западная Двина имеет специфические аллели по локусу L2 (115 б.р.), также она более полиморфна и по локусу L16. Раса Селигер менее полиморфна по локусу A8 (нет аллелей 200 б.р. и 218 б.р.), но это может быть результатом малой выборки. Таким образом, наличие небольшого числа расоспецифичных аллелей говорит о генетической близости рас и подтверждает слабое влияние хромосомных различий на генетическую структуру популяций.

В результате изучения распределения частот аллелей между *S. araneus* и *S. satunini* (табл. 3), обнаружено, что виды достоверно различаются по шести локусам (A8, L2, L9, L69, D106 и D107). Особенно четко виды различаются по локусу L2, по которому образцы *S. satunini* не проходят амплификацию. Можно считать, что локус может быть использован как диагностический. Для *S. satunini* характерен низкий уровень полиморфизма (отсутствуют 16 аллелей по 10 локусам), что может быть следствием селекционного процесса и свидетельствовать о недавнем происхождении вида.

Результаты по изменчивости исследованных локусов представлены в таблице 4. Видны заметные различия по значениям наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности по локусам L9, L16, L67, что может быть следствием неслучайного скрещивания, т.е. данные локусы могут быть вовлечены в отбор.

Таблица 3. Частоты аллелей исследованных микросателлитных локусов среди трех хромосомных рас *Sorex araneus* и *Sorex satunini*

Локус	Аллель b.p.	Wd	Mo	Sl	Общее <i>S.araneus</i>	<i>S.satunini</i>
A8	N	6	5	3	14	7
	200	0,0000	0,2000	0,0000	0,0714	0,0000
	218	0,1667	0,0000	0,0000	0,0714	1,0000
	236	0,8333	0,8000	1,0000	0,8571	0,0000
L2	N	10	10	9	29	0
	115	0,0625	0,0000	0,0000	0,0256	-
	120	0,5000	0,6923	0,4000	0,5385	-
	125	0,1875	0,2308	0,4000	0,2564	-
	130	0,2500	0,0769	0,2000	0,1795	-
L9	N	8	10	9	28	7
	416	0,0000	0,0000	0,0952	0,0408	0,0000
	433	0,0000	0,0000	0,0952	0,0404	0,0000
	450	0,1538	0,4000	0,1429	0,2245	0,1429
	467	0,6154	0,6000	0,3333	0,4898	0,5000
	483	0,2308	0,0000	0,3333	0,2041	0,3571
L16	N	9	10	8	27	7
	132	0,2500	0,0556	0,2000	0,1591	0,0000
	148	0,5625	0,5556	0,8000	0,6136	0,7000
	164	0,1875	0,3889	0,0000	0,2273	0,3000
L67	N	10	10	9	29	7
	85	0,0000	0,0714	0,0625	0,0213	0,0000
	110	0,3529	0,5000	0,5625	0,4681	0,3333
	135	0,5294	0,4286	0,3750	0,4681	0,4167
	160	0,1176	0,0714	0,0000	0,0638	0,2500
L69	N	10	8	8	26	7
	108	0,1111	0,2308	0,2222	0,1707	0,0000
	128	0,5556	0,4615	0,1111	0,4146	0,8571
	138	0,3333	0,3077	0,6667	0,4146	0,1429
B30	N	10	6	9	25	7
	185	0,8333	0,8571	0,7000	0,7931	1,0000
	200	0,1667	0,1429	0,3000	0,2069	0,0000
D103	N	10	10	9	29	7
	242	0,5714	0,8333	0,5000	0,6316	1,0000
	260	0,4286	0,1667	0,5000	0,3684	0,0000
D106	N	10	10	9	29	7
	161	0,2000	0,2667	0,1667	0,2143	0,0000
	168	0,3333	0,4667	0,4167	0,4048	0,3333
	174	0,4667	0,2667	0,4167	0,3810	0,6667
D107	N	10	10	9	29	7
	231	0,5714	0,3571	0,2857	0,4048	0,0000
	250	0,1429	0,3571	0,3751	0,2857	1,0000
	269	0,2857	0,2857	0,3571	0,3095	0,0000

Таблица 4. Генетическая изменчивость по микросателлитным локусам

Локус	Пара- метры	<i>Sorex araneus</i>				<i>Sorex saturini</i>
		Wd	Mo	SI	Среднее	
A8	HE	0.1653	0.3750	0	0.2176	0
	HO	0.1667	0.4000	0	0.2143	0
L2	HE	0.6150	0.3950	0.5934	0.5686	-
	HO	0.7500	0.4615	0.4000	0.5641	-
L9	HE	0.5487	0.4717	0.6272	0.5885	0.2188
	HO	0.2000	0.6000	0.2143	0.3409	0.5455
L16	HE	0.5493	0.5150	0.2188	0.4794	0.3367
	HO	0.8750	0.8889	0.4000	0.7727	0.6000
L67	HE	0.5650	0.5350	0.4986	0.5616	0.6429
	HO	0,8235	0.7143	0.8125	0.7447	0.8333
L69	HE	0.5124	0.6328	0.4259	0.6205	0.1420
	HO	0.7778	0.7692	0.5000	0.6585	0,1429
B30	HE	0.1800	0.1528	0.4012	0.2688	0
	HO	0.3300	0.2857	0.4000	0.2759	0
D103	HE	0.4835	0.1800	0.5000	0.4444	0
	HO	0.4286	0,333	0,5000	0.4211	0
D106	HE	0.6150	0.6250	0.6298	0.6347	0.4082
	HO	0.6667	0,6667	0.5833	0.6429	0.4444
D107	HE	0.5150	0.6350	0.6605	0.6237	0
	HO	0.5714	0,5714	0,7143	0.6190	0

Примечание: HE – ожидаемая гетерозиготность; HO – наблюдаемая гетерозиготность

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ (09-04-00530-а).

Литература

- Борисов Ю.М., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Демидова Т.Б., Ирхин С.Ю., Малыгин В.М., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Щипанов А.Н., Орлов В.Н. 2008. Контакты хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora) на краевых образованиях вепсовской стадии Валдайского ледника. // Сиб. эк. журн. Вып. 5. С. 763-771.
- Булатова Н.Ш., Быстракова Н.В., Щипанов Н.А., Орлов В.Н. 1999. Каринологическая дифференциация обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. бассейнах Верхней и Средней Волги (Insectivora, Mammalia). // Докл. РАН. Т. 366. С. 416-419.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Балакирев А.Е. 2004. Иерархия внутривидовых таксонов обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora), и таксономическая структура вида млекопитающих. // Зоол. журн. Т. 83. Вып. 2. С. 199-212.

- Basset P., Yannic G., Yang F., O'Brien P.C., Graphodatsky A.S., Ferguson-Smith M.A., Balmus G., Volobouev V.T., Hausser J. 2004. Chromosome localization of microsatellite markers in the shrews of the *Sorex araneus* group. // Chromosome Res. V.14. P. 253-262.
- Bulatova N., Searle J.B., Bystrakova N., Nadjafova R., Shchipanov N. and Orlov V. 2000. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia. // Acta Theriol. V. 45. Suppl. 1. P. 33-46.
- Orlov V., Borisov Yu. 2007. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Insectivora) from the south part of Valdai Heights (Russia). // Comparative Cytogenetics. V. 1. № 2. P. 101-106.
- Wyttenbach A., Hausser J. 1996. Brief report. Microsatellites in *Sorex araneus* (Insectivora): highly polymorphic markers for population genetic studies within and between chromosomal races. // Hereditas. V. 125. P. 177-181.

КРИТЕРИИ ДЕГРАДАЦИИ ПАСТБИЩНЫХ ЭКОСИСТЕМ СТЕПЕЙ МОНГОЛИИ

Е.В. Данжалова¹, Э. Ариунболд², С. Хадбаатар³

¹ Лаборатория экологии аридных территорий

² Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия

³ Московский педагогический государственный университет

E-mail: monexp@mail.ru

В последние годы, особенно после начала экономических и политических реформ 1990-х гг., на фоне усиливающейся аридизации климата неуклонно возрастают пастбищные нагрузки практически по всей территории Монголии. При этом экосистемы Средне-Гобийского аймака оказались в сильной степени подверженными синергетическому воздействию этих двух факторов, что повлекло за собой интенсификацию развития процессов деградации почвенно-растительного покрова на больших площадях.

Средне-Гобийский аймак расположен в центральной части Монголии и является важной административной единицей в животноводческой отрасли экономики страны. Пастбищные земли занимают здесь более 95% его территории. В 2008 г. в аймаке насчитывалось 2040,6 тыс. голов скота. Один из сомонов аймака - Эрдэнэ-Далай – в настоящее время занимает первое место в Монголии по поголовью скота и насчитывает 355 тыс. голов.

По своему рельефу территория Средне-Гобийского аймака характеризуется распространением денудационных равнин и плато с незначительным участием островных низко- и среднегорных массивов и широкими нередко долинообразными понижениями с мелкими озерами и солончаками. Поверхность территории в целом снижается с северо-запада на юго-восток с 1400-1800 м до 1100-1200 м.

В зональном аспекте экосистемный набор аймака является классическим примером экотонной зоны. В северо-западной оконечности аймака экосистемы представлены умеренно-сухими степями на темно-каштановых почвах и их горных вариантах. На севере аймака распространены сухие дерновиннозлаковые степи на каштановых и каштановых солончаковатых почвах. Центральная часть занята опустыненными степями на различных вариантах светло-каштановых почв. Южнее проходит полоса пустынных степей на бурых пустынно-степных, солонцеватых и рыхлопесчаных почвах и песках. В крайней южной части аймака представлены экосистемы остепненных пустынь на палево-бурых почвах.

Как известно, южные варианты степей Монголии находятся в зоне недостаточного увлажнения, среднее количество осадков за год составляет 100-250 мм, из них более 60 % приходится на летний период. Интенсивные засухи повторяются здесь через 10-12 лет (Береснева, Рачковская, 1978; Гаджиев, 2002).

Методика исследования. Изучение степных экосистем Средне-Гобийского аймака было проведено в 2009 г. в период максимального развития травостоя (июль-август). В изучаемых сообществах проводились подробные геоботанические описания на площади 100 м². Численность, проективное покрытие и надземная фитомасса травянистых растений определяли на площадках размером 1 м² в трех повторностях. У доминантов (лук *Allium polyrrhizum*, ковыли *Stipa krylovii* и *S. grandis* и ковыльки *Stipa klemenzii* и *S. gobica*) оценивали жизненное состояние на трансектах площадью 100 м², где визуально отмечали живые, с признаками вегетации и покоящиеся дерновины. Среди покоящихся отбирали по 10-30 дерновин для изучения анатомической структуры корней и выявления степени угнетения и гибели. Анатомическое исследование покоящихся дерновин злаков и луков проводилось в полевых условиях с помощью оптического микроскопа марки "NOVEL". Задача почвенно-грунтовых исследований включала определение защебненности и опесчаненности поверхности почв, как комплексного фактора деградации почвенно-растительного покрова. Большое внимание уделялось изучению естественной влажности почв как одного из важных показателей, по которому можно судить о влагосодержании корнеобитаемого горизонта пастбищных угодий. Естественная влажность определялась по методике А.А. Роде (1960).

Кроме того, были собраны метеоданные по основным метеостанциям аймака с 1944 г. и данные по поголовью скота по всем сомонам с 1985 г.

Результаты исследования. Проведенное обследование основных типов степей Средне-Гобийского аймака показало, что на значительной территории происходит деградация растительных сообществ. Причем сам характер деградации растительных сообществ в каждой из подзон имеет свои особенности. Так, в сообществах **умеренно-сухих степей** отмечено, что дерновинные злаки (*Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*) уступили свои позиции дигрессивно-активным видам. На территории сомона Цаган-Дэлгэр на месте змеевково-тырсовых и петрофитноразнотравно-

тырсовых степей сформировались холоднопопынные сообщества. Общая фитомасса без учета одно-, двулетних видов здесь достигает 43 г/м². Доля коренного эдификатора этих степей *Stipa krylovii* при общих низких значениях составляет менее 1%. Практически не отмечены в сообществах ранее распространенные здесь *Agropyron cristatum* и *Koeleria cristata*. Попынь холодная является ценным кормовым видом, тем не менее ситуация на этих пастбищах осложняется значительным участием одно-, двулетних видов, которые снижают их кормовую ценность.

Важным признаком деградации и опустынивания пастбищных экосистем в подзоне **сухих степей** является инвазия в растительные сообщества и расширение обитания другого пустынно-степного вида – кустарничка *Ephedra sinica*. В наибольшей степени это характерно для территорий сомонов Гоби-Угтал, Ада-Цаг, Эрдэнэ-Далай. В первых двух случаях они приурочены к делювиальным шлейфам гранитных массивов, а в сомоне Эрдэнэ-Далай – к пологу-увалистому плато. Общая надземная фитомасса в этих сообществах составляла 12-30 г/м², более 60% этих запасов принадлежат *Ephedra sinica*. На участках рефугиумов надземная масса увеличивается в 4-10 раз, а участие эфедры составляет более 90%. Ковыль здесь находится также в угнетенном состоянии. Можно предположить, что данные сообщества при продолжении засушливого периода и сохранении современного уровня пастбищной нагрузки могут стать источником экспансии кустарничка *Ephedra sinica* на значительные площади пастбищ, как это отмечалось в наших исследованиях в сомонах Баян-Унджул и Баян-Цаган Центрального аймака, что позволяет отнести этот процесс к очень опасным, потенциально создающим большую экологическую и социально-экономическую проблемы в регионе (Казанцева и др., 2008).

На большей части территории Средне-Гобийского аймака отмечено прогрессирующее угнетение ковылей. Оценка состояния дерновин *Stipa krylovii* и *S. klemenzii* в 5 сообществах сухих степей показала, что часть особей ковыля относится к живым и имеет признаки вегетации. Наибольшая доля покоящихся дерновин отмечена в луковом и в крыловоковыльно-эфедровом с синузией однолетних сообществах (35-41%). Анализ покоящихся дерновин выявил, что отмершие из них составляют более 30%. На стадии отмирания число дерновин увеличивалось в ряде сообществ до 80%. Наихудшая ситуация сложилась в сомоне Эрдэнэ-Далай в крыловоковыльных и луковых сообществах, где к отмирающим можно отнести более 70% покоящихся дерновин.

На значительной территории аймака в подзонах *сухих и опустыненных степей* отмечено распространение монодоминантных луковых сообществ с доминированием типичного пустынно-степного вида *Allium polyrrhizum* (Юнатов, 1954). В частности, нами обследованы сообщества в сомонах Дэрэн и Эрдэнэ-Далай. Общая надземная фитомасса в этих ценозах колебалась в пределах 8-38 г/м². В структуре надземной фитомассы везде *Allium polyrrhizum* формирует более 80%. Состояние коренного эдификатора этих степей - ковыля Крылова - угнетенное, его участие в структуре сообщества по фитомассе составляет 3-20%. Местные жители сообщали о случаях падежа скота после поедания лука многокорешкового. Возможно, этот происходит из-за отсутствия в рационе скота, пасущегося на этих пастбищах, других видов растений.

В *пустынных степях* в юго-западной части аймака (сомоны Сайхан-Обо, Дэлгэр-Хангай, Хулд, Эрдэнэ-Далай) значительное распространение получил сорный алкалоидный и неподаемый многолетник *Peganum nigellastrum*. Гармала чернушкообразная в основном формирует монодоминантные сообщества вокруг сомонов на сильно сбитых пастбищах и вдоль дорог. Но в последние годы все чаще встречается на сильно деградированных пастбищах отдельными куртинами площадью в несколько гектаров, где формирует чистые заросли с урожайностью в 2-3 ц/га.

Кроме того, в пустынно-степной подзоне наблюдалась смена змеевково-ковыльковых и баглуново-луково-ковыльковых сообществ на монодоминантные луковые (сомоны Хулд и Гурван-Сайхан). *Stipa klemenzii* и *S. gobica* в трансформированных сообществах формируют менее 2% фитомассы. Отмечено также замещение дерновинных злаков и луков (*Stipa klemenzii*, *S. gobica* и *Allium polyrrhizum*) полукустарничковыми видами солянок (*Anabasis brevifolia*, *Salsola passerina* и *Reaumuria songarica*) (сомоны Гурван-Сайхан и Ундэр-Шил).

Состояние ковыльков *Stipa klemenzii* и *S. gobica*, доминантов пустынных степей, оказалось хуже, чем у *Stipa krylovii*. Их жизненное состояние изучалось в 9 сообществах. Визуальные наблюдения показали, что в покое варьировало от 74 до 99% особей. Мертвыми из них являются от 13 до 27%. Все остальные дерновины находятся на стадии отмирания.

Общей тенденцией в деградации всех растительных сообществ Средне-Гобийского аймака является снижение основных фитоценологических показателей. На карте растительности МНР, подготовленной известными ботаниками Монголии и России Б. Дашнямом

и А.А. Юнатовым в 1974 г., и кормоботанической карте, изданной в 1981 г., практически во всех сообществах сухой степи Средне-Гобийского аймака, занимающей его северную половину среднегодовой летний поедаемый запас кормов в зависимости от типа пастбищ (тырсово-змеевковый, тырсово-змеевково-холоднопопынный, тырсово-змеевково-разнотравный с караганой мелколистной, тырсово-вострещево-осочковый и др.) варьировал от 5,3 ц/га до 8,4 ц/га. Исследования 2009 г. показали, что в сухостепных сообществах значения проективного покрытия не превышали 31%, а чаще всего составляли 9-12%. Надземная фитомасса в изученных сообществах изменялась в основном в пределах 0,4–4,3 ц/га. В подзоне пустынных степей растительность также была разреженной, надземная фитомасса невелика. Только в одном случае в луковом сообществе в сомоне Хулд надземная фитомасса достигала 3,3 ц/га. Масса поедаемых видов в этих сообществах часто не превышала 50% от общих запасов фитомассы.

Повсеместно в Средне-Гобийском аймаке отмечается хорошее развитие одно-, двулетних видов, прежде всего полыней *Artemisia scoparia*, *A. pectinata*. Часто доля этих видов в структуре сообществ превышала 50%. Это сказалось на ухудшении качества пастбищных кормов, в связи с их низкой питательной ценностью.

Заключение. Проведенные комплексные исследования состояний пастбищных экосистем Средне-Гобийского аймака выявили, что на большей части территории растительные сообщества деградированы. Результаты исследований подтвердили значительное снижение основных фитоценологических показателей (видовое разнообразие, проективное покрытие, надземная фитомасса) в степных сообществах, характерное и для других регионов Монголии (Бажа и др., 2008; Данжалова, 2008).

Результаты исследований жизненного состояния видов-доминантов показали, что ситуация в отдельных сомонах Средне-Гобийского аймака различна и неоднозначна. В большей части обследованных сообществ сухих и пустынных степей в наилучшем положении оказался лук многокорешковый (*Allium polyrrhizum*), который в силу своей быстрой реакции даже на небольшие осадки не только сохранил свой жизненный потенциал, но и показал свою способность к расширению своего ареала и постепенному замещению в растительных сообществах кормовых злаков. И только в отдельных сообществах можно констатировать, что из 4-5 видов злаков, ранее являющихся доминантами и содоминантами, еще сохра-

нили свой потенциал *Stipa krylovii*, *Stipa klemenzii* и *S. gobica* и при благоприятных условиях (снижение пастбищной нагрузки, ротация пастбищ и увеличение атмосферного увлажнения) могут восстановиться.

К другой негативной стороне современного состояния пастбищ Средне-Гобийского аймака следует отнести увеличение роли и участия в структуре растительных сообществ слабо поедаемых (*Artemisia adamsii*, *A. scoparia* и *A. pectinata*) и непоедаемых алкалойдосодержащих видов, которые могут вызвать отравление и даже гибель домашних животных. К числу последних, прежде всего, следует отнести астрагал белоцветковый (*Astragalus galactites*), гармалу чернушкообразную (*Peganum nigellastrum*) и эфедру китайскую (*Ephedra sinica*).

Анализ климатических условий позволяет предполагать, что на территории аймака наблюдается аридизация климата. Однако считать этот фактор первостепенным в деградации пастбищ будет ошибочным. Это подтверждается работами, проведенными ранее по субмеридиональной трансекте Сухэ-Батор – Улан-Батор – Дзамын-Уд, где на изолированных от выпаса участках степи процессы деградации с такой остротой, как на территории аймака, не проявлялись (Бажа и др., 2008; Данжалова, 2008).

Главный источник проблем деградации пастбищ, с нашей точки зрения, - неурегулированный выпас скота, количество которого неуклонно увеличивается. В настоящее время существующие нагрузки на пастбища чаще всего значительно превышают их естественную кормовую емкость. Желание улучшить свое материальное положение побуждает аратов содержать больше скота, чем это целесообразно с точки зрения сохранения пастбищной растительности. Особенно тревожно быстрое увеличение поголовья коз, создающих сильную нагрузку на пастбищные экосистемы всего аймака.

Литература

- Бажа С.Н., Баясгалан Д. и др. 2008. Особенности пастбищной дигрессии степных экосистем Центральной Монголии // Бот. журн. Т. 93. №5. С. 657-681.
- Береснева И.А., Рачковская Е.И. 1978. К вопросу о факторах зональности в южной части МНР // Проблемы освоения пустынь. Вып. 1. С. 19-29.
- Гаджиев И.М. 2002. Почвенный покров // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 8-44.

- Гунин П.Д., Энх-Амгалан С. и др.* 2009. Особенности деградации и опустынивания пастбищных экосистем Монголии (на примере Среднегобийского аймака) // Ботаникийн хурээлэнгийн эрдэм шинжилгээний бүтээл. № 21. С.104-128.
- Данжалова Е.В.* 2008. Пастбищная дигрессия растительных сообществ степных экосистем Центральной Монголии. Автореф. дисс. к.б.н. М.: 27 с.
- Дашням Б.* 1981. Кормоботаническая карта МНР. М: 1 : 1 000 000. Новосибирск.
- Казанцева Т.И., Бажа С.Н. и др.* 2008. Аридизация климата и опустынивание пастбищных экосистем в южной части бассейна Селенги // Глобальные и региональные особенности трансформации экосистем Байкальского региона. Мат. Рос.-Монг. симпозиума. Улан-Батор. С. 68-74.
- Карта растительности Монгольской Народной Республики. 1979. М: 1:1500000 (Ред. Е.М. Лавренко). М.: ГУГК.
- Роде А.А.* 1960. Методы изучения водного режима почв. М.: 244 с.
- Юнатов А.А.* 1954. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. М.-Л.: 351 с.

К ИССЛЕДОВАНИЮ СИМБИОТИЧЕСКИХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ)

П.Ю. Дгебуадзе

Лаборатория экологии и морфологии морских беспозвоночных
E-mail: p.dgebuadze@gmail.com

Разнообразные, но до сих пор слабо изученные брюхоногие моллюски семейства Eulimidae, являются специализированными симбионтами иглокожих. Причем, почти все виды семейства ведут паразитический образ жизни. В настоящее время известно около 1500 видов из этого семейства, при этом около 450 из них – это ископаемые виды (Lorenz, 2005; Warén, 1983). Для многих районов, в частности, для Южно-Китайского моря до недавнего времени отсутствовали даже списки видов симбиотических брюхоногих моллюсков. В ряде случаев, пока не удалось установить хозяев некоторых видов семейства Eulimidae (Bouchet & Warén, 1986).

Эулимиды демонстрируют очень большое разнообразие в способе паразитизма и еще большую морфологическую вариабельность, которая является результатом их паразитического образа жизни. Слабо модифицированные виды обладают всеми органами, типичными для брюхоногих моллюсков, в то время как виды, существенно продвинувшиеся в сторону паразитизма, потеряли почти все системы органов, кроме тех, которые связаны с размножением. Некоторые виды обитают как эктопаразиты, прикрепляясь к своему хозяину только за счет хобота, и при малейшей опасности открепляются от него. Другие виды глубоко пробуравливают стенку тела хозяина, погружают в него раковину и/или формируют галлы. Некоторые виды живут в клоаке или целомической полости хозяина (эндопаразиты) (Warén, 1980).

Целью данной работы являлось исследование видового состава и распределения брюхоногих моллюсков, ассоциированных с морскими лилиями Южно-Китайского моря (Южный Вьетнам).

Материалы и методы. Материал был собран в 2007–2009 гг. в заливе Нячанг (Южно-Китайское море), у островов Че, Мот, Мун и Нок в течение экспедиций лаборатории экологии и морфологии морских беспозвоночных ИПЭЭ РАН совместно с Российско-Вьетнамским Тропическим Центром на глубинах от 0 до 15 м с помощью легководолазного снаряжения. Каждую лилию под водой по-

мешали в полиэтиленовый пакет для предотвращения потери симбионтов и транспортировали на сушу. Далее с лилий были сделаны смывы симбионтов слабым раствором этилового спирта. Морские лилии и их симбионты фиксировали 70% этанолом.

Для оценки типа распределения моллюсков по морским лилиям была рассчитана относительная дисперсия (K_y):

$$K_y = \delta^2/x ;$$

где: x – среднее число моллюсков на морскую лилию (включая «пустых»), δ^2 – дисперсия (Чернова, 1999).

Результаты и обсуждение. В ходе проведенных исследований установлено, что на бесстебельчатых морских лилиях встречаются как минимум 5 видов симбиотических брюхоногих моллюсков, относящихся к семейству Eulimidae: *Curveulima cornuta* Laseron 1955, *Goodingia varicosa* (Schepman et Nierstrasz 1909), *Fusceulima jacksonensis* Laseron 1955 (первый случай обнаружения данного вида на хозяине), а также два вида рода *Annulobalcis*, которые по всей видимости являются новыми для науки, еще не описаны и обозначены нами как *Annulobalcis* sp.1 и *Annulobalcis* sp.2.

Всего было исследовано около 300 особей морских лилий, относящихся к 32 видам, на 11 из которых были обнаружены симбиотические брюхоногие моллюски (Табл.1).

С помощью подводных наблюдений была изучена предпочтительная локализация двух массовых видов-симбионтов морских лилий – *Annulobalcis* sp.1 и *Annulobalcis* sp.2. Установлено, что моллюски вида *Annulobalcis* sp. 1 встречаются на нижней стороне морской лилии (на циррах) вне зависимости от наличия и размещения на хозяине других видов симбионтов. Вид *Annulobalcis* sp. 2 встречается на хозяине беспорядочно (между рук, на циррах, на наружной стороне чашечки). Моллюск проникает своим хоботом в тело хозяина между пластинками скелета, глубоко не внедряется в него, но при этом закрепляется достаточно прочно (Дгебуадзе, Кантор, 2010, в печати).

Относительная дисперсия распределения вида *Annulobalcis* sp.1 составила 4,18, *Annulobalcis* sp.2 – 1,78. Оба значения говорят об агрегированном распределении симбионтов на морских лилиях.

Выявлено также, что моллюски *Annulobalcis* sp.2 не встречаются на морских лилиях-хозяевах (*Himerometra robustipinna*), заселенных офиурами *Gymnolophus obscura* (Ljungman 1867). Из 111 обследованных лилий на 27 из них были обнаружены брюхоногие моллюски (24,32%). На 12 других лилиях были встречены офиуры

Όλιγέροα 1. Άπόδσ--άσλ ί νόυ νέλ σεί δέ--άνεο σδβ σί ί σέ σ ί έέβ νέί ά ί ά άάπόάάέυ--άού σ ί ί δνέο έέέέυό ά
 γάέέάά ί ύ--άί ά (Ρ άί ί -Έέ δάέ νέί ά ί ί δά)

Вид морской лилии	Вид брюхоногого моллюска-симбионта				
	<i>Annulobalcis</i> sp.1	<i>Annulobalcis</i> sp.2	<i>Curveulima cornuta</i>	<i>Fuscellima jacksonensis</i>	<i>Goodingia varicosa</i>
<i>Amplimetra ensifera</i> (Clark 1908)	-	+	+	-	-
<i>Colobometra perspinosa</i> (Carpenter 1888)	-	-	-	+	-
<i>Comaster nobilis</i> (Carpenter 1888)	+	-	+	-	-
<i>Comatella nigra</i> (Carpenter 1888)	-	+	-	+	-
<i>C. stelligera</i> (Carpenter 1880)	-	-	+	-	-
<i>Dichrometra flagellata</i> (Müller 1841)	-	+	-	+	+
<i>Himerometra robustipinna</i> (Carpenter 1881)	-	+	-	-	-
<i>Oxycomanthus benetti</i> (Müller 1841)	+	-	-	+	-
<i>Phanogenia gracilis</i> Hartlaub 1893	-	-	+	+	+
<i>Stephanometra echinus</i> (Clark 1908)	-	+	-	-	-
<i>St. spicata</i> (Carpenter 1881)	-	+	-	-	-

(10,81%). Ни одного случая совместной встречаемости офиур и моллюсков не было зафиксировано.

Избегание моллюсками офиур можно объяснить топической конкуренцией между этими двумя видами. Офиура, располагаясь на хозяине, занимает, как правило, ротовой диск, захватывая конечностями основания рук морской лилии. Тем самым для моллюсков не остается благоприятного места на хозяине. Другие же виды симбионтов (полихеты, креветки и галатеиды), вероятно, не конкурируют с офиурами, поскольку ведут активный образ жизни на хозяине, постоянно перемещаясь на нем.

Благодарности. Автор выражает свою благодарность Ю.И. Кантору (ИПЭЭ РАН), Т.А. Бритаеву (ИПЭЭ РАН), О.В. Савинкину (ИПЭЭ РАН), А.Э. Федосову (ИПЭЭ РАН), Е.С. Меховой (ИПЭЭ РАН), И.Г. Покровскому (ИПЭЭ РАН), А.А. Семенову (ББС МГУ), А. Варену (Anders Warén, Swedish Museum of Natural History), а также сотрудникам Российско-Вьетнамского Тропического центра за помощь при проведении работы.

Литература

- Дгебуадзе П.Ю., Кантор Ю.И.* 2010. Видовой состав и специфичность брюхоногих моллюсков (Eulimiade) – симбионтов морских лилий Южного Вьетнама // Зоологический журнал. Том 89, №5. С. 1-8.
- Чернова Т.В.* 1999. Экономическая статистика: Учебное пособие. Таганрог: ТРТУ. 140 с.
- Bouchet P., Warén A.* 1986. Revision of the northeast Atlantic bathyal and abyssal Aclididae, Eulimidae, Epitoniidae (Mollusca: Gastropoda) // *Bullettino malacol. Suppl.* 2. 299-576.
- Lorenz F.* 2005. Mollusca. 240–245. In: Rohde, K. (Editor), *Marine Parasitology*. CABI Publishing, Wallingford. 565p.
- Warén A.* 1980. A. sexual strategies in Eulimidae (Prosobranchia) // *Journal of the Malacological Society of Australia. Symposium on mollusks*. P.231.
- Warén A.* 1983. A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda, Prosobranchia) // *Journal of Molluscan Studies. Suppl.* 13. P. 1-96.

ВЫЖИВАЕМОСТЬ ДРОЗДОВ, ГНЕЗДЯЩИХСЯ В ЕНИСЕЙСКОЙ СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ

Демидова Е.Ю., Бурский О.В.

Лаборатория популяционной экологии

E-mail: katya-parva@yandex.ru

Выживаемость взрослых особей служит ключевой демографической характеристикой вида, отражающей основные черты его жизненной стратегии в ответ на воздействие среды обитания (Шмальгаузен, 1939; MacArthur, Wilson, 1967; Stearns, 1976). Исследования популяций различных видов птиц показывают тенденцию к снижению выживаемости от экватора к полюсам (Ricklefs 1983; Curio 1989; Karr et al. 1990; Паевский, 1985). Однако сравнение близкородственных видов приводит к противоречивым результатам. Так, в некоторых популяциях неотропических дроздов смертность взрослых птиц перекрывает значения, известные для видов из умеренных широт (Karr et al., 1990). Широкая ревизия рода *Turdus* Нового Света, проведенная Р. Риклефсом (Ricklefs, 1997), показала снижение выживаемости с географической широтой, но вызвала в среде популяционных экологов полемику об адекватности демографических оценок, полученных по музейным коллекциям (Conn et al., 2005; Ricklefs, Rohwer, 2005). Кроме того, выводы Риклефса неполны, поскольку его работой охвачены главным образом оседлые популяции тропических и субтропических видов.

Мы провели исследование на семи видах дроздов родов *Turdus* и *Zoothera* в области их совместного гнездования в средней енисейской тайге. Все семь видов являются мигрантами, но географическая широта и условия их зимовок резко различаются. Данные получены путём отлова птиц, главным образом, в период гнездования. Целью работы было сравнение выживаемости взрослых особей местных популяций в зависимости от широты пребывания в течение годового цикла, которая определяет основные условия их существования.

Смертность взрослых птиц (старше года) при стабильной численности ежегодно компенсируется равным числом годовалых птиц, пополняющих гнездовую популяцию. Поэтому мы оценивали выживаемость взрослых по соотношению $A / (A + I)$, где A – число взрослых, I – число молодых (годовалых) птиц в гнездовой популяции. Рассмотрены искажения, вносимые зависимостью оценки возрастного соотношения от сезона, местообитания, пола, статуса

пребывания особей, опыта наблюдателя. Для уточнения различий годовых циклов использованы оригинальные данные по фенологии в гнездовом ареале.

Материалы и методы. Работа выполнена в Центральной Сибири, на стационаре ИПЭЭ РАН «Мирное» в Туруханском районе Красноярского края (62°20'с.ш., 89°00'в.д.).

Отлов птиц проводился в пойме р. Енисей на площади, которая варьировала от 15 до 50 га в разные годы. Стандартные паутинные сети (длина 10 м, высота 3 м, ячея 14-18 мм) устанавливались в 50 м друг от друга по всей контрольной площади. Для работы обычно открывали по 20 сетей одновременно, начиная в 20 часов. Их проверяли с интервалом в 1 час и закрывали в 12 часов следующего дня. В течение 3-8 дней облавливали всю контрольную площадь; через 10 дней облов повторялся. Такие серии отловов проводили с конца мая – начала июня до конца июля – начала сентября.

В настоящей работе использованы материалы прижизненного осмотра птиц за период с 1989 по 2008 гг. Проанализированы 5719 поимок 5059 особей 7 видов, возраст которых определялся по датам оперения и данным кольцевания в предыдущие годы.

Как основу для проверки точности определения возраста можно использовать повторные поимки одних и тех же особей в течение сезона. Оценки возраста, скажем, в группе молодых птиц, пойманных по 5 раз каждая, должны иметь биномиальное распределение с преобладанием оценок «молодая». Аналогично в группе старых птиц с 5 поимками будет больше оценок «старая». Суммарная частота оценок возраста смешанной группы выразится двухвершинной кривой с преобладанием 5 оценок «старая» и 5 оценок «молодая», тогда как особи с двояким определением (4 «старая» + 1 «молодая» и т.д.) займут промежуточные позиции. Их будет тем больше, чем вероятнее ошибка, и больше со стороны той возрастной группы, признаки которой легче допускают двойное толкование. Следовательно, форму суммарного распределения оценок возраста задают три неизвестных параметра: вероятность верного определения возраста старых особей, вероятность верного определения возраста молодых особей и доля старых птиц от общего количества в выборке. Путём подстановки произвольных значений трёх неизвестных параметров можно подобрать распределение, близко соответствующее фактическому распределению частот «молодых» и «старых» среди пойманных птиц. Для расчетов мы использовали программу STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc., 2001), модуль Nonlinear

Estimation. Оптимизация подбора параметров методом наименьших квадратов позволила получить как оценки, так и доверительные интервалы возрастного соотношения среди осмотренных птиц, раздельно по виду, полу и статусу пребывания.

Возрастное соотношение в гнездовых популяциях определяли по уловам за период с 1 июня по 10 июля. Они включали как впервые пойманных птиц, так и особей, окольцованных в прошлые годы, возраст которых точно известен заранее. В итоге возрастной состав всей выборки описывался суммой особей с точным возрастом и особей, возраст которых определён по оперению и скорректирован описанным методом. Статистическая оценка результатов складывалась из ошибки репрезентативности выборочной доли (с поправкой Пирсона) и ошибки определения возраста на основе правил арифметических действий с ошибками выборочных средних (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение. С учетом численности изучаемые виды можно разделить на три группы (рис. 1).

Первая группа включает себя три вида, которые предпочтительно гнездятся в пойменных местообитаниях. В этой группе у сибирского дрозда доля старых птиц существенно выше, чем у белобровика ($t = 2,56, < 0,01$). Рябинник занимает промежуточное положение ($t = 1,41$ и $t = 1,31, p < 0,2$).

В особую группу выделяется темнозобый дрозд. Этот вид, приспособленный к раннему гнездованию на гарях, достигает наиболее высокой численности в регионе в целом. Большинство темнозобых дроздов, отловленных в пойме, попадает сюда позднее. Некоторые пары гнездятся, другие докармливают выводки и остаются на линьку. По-видимому, пойменные местообитания представляют особый интерес для вида именно в качестве мест линьки. По распространённости такие места примерно в 20 раз уступают гарям, предпочитаемым для гнездования, и поэтому могут быть использованы лишь избранной частью популяции. Эта группировка вселенцев состоит в основном из старых птиц и по возрастному соотношению значительно превосходит остальные виды ($t > 2,03, p < 0,05$). По доле птиц, окольцованных в прошлые годы, эта группа слабо отличается от трёх предыдущих видов. Таким образом, в данном случае возрастное соотношение не отражает выживаемость популяции.

Третью группу составляют три малочисленных вида, представленных маргинальной группировкой в субоптимальном биотопе или на краю ареала. Среди них доля старых птиц в целом ниже (тест

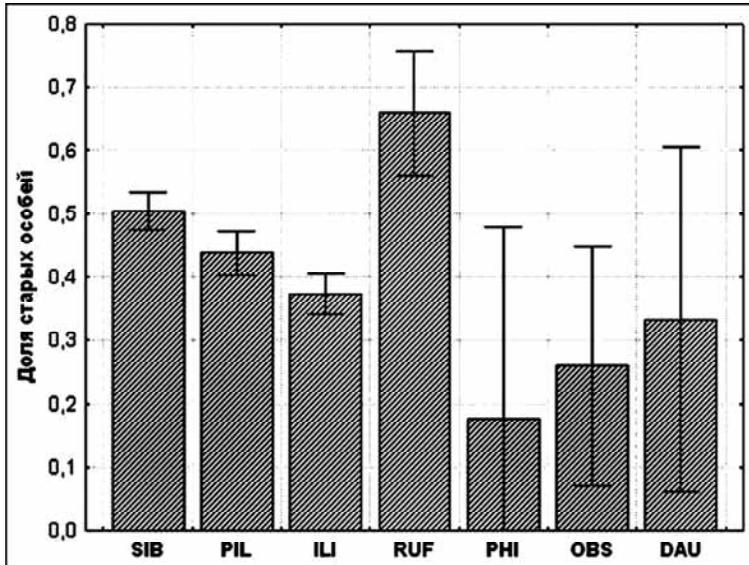


Рис. 1. Возрастное соотношение 7 видов дроздов, отловленных в июне – начале июля. Виды расположены в порядке убывания численности: SIB – сибирский ($n = 1180$ особей), PIL – рябинник ($n = 684$), ILI – белобровик ($n = 456$), RUF – темнозобый ($n = 326$), PHI – певчий ($n = 34$), OBS – оливковый ($n = 25$), DAU – пёстрый ($n = 3$). Среднее значение получено простым усреднением по полу. Стандартная ошибка учитывает число особей и точность определения возраста.

Манна-Уитни, $p < 0,05$), но низкая точность оценки не позволяет сделать более определённых выводов.

По гипотезе Риклефса, в популяциях дроздов выживаемость взрослых снижается с увеличением широты местности, которая маркирует увеличение сезонности климата. С использованием литературных данных (Clement, Nathway, 2000), мы оценили среднюю широту пребывания исследованных популяций в течение года, взвешивая её по продолжительности пребывания в гнездовом ареале, на путях миграции и в местах зимовки. Выживаемость в популяциях трёх массовых видов уменьшается с широтой. Зависимость становится очевидной при объединении наших данных с оценками 17 осёдлых равнинных популяций дроздов из статьи Риклефса (Ricklefs, 1997). Значимость зависимости при этом увеличилась (с 56 до 62% вариации), так как наши данные охватывают неисследованную часть градиента: они относятся к более высоким широтам и, кроме того, принадлежат мигрирующим популяциям (рис. 2).

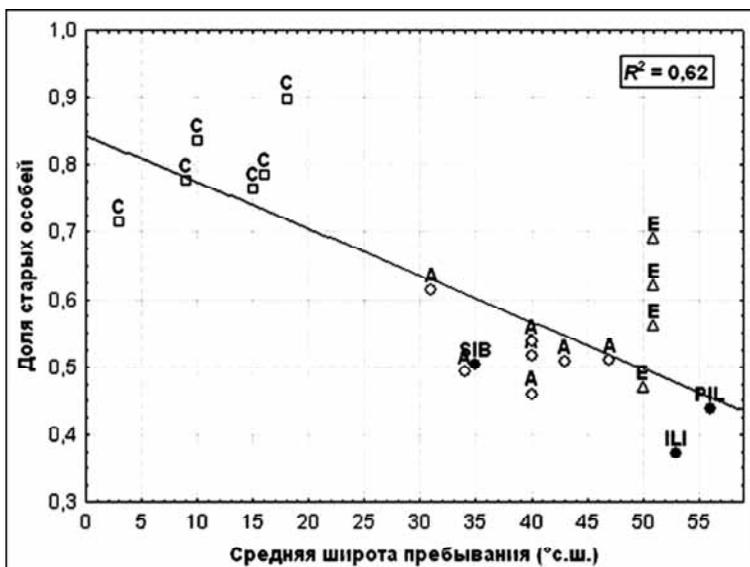


Рис. 2. Оценка выживаемости в популяциях дроздов Северного полушария в зависимости от географической широты. Районы гнездования: С – Южная и Центральная Америка, А – Северная Америка, Е – Европа (по: Ricklefs, 1997); SIB, PIL, ILI – Центральная Сибирь (наши данные). Обозначения см. на рис. 1.

Разброс значений выживаемости вокруг линии регрессии может быть обусловлен как влиянием других факторов, так и выборочной ошибкой. Мы полагаем, что высокая выживаемость рябинника отчасти связана с крупными размерами тела. Эта связь проходит через снижение скорости метаболизма, эффективную терморегуляцию и использование малокалорийных кормов, что особенно важно при зимовке в суровых условиях.

Таким образом, использование повторных поимок позволяет скорректировать определение возраста, а расчёт ошибок – избежать неправомερных сравнений. Полученные оценки возрастного соотношения адекватно отражают выживаемость в популяциях трёх многочисленных видов среднетаёжной енисейской поймы. При сравнении их с оценками в других популяциях дроздов обнаруживается закономерное снижение выживаемости с увеличением средней широты пребывания популяции в течение года. У мигрантов с общей областью гнездования различия по выживаемости связаны с различной географической широтой мест зимовки.

Исследование поддержано грантом программы фундаментальных исследований президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

Литература

- Лакин Г.Ф.* 1990. Биометрия. 4-е изд. М.: Высшая школа. 352 с.
- Паевский В.А.* 1985. Демография птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 125. Л.: Наука. 285 с.
- Шмальгаузен И.И.* 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. – М., Л.: Изд-во АН СССР. 232 с.
- Conn P.B., Doherty P.F., Nichols J.D.* 2005. Comparative demography of New World populations of thrushes (*Turdus* spp.): Comment // Ecology. V. 86 No. 9. P. 2536-2541.
- Clement P., Hathway R.* 2000. Thrushes. Helm identification guides. London: Christopher Helm. 463 p.
- Curio E.* 1989. Some aspects of avian mortality patterns // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin 65, Supplement: Annalen der Ornithologie V. 13. P. 47-70.
- Karr J.R., Nichols D.J., Klimkiewicz M.K., Brawn J.D.* 1990. Survival rates of tropical and temperate forest birds // American Naturalist 136: 277-291.
- MacArthur R.H., Wilson E.O.* 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 380 p.
- Ricklefs R.E.* 1983. Comparative avian demography // Current Ornithology 1: P. 1-32.
- Ricklefs R.E.* 1997. Comparative demography of New World populations of thrushes (*Turdus* spp.) // Ecological Monographs 67: P. 23-43.
- Ricklefs R.E., Rohwer S.* 2005. Comparative demography of New World populations of thrushes (*Turdus* spp.): Reply // Ecology. V. 86 No. 9. P. 2541-2544.
- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA. Data Analysis Software System, Vers. 6. www.statsoft.com.
- Stearns S.C.* 1976. Life-history tactics: a review of the ideas // The Quarterly Review of Biology. V. 51 No. 1. P. 3-47.

СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЗВУКОВ ДЕТЁНЫШЕЙ ДЖЕЙРАНА (*GAZELLA SUBGUTTUROSA*) И ИЗМЕНЕНИЕ ИХ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ПО МЕРЕ ВЗРОСЛЕНИЯ

К.О. Ефремова¹, Е.Н. Лапшина¹, И.А. Володин^{1,2},
Н.В. Солдатова³

¹МГУ имени М.В. Ломоносова

²Московский зоопарк

³Экоцентр «Джейран», Узбекистан

E-mail: x.efremova@gmail.com

Источником звука у млекопитающих являются голосовые связки гортани. Перед тем как попасть во внешнюю среду звук обязательно проходит через вокальный тракт, который включает в себя глотку, носовую и ротовую полости. Таким образом, итоговый звук является результатом работы как голосовых связок, так и вокального тракта. Частота колебаний голосовых связок соответствует основной частоте издаваемого звука и в первую очередь зависит от их длины и массы (Titze, 1994; Fitch, Hauser, 2002). Основная акустическая роль вокального тракта заключается в фильтрации звукового сигнала, созданного источником, т.е. перераспределении звуковой энергии в частотном спектре в соответствии с собственными резонансными и антирезонансными частотами (Фант, 1964; Сорокин, 1985; Fitch, 2000). Области усиления звуковой энергии в спектре, возникающие в результате работы вокального тракта, носят название формант, и их значения зависят от длины и конфигурации вокального тракта (Фант, 1964; Fitch, 2000). В соответствии с принятой в современной биоакустике теорией источника-фильтра, основная частота звуков млекопитающих зависит от частоты колебаний расположенных в гортани голосовых связок и не зависит от изменений резонансных характеристик голосового тракта (Фант, 1964; Сорокин, 1985; Fitch, Hauser, 2002). Современные методы анализа звуков позволяют независимо анализировать параметры звуков, связанные как с источником звука, так и с вокальным трактом (Owren, Linker, 1995).

Описание структурного разнообразия звуков – необходимый этап исследования акустической коммуникации животных. Целью данного исследования было описание структуры звуковых сигналов разных типов у детёнышей джейрана и оценка встречаемости этих типов по мере взросления от 2-недельного до 6-месячного возраста.

Материал был собран от находящихся на искусственном вскармливании индивидуально помеченных детенышей джейрана с 1 мая по 28 августа г. (10 самцов и 13 самок), с 17 по 29 октября 2008 г. (7 самцов, 11 самок) и с 22 мая по 18 июня 2009 г. (9 самцов, 11 самок) на территории Экоцентра «Джейран» (Бухарская обл., Узбекистан). Звуки записывали на цифровые рекордеры Zoom-H4 и Marantz-PMD-660 с микрофоном Sennheiser K6-ME66, с частотой дискретизации 48 кГц и разрешением 16 бит в ситуациях перед и во время кормления и непродолжительной изоляции от группы. Всего было собрано около 130 часов записей. Спектрографический анализ звуков был проведен в программе Avisoft SASLab Pro 4.33 со следующими установками: окно Хэмминга; длина Быстрого Преобразования Фурье 1024 точки; перекрытие по частотной оси 50%, перекрытие по временной оси 93,75%. Формантные частоты измеряли в программе Praat v. 4.3.21 с помощью алгоритма линейного предсказательного кодирования (LPC) со следующими установками: ковариантный анализ Бурга, временное окно 40 мс, максимальное число формант 4-5, анализируемый частотный диапазон 4000-5000 Гц. Формантную дисперсию рассчитывали как среднюю разность значений частот соседних формант.

На основании структурных особенностей, связанных со способом звукопродукции, мы выделили три типа звуков: носовые, рото-

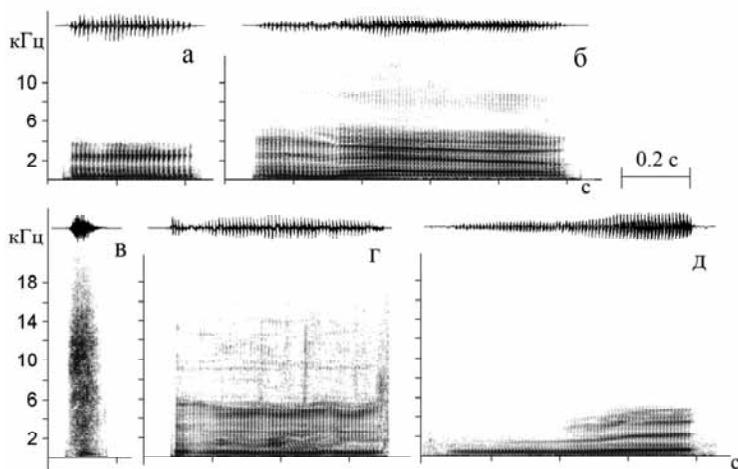


Рис. 1. Спектрограммы (внизу) и осциллограммы (вверху) звуков детенышей джейрана в возрасте 3-6 недель: а – носовой звук; б – ротовой звук; в – фырканье; г – носовой звук при сосании; д – носовой звук при бодании.

вые звуки и фырканье (рис. 1). Носовые звуки издавались в различных ситуациях, которые могли влиять на их структуру, что позволило выделить два дополнительных подтипа – носовые звуки при сосании и носовые звуки при бодании (рис. 1). Значения акустических параметров звуков детенышей в возрасте 3-6 недель приведены в таблице. От каждого из детеныша в анализ было включено от 1 до 10 звуков каждого типа и подтипа.

Носовые звуки представляют собой пульсирующие звуки с относительно равномерным периодом пульсации на всем протяжении. Частота пульсации соответствует частоте вибрации голосовых связок (то есть основной частоте звука). Носовые звуки детеныши обычно издавали при ожидании и во время кормления и при изоляции детеныша от группы. Также детеныши издавали носовые звуки во время сосания молока (или воды) из бутылочки, а также во время во время бодания. Детеныши бодаются между собой, начиная с 2-недельного возраста, такие взаимодействия, видимо, являются частью игрового, а иногда и слабого агрессивного, поведения. Структура носовых звуков трех подтипов очень близка, несмотря на различия в поведенческих контекстах.

Ротовые звуки детеныши обычно издавали при более высоком уровне возбуждения, чем носовые звуки. В подавляющем большинстве случаев ротовой звук детеныш начинал кричать с закрытым ртом и открывал рот в течение крика. Две части звука – носовая и ротовая хорошо различаются на спектрограмме (рис. 1), а также на слух. Как и в носовых звуках, в ротовых хорошо заметна пульсация, соответствующая основной частоте звука. Длительность и основная частота в ротовых звуках имели более высокие значения, чем в носовых. Частоты всех четырех формант ротовых звуков были выше, чем в носовых, что было связано с укорочением вокального тракта при открытии рта. Доминантная частота и энергетические квантили, отражающие распределение энергии в спектре звука, также показывали более высокие значения в ротовых звуках по сравнению с носовыми.

Фырканье представляло собой короткий, шумовой, относительно тихий звук, возникающий в результате резкого выдоха через нос. Этот тип звука был связан с относительно низким уровнем возбуждения детеныша и настороженностью. Обычно детеныши фыркали в ответ на неожиданное появление человека, незнакомого животного или резкий звук. При этом детеныш замирал с вытянутой шеей и головой, ориентированной в сторону потенциальной опасности. Однако иногда данный тип звука встречался как элемент игрового поведения. Длительность фырканья была наименьшей

Όσάεεεε. Νόσάίεά (±SE) γία-άίεý τσδδì áδδδíá δαγίúδ δέííá γσσέίá άδδδì ú φάεάδδì τσ ά άίγδδδδσά 3-6 íάάεü é δαγέúσδδδ ñδδδάίάίεý άάεε-εί íάδδì áδδδíá ñ ííí ííúß íáíí óαδδδδ ííáí άεñíáδδδδ íííáí άίάεεçά (ANOVA)

Πάδδì áδδδù γσσέίá	Ηίñíáίε	Ηίñíáίε íδδ ñíñáíεε	Ηίñíáίε íδδ άίάίáíεε	Πίθίáίε	Φúδδάíúá	ANOVA
N (n)	20 (100)	8 (51)	7 (37)	20 (100)	20 (81)	
Οñííάίý -άñδδíα (Γö)	85±1,2 ^a	89±1,6 ^a	84±2,7 ^a	101±1,6 ^b	-	F _{3,283} =27,2 p<0,001
Δεδδάεüí íñδδù (ñ)	0,23±0,01 ^a	0,35±0,03 ^b	0,63±0,04 ^c	0,50±0,01 ^d	0,18±0,01 ^e	F _{4,365} =94,7 p<0,001
Πάδδδäý óíδδì áíσδ (Γö)	464±8 ^a	572±13 ^b	567±20 ^b	670±12 ^c	-	F _{3,284} =85,4 p<0,001
Βδδδäý óíδδì áíσδ (Γö)	1330±16 ^a	1340±23 ^a	1582±80 ^b	1931±29 ^c	-	F _{3,277} =111,7 p<0,001
Οδδδüý óíδδì áíσδ (Γö)	2671±22 ^a	2456±33 ^b	2851±79 ^a	2879±31 ^c	-	F _{3,273} =29,4 p<0,001
Ψάδδδδδäý óíδδì áíσδ (Γö)	3684±21 ^a	3436±49 ^b	3794±89 ^a	4033±29 ^c	-	F _{3,256} =57,9 p<0,001
Φíδδì áíδδíáý άεñíáδδδèý (Γö)	1073±6 ^a	964±16 ^b	1065±28 ^a	1111±8 ^c	-	F _{3,277} =29,1 p<0,001
Δίíεíάíσδíáý -άñδδíα (Γö)	325±8 ^a	407±12 ^a	367±28 ^a	800±68 ^a	2985±402 ^b	F _{4,363} =31,7 p<0,001
Ηεαéíýý εάδδδεüü (Γö)	371±8 ^a	470±13 ^a	264±19 ^a	664±24 ^a	1795±169 ^b	F _{4,363} =52,8 p<0,001
Νόσάίýý εάδδδεüü (Γö)	864±38 ^a	1133±45 ^a	601±35,7 ^a	1646±65 ^b	4916±276 ^c	F _{4,363} =152,6 p<0,001
Βάδδδíýý εάδδδεüü (Γö)	2574±82 ^a	3007±82 ^a	1917±187 ^a	3133±81 ^b	8880±268 ^c	F _{4,363} =337,1 p<0,001

среди всех типов звуков, тогда как доминантная частота и энергетические квартили показывали наивысшие значения. Структура фырканья не позволяла измерить другие акустические параметры.

Для оценки изменения встречаемости звуков разных типов по мере взросления детенышей, собранный в 2008 г. массив данных был подразделен на 9 периодов, соответствующих возрастам детенышей 2, 4, 6, ... 24 недели. В каждом периоде все записанные звуки были отнесены к соответствующему типу или подтипу на основании прослушивания и визуального анализа спектрограмм в программе Avisoft. Всего было проанализировано 29984 звуков. Процент звуков каждого типа и подтипа был рассчитан для каждого возрастного периода (рис. 2).

В 2-недельном возрасте детенышей ротовые звуки составляли большинство, однако их встречаемость в ходе онтогенеза постепенно снижалась и они полностью отсутствовали у детенышей 24-недельного возраста. Доля ротовых звуков отрицательно коррелировала с возрастом детенышей (коэффициент Спирмана $r_s = -0,83$,

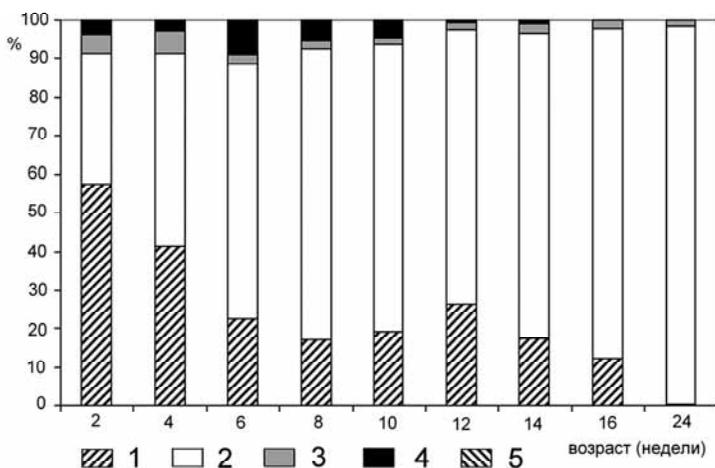


Рис. 2. Встречаемость (в процентах) звуков разных типов по мере взросления детенышей джейрана: 1 – носовой звук; 2 – ротовой звук; 3 – фырканье; 4 – носовой звук при сосании; 5 – носовой звук при бодании.

В каждой строке таблицы одинаковые буквы означают отсутствие различий, разные буквы – достоверные статистические различия между значениями параметра разных типов звуков. N – число животных, n – число измеренных звуков, прочерк означает отсутствие параметра.

$p < 0,01$). Наоборот, доля носовых звуков постоянно увеличивалась ($r_s = 0,93$, $p < 0,001$), с 4-недельного возраста они составляли больше половины всех звуков и в 24-недельному возрасту это был практически единственный тип звука, который издавали детеныши. Фырканыя присутствовали во всех возрастах, но их доля никогда не превышала 6%. Носовые звуки при сосании встречались значительно чаще, чем носовые звуки при бодании, но их доля никогда не была значительной и они не встречались позднее 14-недельного возраста (рис. 2).

Литература

- Сорокин В.Н.* 1985. Теория речеобразования. М.: Радио и связь. 312 с.
- Фант Г.* 1964. Акустическая теория речеобразования. М.: Наука. 284 с.
- Fitch W.T.* 2000. The evolution of speech: a comparative review // *Trends Cogn. Sci.* V. 4. № 7. P. 258-267.
- Fitch W.T., Hauser M.D.* 2002. Unpacking "honesty": vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals // *Acoustic communication, Springer Handbook of auditory research.* N.Y.: Springer. P. 65-137.
- Owren M.J., Linker C.D.* 1995. Some analysis methods that may be useful to acoustic primatologists // *Current topics in primate vocal communication.* N.Y.: Plenum Press. P. 1-27.
- Titze I.R.* 1994. Principles of voice production. Englewood Cliffs: Prentice Hall. 354 p.

**РАЗВЕДЕНИЕ БРАЖНИКА «МЕРТВАЯ ГОЛОВА»
(*ACHERONTIA ATROPOS* L.) НА ИСКУССТВЕННОЙ
ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ**

А.А. Загоринский

Лаборатория почвенной зоологии и общей энтомологии

E-mail: Zagorinsky@mail.ru

«Мертвая голова» (*Acherontia atropos* L.) – крупный поливольтинный вид из семейства бражников (Lepidoptera: Sphingidae), широко распространенный на африканском континенте, а также в южных частях Европы (рис. 1). Данный вид близок табачному бражнику (*Manduca sexta* L.), который на сегодняшний день является одним из основных экспериментальных насекомых в США и Европе. Однако, несмотря на близость этих двух видов, включенных в одно подсемейство Sphinginae (Latreille, 1802), в их биологии прослеживаются значительные различия. Так, например, табачный бражник, как и большинство видов бражников, является нектарофагом и имеет очень длинный хоботок, позволяющий ему питаться на цветках с длинным венчиком. Пищевая специализация «мертвой головы» вызывает много споров. По данным некоторых науч-



Рис. 1. «Мертвая голова» (*Acherontia atropos* L.).

ных работ, эта бабочка питается мёдом в пчелиных ульях и имеет ряд морфологических и физиологических механизмов защиты от нападения пчел. По данным других авторов, бабочки мертвой головы могут лишь факультативно питаться медом, а основу их рациона составляет древесный сок.

Другой интересной особенностью этого вида является способность производить громкие звуки, а также наличие органов слуха, которые образованы из ротовых частей на голове бабочки (Gopfert, Wasserthal, 1999).

Публикаций по разведению бражника мертвая голова на искусственной питательной среде (ИПС) нами найдено не было, однако мы исходно предполагали, что этот вид может оказаться перспективным объектом для лабораторного разведения, так как гусеницы этого вида – полифаги.

Технология выращивания «мертвой головы» на ИПС

1. Приготовление ИПС.

Для разведения «мертвой головы» мы использовали модифицированную нами ИПС для табачного бражника (Bell, Joachim, 1976).

Состав ИПС, используемой в работе (в граммах).

Сухая смесь №1

Зародыши пшеницы.....80

Дрожжи кормовые..... 16

Сахар..... 28

Соевая мука32

Соли Вессона8

Холестерин2

Холин-хлорид 1

Сорбиновая кислота..... 2,8

Сухая смесь №2

Аскорбиновая кислота4

Канамицин сульфат0,07

Стрептомицин сульфат 0,26

Витаминный премикс2*

Прочие компоненты

Агар24 г

Формалин 40% 3мл

Льняное масло..... 4мл

Вода..... 1000 мл**

*Состав витаминного премикса (на 500 мг): тиамин 4 мг; рибофлавин 6 мг; ниацинамид 60 мг; кальция пантотенат 20 мг; пиридоксин HCL 6 мг; цианкобаламин 9 мкг; фолиевая кислота 54 мг; биотин 50 мкг; Холин 150 мг; Инозитол 150 мг; ПАБК 50 мг.

**Для гусениц 1-4 возрастов. Для гусениц 5-го возраста мы добавляли 700 мл воды.

2. Схема приготовления среды.

В необходимое количество воды мы высыпали агар и, после перемешивания, довели полученную суспензию до кипения. После этого мы высыпали «сухую смесь №1» в эту воду с расплавленным агаром. После того, как температура снижалась до 57 °С, мы высыпали «сухую смесь №2», а также вливали необходимое количество формалина и льняного масла.

Полученную субстанцию мы разливали в пластиковые контейнеры и хранили в холодильнике при температуре +2 – +3 °С не более 3 недель.

3. Технология содержания культуры.

Содержание всех стадий данного вида мы проводили при относительной влажности воздуха 50% и температуре 27 °С.

Для инкубирования яиц (рис. 2) и содержания гусениц 1–3-го возрастов мы использовали чашки Петри.

К моменту начала выхода гусениц из яиц, мы помещали в чашку ИПС, нарезанную тонкими ломтиками, и деревянные палочки в качестве твердого субстрата, необходимого гусеницам для успешной линьки. В каждую чашку мы сажали по 20 новорожденных гусениц. Через 7 суток мы переводили их в пластиковые контейнеры, размером 30x20x6 см, где 6 см – высота. На дно контейнера укладывали пластиковую сетку, на которую высаживали до сорока гу-



Рис. 2. Яйца.



Рис. 3. Гусеницы на сетке.

сениц и помещали ИПС. Гусениц, достигших пятого возраста, мы переводили в контейнеры, размером 25x37x12 см, где 12 – высота. Плотность посадки составляла 30 гусениц на контейнер. Для увеличения площади поверхности, на которой могли бы располагаться гусеницы, мы укладывали в контейнеры волнообразно изогнутую пластиковую сетку (рис. 3).

Для окукливания мы рассаживали гусениц индивидуально в небольшие пластиковые коробочки со слоем влажных опилок внутри.

Куколки в наших условиях развивались без диапаузы.

Для содержания бабочек мы использовали деревянные ящики размером 60x60x60 см., с двумя вентиляционными отверстиями. Пространство ящика мы заполняли картонками. В каждом ящике располагали поилку (чашку Петри с водой) и кормушку. В качестве кормушки мы использовали соты с мёдом, положенные в чашку Петри. Освещение в садке создавалось с помощью люминисцентной лампы мощностью 15 ватт. Длина светового дня составляла 12 часов. В каждом ящике мы содержали по 30-40 бабочек. Спаривание имаго начинались на второй день после выхода бабочек из куколок. Откладка яиц – на пятый день после выхода первой самки.

Основные данные по биологии бражника «Мертвая голова» приведены в таблице 1.

В процессе выполнения работы нами было обнаружено, что данный вид может быть использован в качестве экспериментального животного, как альтернатива табачному бражнику или вьюнковому бражнику, а в некоторых аспектах он даже удобнее вышеупомянутых видов. Так, например, гусеницы и куколки «мертвой головы» имеют более крупные размеры. Масса куколки вьюнкового бражника, выращенного на ИПС по методу Кенжи Кигучи и Масами Шимода (Kiguchi, Shimoda 1994) составляла около 5 граммов, в то время как масса куколок «мертвой головы», полученных

Таблица 1. Продолжительность различных стадий «мертвой головы» при выращивании на ИПС (В сутках, при 27 °С).

Стадия	Яй- цо	L1	L2	L3	L4	L5	Куколка
Продол- житель- ность (в сутках)	5	2,9±	2,2±	3,3±	4,2±	5,1±	Самцы-
		0,25	0,15	0,21	0,31	0,33	17±0,33 Самки - 20±0,46

нами, достигала 12 граммов. Другими положительными особенностями «мертвой головы» являются быстрая скорость роста и отсутствие необходимости добавлять кормовое растение в ИПС. Недостатки у мертвой головы, как у экспериментального насекомого тоже имеются. Это в первую очередь трудности с кормлением имаго и длительное время вынашивания яиц самкой.

Литература

- Gopfert M.C, Wasserthal L.T.* 1999. Hearing with the mouthparts: responses and the structural basis of ultrasound perception in Acherontiine hawkmoth. The journal of experimental biology. V. 202. P. 909-918.
- Bell, R.A., Joachim, F.G.* 1976. Techniques for rearing laboratory colonies of tobacco hornworm and pink bollworms // Ann. entomol. Soc. Amer. V. 69. P. 365-373.
- Kiguchi K., Shimoda M.* 1994. The Sweet Potato Hornworm, *Agrius convolvuli*, as New Experimental Insect: Continuous Rearing Using Artificial diets // Zoological science. V. 11. P. 143-147.

**РАЗРАБОТКА НЕИНВАЗИВНЫХ МЕТОДОВ
ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ ОСОБЕЙ ИРБИСА
(*UNCIA UNCIA*). МИКРОСАТЕЛЛИТНЫЙ АНАЛИЗ**

Е.Ю. Звычайная¹, В.Б. Ржавскова^{2,3}

¹Лаборатория экологии и функциональной морфологии высших
позвоночных

²Российский государственный аграрный университет – МСХА
имени К.А. Тимирязева

³Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих ИПЭЭ РАН

E-mail: cernus@yandex.ru¹, 1v3e5r7a9@mail.ru²

Ирбис или снежный барс (*Uncia uncia* Schreber, 1775) – единственный представитель рода, эндемик Центральной Азии и один из малоизученных видов млекопитающих России. В Красной книге Российской Федерации (2001) ему присвоен статус «находящийся под угрозой исчезновения вид на пределе ареала» (1 категория). Он занесен в Красный список МСОП как «находящийся под угрозой исчезновения» (высшая охранная категория EN C2A). В нашей стране принята «Стратегия сохранения снежного барса (ирбиса) в России» (2002 г.), в которой определены основные направления работ по сохранению и изучению этого вида. Такие важные аспекты биологии вида как структура популяции, особенности расселения, численность, сезонные миграции, поведение, размеры индивидуальных участков и многие другие до сих пор остаются слабо исследованными. Это связано в основном с биологическими особенностями *U. uncia*, труднодоступностью мест обитания животного в природе, сезонными миграциями и низкой плотностью вида. В сумме все эти факторы характеризуют ирбиса как сложный объект для проведения полевых исследований, что затрудняет разработку адекватных мер охраны.

Ввиду вышеперечисленных трудностей, связанных с биологией вида, одной из первоочередных задач является разработка молекулярно-генетического метода индивидуальной идентификации особей по следам их жизнедеятельности. Подобный метод уже используется нами для индивидуальной идентификации особей амурского тигра (Рожнов и др., 2009). Используя такой метод становится возможным исследовать размеры и структуру участков обитания ирбиса, их изменчивость, структуру ареала и популяции, сезонные и суточные миграции, способность к расселению и дальнейшему выживанию вида.

Материалы и методы. Мы провели анализ полиморфизма длин микросателлитных последовательностей ДНК 8 образцов экскрементов ирбиса, принадлежащих 4 животным московского зоопарка (Аннет ♀, Диор ♂, Ольга ♀, Шива ♂). От каждого животного собрано по 2 образца, перерыв между сборами составил несколько дней. Одна из самок рождена в Московском зоопарке, остальные животные привезены из других зоопарков России и Европы, т.е. с большой вероятностью животные принадлежат к разным семейным группам.

Тотальная ДНК выделена с использованием специального набора реактивов для выделения из экскрементов (QIAamp DNA Stool Mini Kit, QIAGEN). Для каждого образца экстракция ДНК проводилась дважды. Для анализа выбраны 15 микросателлитных локусов (Menotti-Raymond, 1999; Bhagavatula and Singh, 2006), используемые для других представителей семейства кошачьих и содержащие преимущественно динуклеотидные повторы $(CA)_n/(GT)_n/(CT)_n/(GA)_n$. Нуклеотидные последовательности праймеров и ожидаемый диапазон длин фрагментов представлены в табл. 1. Для каждой пары один олигонуклеотид (прямой) был модифицирован флуоресцентной меткой. Полимеразная цепная реакция (ПЦР) проводилась в 10 мкл с использованием 1 мкл готовой ПЦР-смеси («Диалат», Москва), 1-2 мкл полученного раствора ДНК, 0,5 мкл прямого праймера (5 pmol/mkl), 0,5 мкл праймера, меченного флуоресцентной меткой (5 pmol/mkl), 1 мкл обратного праймера (5 pmol/mkl), с добавлением SmartTAQ полимеразы («Диалат», Москва). Амплификация осуществлялась при следующих условиях: 93°C – 3 мин (1 цикл); 94°C – 15 сек, 56°C – 15 сек, 72°C – 30 сек (10 циклов); 89 °C – 15 сек, 56°C – 15 сек, 72 – 30 сек (20 циклов); 72°C – 30 мин (1 цикл). Электрофорез и определение длин продуктов амплификации проводился на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3130 (Applied Biosystems), в качестве размерного стандарта использован LIZ500.

Суммарно, для каждого животного с каждой парой праймеров было поставлено 6 ПЦР. Из 15 локусов успешно амплифицированы 14, в одном случае не было обнаружено ПЦР-продукта в ожидаемом диапазоне длин и данный локус (E7) исключен из дальнейшего рассмотрения. Конечная концентрация ПЦР-продукта оказалась различной для каждой пары праймеров. Для достижения наилучшей интенсивности свечения пиков при визуализации опытным путем была показана необходимость разведения продуктов реакций с праймерами FCA043, FCA023 в 500 раз; FCA90, FCA304 – в 100 раз, FCA008, FCA035, FCA096, FCA078, FCA126, D10 E21B – в 50 раз, FCA045 FCA077, 3E6 – в 10 раз.

Òààèèà 1. Íóèèáíòèàí úá íí ñèèáííàòèèú í ñòè ÿðàéíàðá è àèèí ú òðàáí áíóíá (í í: Menotti-Raymond, 1999; Bhagavatula and Singh, 2006)

Íààáííèà èíèòíà	Пндя í íé ÿðàéíàð	Òàððòí ú é ÿðàéíàð	Фèòíðáí- òáíòíà í àòèà (Syntol)	Òæèèáí ú é àèàíàíí àèèí òðàáí áíóà (í.í.)
FCA008	ACTGTAATTTCTGAGCTGGCC	TGACAGACTGTTCTGGGTATGG	Fam	122-148
FCA023	CAGTTCCTTTTCTCAAGATTGC	GCAACTCTTAATCAAGATTCCTATT	Rox	127-147
FCA035	CTTGCCCTCTGAAAAATGTAATAATG	AAACGTAGGTGGGTTAGTGG	Tamra	136-150
FCA043	GAGCCACCCTAGCACATATACC	AGACGGGATTGCATGAAAAAG	R6G	116-128
FCA045	TGAAGAAAAGAAATCAGGCTGTG	GTATGAGCATCTCTGTTCGTG	Rox	146-160
FCA077	GGCACCTATAACTACCAGTGTGA	ATCTCTGGGGAAATAAATTTTGG	Rox	143-155
FCA078	TGAACCTGAAGTCAGATGCTTAACC	CGGAATCAGCTATTTTACCG	Rox	188-200
FCA090	ATCAAAAAGTCTTGAAGAGCATGG	TGTTAGCTCATGTTTCATGTCTCC	Fam	93-120
FCA096	CACGCCAAAACCTATGTCTGA	CAATGTGCCGTCCAAGAAC	Fam	184-224
FCA126	GCCCTGATACCCCTGAAATG	CTATCTTGCTGGCTGAAAG	Fam	139-145
FCA304	TCAATGGTACCACAAAAGTAGG	CTGCAATGCCATTTGGTAAAC	Rox	109-117
3E6	CCTGGGGATAATAAACTAGTA	CATGAATGAATCTTTACACTGA	R6G	147-163
E7	GCCCCAAAAGCCATAAAATAA	GCATGTCGGACAGTAAAGCA	Tamra	140-152
D10	CCCTCTGTGCCCCTCTG	GCCGTTTCCCCTCATGCTACA	Tamra	134-146
E21B	GCGATAAAGGCTGGCAGAGG	CTTTGAGGGTCTGTTCTACTGTGA	R6G	152-166

Результаты. Стабильно воспроизводимый результат получен для 12 локусов: FCA008, FCA023, FCA035, FCA043, FCA045, FCA077, FCA078, FCA090, FCA096, FCA304, D10, E21B (табл. 2). Из них 5 оказались полиморфными, а 7 несли только один аллель. При анализе двух оставшихся локусов (FCA126, 3Е6) в большинстве случаев наблюдался результат неспецифичной амплификации в ожидаемом диапазоне длин (рис. 1), что исключает возможность их использования в качестве маркеров для идентификации животных.

Для полиморфных локусов FCA008, FCA045, FCA077, FCA096 описано по 3 аллеля, для E21B – 2. Полученные нами данные позволяют достоверно идентифицировать 2 особи (Аннет, Шива), в то время как Диор и Ольга имеют идентичный набор аллелей по всем исследованным локусам.

Полученные результаты свидетельствуют о необходимости расширения спектра микросателлитных маркеров в дальнейших исследованиях молекулярно-генетической изменчивости ирбиса. Локусы FCA008, FCA045, FCA077, FCA096, E21B следует рассматривать в качестве наиболее перспективных для последующего генотипирования животных, в то же время нельзя исключать возможность описания других аллелей для локусов FCA023, FCA035, FCA043,

Таблица 2. Изменчивость исследованных микросателлитных локусов

Название локуса	Аннет	Диор	Ольга	Шива	Количество аллелей
FCA008	132/138	128	128	128/138	3
FCA023	132	132	132	132	1
FCA035	140	140	140	140	1
FCA043	123	123	123	123	1
FCA045	150/152	150/152	150/152	146	3
FCA077	140/150	150	150	148	3
FCA078	175	175	175	175	1
FCA090	97	97	97	97	1
FCA096	201	201/203	201/203	201/209	3
FCA304	97	97	97	97	1
D10	142	142	142	142	1
E21B	160	156/160	156/160	160	2

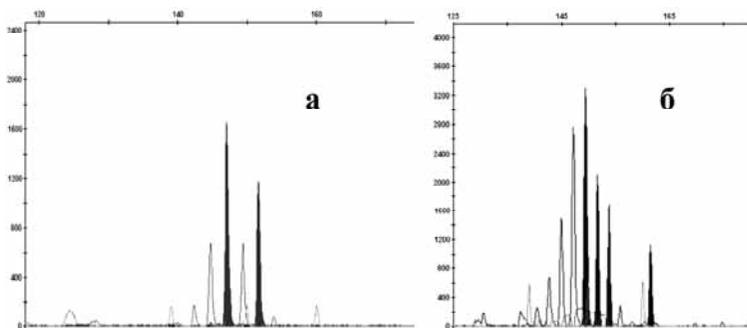


Рис. 1. Результат электрофореза нормальной гетерозиготы (а) и появление «лишних аллелей» в результате неспецифичной амплификации (б).

FCA078, FCA090, FCA304, D10 в популяции ирбиса Южной Сибири.

Благодарности. Работа выполнена на базе Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН при финансовой поддержке ОАО «Техснабэкспорт» по Программе изучения и мониторинга популяции ирбиса (снежного барса) Южной Сибири в рамках Постоянно действующей экспедиции РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России.

Авторы признательны коллективу Московского зоопарка и лично Кузнецовой М.А., оказавшей содействие в сборе образцов от ирбиса. Искренняя благодарность Сорокину П.А. за помощь в организации исследования.

Литература

- Рожнов В.В., Сорокин П.А., Найдено С.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Юдин В.Г. 2009. Неинвазивная индивидуальная идентификация амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) молекулярно-генетическими методами // Доклады Академии наук. Т. 429. № 2. С. 278-282.
- Bhagavatula J., Singh L. 2006. Genotyping faecal samples of Bengal tiger *Panthera tigris tigris* for population estimation: A pilot study // BMC Genetics. V. 7. N 48. P. 1-12.
- Menotti-Raymond M., David V.A., Lyons L.A., Schaffer A.A., Tomlin J.F., Hutton M.K., Brien J.O. 1999. A Genetic Linkage Map of Microsatellites in the Domestic Cat (*Felis catus*) // Genomics. V. 57. P. 9-23.

ПИТАНИЕ РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ РОДА *DASCYLLUS*: РОЛЬ ПЛАНКТОННЫХ И СИМБИОТИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ

А.В. Зыкова

Лаборатория поведения низших позвоночных

E-mail: zykova.a@gmail.com

Коралловый риф представляет собой крупный симбиотический комплекс, включающий кораллы, водоросли, и животных, обитающих на коралле, в том числе, рыб. Рыбы-кораллобионты являются важным компонентом симбиотического комплекса кораллового рифа. Многие виды значительную часть жизненного цикла тесно связаны с колониями кораллов (Fishelson, 2003; Lassig, 1977, Holbrook et al., 2008). Рыбы находят убежища в ветвях коралла, а также используют его как источник пищи (Nixon, Beets, 1989; Shulman, 1985; Eggleston et al., 1997; Buchheim, Nixon, 1992). На коралловом рифе обитают разнообразные по экологии и питанию рыбы: одни - питаются водорослями, растущими на поверхности коралла, другие - едят живые ткани коралла; многие виды питаются проносимым над кораллом планктоном.

Особое внимание привлекают отдельные колонии склерактиниевых кораллов, рядом с которыми часто держатся устойчивые группы мелких рыб из сем. Pomacentridae. Такие колонии представляют собой одну из стадий восстановления нарушенного кораллового рифа. Они могут рассматриваться как самостоятельные экологические объекты и удобны для изучения структуры и функционирования симбиотических ассоциаций.

В настоящее время считается, что мелкие представители сем. Pomacentridae питаются в основном планктоном, который проносятся течениями рядом с колонией коралла (Hiatt, Strasburg, 1960; Hobson, 1965; Patton, 1994 и др.). Колония служит для рыб-кораллобионтов ориентиром, а также убежищем от хищников, в котором рыбы держатся всю ночь. Интенсивные исследования фауны симбионтов склерактиниевых кораллов позволили обнаружить большое разнообразие и обилие мелких беспозвоночных, которые могут служить пищей рыбам-кораллобионтам. Среди симбионтов, например копепод, могут встречаться паразиты кораллов.

В качестве объекта для исследований мы выбрали широко распространенный в тропических морях вид помацентровых рыб *Dascyllus*. Днем эти рыбы формируют крупные скопления над за-

рослями кораллов *Acropora* или держатся более мелкими группами над изолированными кустами кораллов, используя их в качестве убежища в случае опасности. По литературным данным (Hiatt, Strasburg, 1960; Patton, 1994; Pratchett et al., 2001) известно, что *D. reticulatus* питается преимущественно зоопланктоном. Роль симбиотических организмов в питании этого вида ранее не оценивалась.

Основной задачей работы была оценка соотношения планктонных и симбиотических организмов в питании рыб. Для того, чтобы определить из какого источника рыбы получают пищу, рядом с колониями кораллов были собраны пробы планктонных и дemersальных животных, в которых оценивали состав и обилие потенциальных пищевых объектов. С колонии коралла-хозяина были взяты качественные пробы симбионтов.

Материал и методы. Сбор материала проводился с 16.04.2009 по 20.05.2009. Место проведения работ: Центральный Вьетнам, г. Нячанг, прибрежные районы островов Че (залив Дамбей), Мунг и Мот.

Для оценки состава планктонных, бентосных и связанных с колонией коралла-хозяина кормовых объектов был разработан набор специальных ловушек.

Были проведены суточные обловы беспозвоночных, обитающих на коралле и вблизи него. На отдельных колониях кораллов были отловлены рыбы, собраны крупные симбионты и сделаны смывы.

Пробы были зафиксированы 4% раствором формалина, затем переведены в 70% спирт.

Сборы кормовых объектов и содержимое пищеварительного тракта рыб было определено с максимально возможной степенью точности (Huys, Voxshall, 1991; Voxshall, Halsey, 2004) и оценено количественно.

Для анализа пищевые объекты были объединены в две группы: планктонные объекты и объекты с поверхности коралла. Полученные данные были статистически обработаны.

Результаты и обсуждение. У всех исследованных экземпляров желудка были полностью наполнены. В пищеварительном тракте наиболее разнообразно представлены ракообразные: Copepoda (отр. Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida, Poecilostomatoida, Siphonostomatoida), отр. Isopoda (в том числе планктонные личинки паразитических семейств Dadjidae и Voryidae). Найдены Y-личинки Facetotecta. Также встречались Nematoda, икра рыб, личинки

Bivalvia, Gastropoda, Decapoda. Основную массу содержимого желудков составляли копеподы.

Подсчет частоты встречаемости (табл. 1) показал, что в пищеварительном тракте всегда присутствовали представители отр. Harpacticoida сем. Ectinostomatidae и отр. Ostracoda. Часто встречались представители планктонных Calanoida (92,9% рыб) Cyclopoida (85,7% рыб) и обитающие на поверхности Harpacticoida (71,4% рыб).

По относительной численности (табл. 1) наблюдалась схожая картина: в желудках преобладали наиболее часто встречаемые группы: планктонные Harpacticoida сем. Ectinostomatidae – 32,23% рыб, Ostracoda и Calanoida – 13,93 % и 13,01 % соответственно. И планктонные животные и животные, обитающие на поверхности коралла, встречались одновременно у 100% рыб.

Беспозвоночные, извлеченные из пищеварительного тракта исследуемых рыб разделялись по экологическим группам следующим образом: планктонные организмы составляли 80,7% от всего содержимого, животные с поверхности коралла - 10,95%, и 8,35% не были определены достаточно, чтобы включить их в одну из групп.

Мы оценили избирательность рыб по нескольким группам пищевых объектов с помощью индекса Ивлева.

Сравнительный анализ планктонных проб и содержимого желудков показал, что некоторые группы, присутствовавшие в планктоне, такие как Harpacticoida Eurite sp., Sagitta sp., личинки Decapoda и Polychaeta, личинки рыб полностью отсутствовали в содержимом пищеварительного тракта рыб. Это может говорить, как об отрицательной избирательности, так и о меньшей доступности этих объектов вследствие высокой подвижности или, возможно, размера.

С другой стороны ципривидные личинки, изоподы (сем. Dajidae), Facetotecta присутствовали в желудках, но не были обнаружены в планктоне во время питания рыб. Так как все эти организмы являются планктонными, можно предположить, что либо эти животные избегают орудий лова, либо находятся в планктоне в столь малых количествах, что не улавливаются нашими орудиями, но отбираются рыбами.

При подсчете индексов селективности доли пищевых объектов в среде и в желудке были посчитаны отдельно для планктонных и симбиотических жертв. В планктонных пробах организмы с поверхности кораллов встречались в редких случаях и составляли в среднем 1,7%, многие животные, представленные в пищеваритель-

Таблица 1. Частота встреч (в %) и средняя относительная численность различных групп пищевых объектов в пищеварительном тракте рыб

Категория пищевых объектов	Экологическая группа	Частота встреч (в %)	Средняя относительная численность (\pm SD)
отр. Harpacticoida fam. Ectinosomatidae	планктонные	100,0	32,23 \pm 11,69
отр. Ostracoda	планктонные	100,0	13,93 \pm 6,94
отр. Isopoda fam. Gnathidae	планктонные	14,3	
Nematoda	поверхностные	14,3	0,29 \pm 0,99
копеподитные стадии	планктонные	21,4	
икра рыб		28,6	2,4 \pm 4,37
отр. Siphonostomatoida (? Fam. Asterocheridae)	поверхностные	28,6	1,28 \pm 2,76
отр. Isopoda	поверхностные	35,7	1,01 \pm 1,45
отр. Isopoda (нотр. Eupicaridea)	планктонные (личинки паразитов)	42,9	1,63 \pm 2,33
науплиусы	планктонные	57,1	
Facetotecta	планктонные (личинки паразитов)	57,1	4,38 \pm 5,03
отр. Poecilostomatoida	поверхностные	57,1	2,49 \pm 2,85
отр. Poecilostomatoida fam. Oncaeidae	планктонные	7,1	0,52 \pm 1,87
циприсовидные личинки	планктонные	7,1	0,27 \pm 0,99
отр. Harpacticoida	поверхностные	71,4	5,93 \pm 5,4
Copepoda gen. sp.		85,7	8,39 \pm 6,6
отр. Cyclopoida	планктонные	85,7	8,01 \pm 6,08
отр. Calanoida	планктонные	92,9	13,01 \pm 10,02

ном тракте рыб, в планктоне не были представлены вообще. Это говорит о том, что рыбы собирали этих животных именно с поверхности коралла.

Анализ индексов селективности показал, что рыбы активно выбирают отр. Ostracoda (индекс 0,73), отр. Harpacticoida (сем. Ectinosomatidae) (индекс 0,65). К представителям отр. Calanoida (индекс 0,09) и отр. Cyclopoida (индекс 0,12) относятся нейтраль-

но. Среди планктонных организмов отрицательными индексами селективности обладают науплиусы (индекс -0,81), отр. Pоecilostomatoida (fam. Oncaeidae) (индекс -0,94).

Из обитающих на поверхности коралла беспозвоночных рыбы наиболее охотно потребляли представителей Nauphracticoidea (индекс 0,27), наименьшим индексом селективности обладали Nematoda (-0,9). Остальные группы имели отрицательные индексы от -0,31 до -0,7.

Таким образом, можно заключить, что выдвинутая нами гипотеза о питании рыб *Dascyllus reticulatus* не только планктонными организмами, но и животными с поверхности коралла, подтверждается. Основу питания составляют планктонные копеподы, однако симбиотические беспозвоночные, обитающие на поверхности коралла, также играют существенную роль в питании коралловых рыб и составляют около 10% пищевого рациона.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н. В.Н.Михееву, д.б.н. Т.А. Бритаеву за помощь и поддержку на всех этапах проведения работы.

Литература.

- Boxshall G.A., Halsey S.H.* 2004. An introduction to copepod diversity. Ray Society. 970 p.
- Buchheim J.R., Hixon M.A.* 1992. Competition for shelter holes in the coral-reef fish *Acanthemblemaria spinosa* Metzelaar // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. V. 164. № 1. P. 45-54.
- Eggleston D.B., Lipcius R.N., Grover J.J.* 1997. Predator and shelter-size effects on coral reef fish and spiny lobster prey // Marine Ecology Progress Series. V. 149. P. 43-59.
- Fishelson L.* 2003. Coral and fish biocoenosis: ecological cells gradually maturing in complexity, species composition and energy turnover // Environmental biology of Fishes. V. 68. P. 391-405.
- Hiatt R.W., Strasburg D.W.* 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall islands // Ecological Monographs. V. 30. № 1. P. 65-127.
- Hixon M.A., Beets J.P.* 1989. Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: experiments with artificial reefs // Bulletin of Marine Science. V. 44. № 2. P. 666-680.
- Hobson E.S.* 1965. Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California // Copeia. V. 3. P. 291-302.
- Holbrook S.J., Brooks A.J., Schmitt R.J., Stewart H.L.* 2008. Effects of sheltering fish on growth of their host corals // Marine biology. V. 155. P. 521-530.
- Huys R., Boxshall G.A.* 1991. Copepod Evolution. Ray Society. 468 p.
- Lassig B.R.* 1977. Communication and coexistence in a coral community // Marine Biology. V. 42. P. 85-92.

- Patton W.K. 1994. Distribution and ecology of animals associated with branching corals (*Acropora* sp.) from the Great Barrier Reef, Australia // *Bulletin of Marine Science*. V. 55. № 1. P. 193-211.
- Pratchett M.S., Gust N., Goby G., Klanten S.O. 2001. Consumption of coral propagules represents a significant trophic link between corals and reef fish // *Coral Reefs*. V. 20. P. 13-17.
- Shulman M.J. 1985. Coral reef fish assemblages: intra- and interspecific competition for shelter sites // *Environmental Biology of Fishes*. V. 13. № 2. P. 81-92.

**СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
АРХИТЕКТониКИ ОСТЕВЫХ ВОЛОС ЛОШАДИ
ПРЖЕВАЛЬСКОГО (*EQUUS PRZHEWALSKII*) И ДОМАШНЕЙ
ЛОШАДИ (*E. CABALLUS*) БАШКИРСКОЙ ПОРОДЫ**

М.В. Ибраев

Лаборатория морфологических адаптаций позвоночных

E-mail: personalone@yandex.ru

Строение конского волоса, как и других кожных дериватов, отражает адаптации кожного покрова к условиям обитания, а также наверняка имеет черты, обусловленные процессами domestikации и филогенеза. Его изучение на разных уровнях организации вносит существенный вклад в понимание этих процессов. Волосы лошадей довольно широко используются в хозяйственных целях и поэтому часто служат объектом биологической экспертизы, в первую очередь для решения вопросов породности и криминалистических задач, однако теоретические основы экспертного исследования волос лошадей остаются не разработанными.

Анализ данных литературы о морфологии конского волоса выявляет фрагментарность сведений, неполноту сравнительного анализа, отсутствие четких критериев диагностики вида или породы, а также представлений о влиянии процессов адаптации, domestikации и филогенеза на эту морфологическую структуру. Многие из работ предыдущих авторов (Kratochvil, 1971; Соколов, 1977; Кацы и др., 1988; Keller, 1992; Кисин, 2001) сопровождалась морфометрическими промерами волос и их кутикулярных чешуй, с применением статистических методов, призванных показать видовые или породные различия, а также признаки domestikации. Однако убедительных результатов на макроморфологическом уровне добиться не удалось. Именно поэтому мы, впервые в зоологии, обратились к архитектонике – тонкому строению волос, с целью ее сравнительно-морфологического анализа на примере древней дикой лошади Пржевальского и близкой ей по происхождению якутской породы домашней лошади. Нами изучены волосы спины и гривы двух взрослых кобыл лошади Пржевальского, полученные из Монголии и из Лондонского зоопарка, а также волосы спины и гривы взрослого жеребца из Якутии и мумий взрослых жеребца и кобылы, найденных в могильниках в Якутии.

Архитектонику волос исследовали в световом и сканирующем электронном (JSM 840 A, Япония) микроскопах, применяя обще-

принятые методики (Соколов В.Е. и др., 1988) Щелочной термо-гидролиз волос, при котором их сердцевинный слой распадается на фрагменты – «диски» также был применен (см. Кисин, 2001), и именно на результатах этого исследования мы акцентируем свое внимание.

Башкирская порода относится к группе «аборигенных» пород домашней лошади. Масть лошадей этой породы обычно рыжая, гнедая или буланая. Их высота в холке составляет 1,32–1,42 м. Эти лошади используются под седло, в упряжке, на сельскохозяйственных работах, в качестве вьючных животных. Башкирская порода распространена в Башкирии, а также в Челябинской области, Калмыкии и Татарстане. Она возникла в древности от скрещивания привезенных из Азии степных лошадей с северными лесными. Некрупные лошади отличаются крепкой конституцией и высокой приспособленностью к суровым климатическим условиям. Различают два внутривидовых типа: упряжной и верхово-упряжной. Веками порода разводилась полукочевыми племенами башкиров, чье сельское и пастбищное хозяйство тесно связано с этой породой. Этим лошадям использовали также для перевозки вьюков и для работы в полях, как на равнинах, так и в горах, и в качестве верхового пони. Самая удивительная черта этой лошади — то, что молодые кобылы дают большое количество молока. Из шерсти этих лошадей прядут покрывала и ковры (Гуревич, 2001).

По нашим данным, у лошадей башкирской породы, как и у других лошадей, остевые волосы спины и гривы прямые, ланцетовидные, без заметных расширений стержня. Высота кутикулы волос изменяется незначительно. Кутикулярные чешуйки могут лежать под углом 20° к поперечной оси волоса; иногда свободный край чешуи образует треугольный вырост. Свободные края чешуек слабо изломаны; в некоторых участках стержень деформирован, по нему проходят складки; кутикула повреждена, чешуйки деформированы и сильно отходят от стержня. Сердцевина занимает центральное положение, имеет вид правильного или неровного тяжа и хорошо отделена от коры. Она развита слабо, средне или хорошо (до 80% толщины стержня), имеет сетчатое или сетчато-ячеистое строение. Сердцевина состоит из овальных или уплощенных полостей разного размера (диаметром не более 20 мкм) и неравномерно утолщенных перегородок. Последние имеют перфорированные или гладкие стенки. Внутренний каркас полостей образован тонкими продольными перегородками. Пигментация сердцевины умерен-



Рис. 1. Лошадь домашняя, башкирская порода, взрослая кобыла. Диски, полученные после щелочного термогидролиза волос спины. Микрофотография. Ув. X 630, схема диска.

ная, но периферические отделы сердцевинки пигментированы сильнее центральных. Пигментные гранулы имеют диффузное распределение. Диски округлой или овальной формы с зернистым рельефом и равномерной диффузной пигментацией. Поверхность диска может быть разделена складками на крупные секторы. Граница между сердцевинкой и корой нечеткая изрезанная волнистая (при слабом развитии сердцевинки) или четкая ровная (при сильном развитии сердцевинки), хорошо заметна благодаря сильной пигментации. Кора плотная или рыхлая, неравномерной плотности, со штрихами уплотненного вещества, ориентированными вдоль стержня. Она пигментирована слабо и неравномерно. Крупные кластеры пигментных гранул единичны и занимают центральное положение. Кора состоит из крупных клеток, округлых на поперечном срезе, с пикнотизированным ядром.

У взрослой кобылы башкирской породы диски сердцевинки неправильной округлой формы, зернистые с равномерно распределенными кластерами пигментных гранул; их поверхность зернистая и не разделена на секторы (рис. 1)

Лошадь Пржевальского — единственный сохранившийся исконо дикий самостоятельный вид настоящих лошадей. По типу телосложения она сходна с домашней лошастью, но обладает комплексом уникальных качеств, отличающих ее как от домашней лошади, так и от ослов: крупнозубостью, высоко- и тонконогостью,

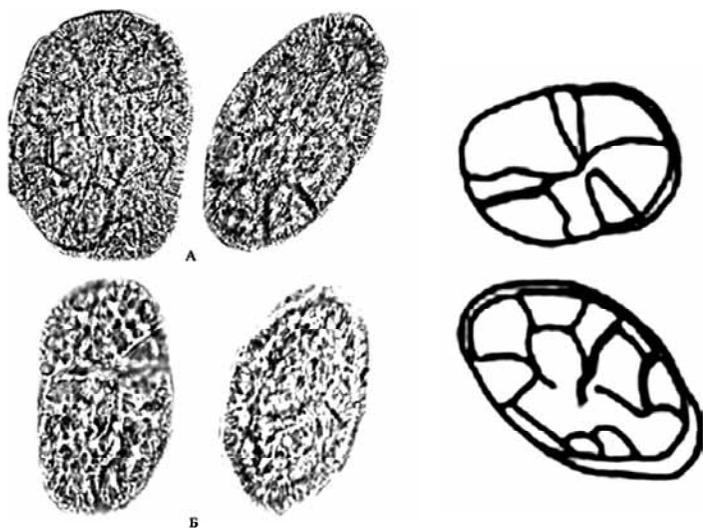


Рис. 2. Лошадь Пржевальского, взрослая кобыла, из природы. Диски сердцевины волос гривы (А) и спины (Б), полученные после щелочного термогидролиза волос. Микрофотография. Ув. X 630, схема диска.

ными пикнотизированными ядрами. Граница между корой и сердцевинной может быть неровной за счет того, что в периферические ячейки сердцевинной внедряются многочисленные короткие выросты коры.

Диски сердцевинной волос гривы правильной овальной или немного деформированной формы (рис. 2). Они крупные с диффузной пигментацией, разбросанной по всему диску, но более плотной по периферии диска. Рельеф поверхности диска неоднородный, различимы несколько (до 14) секторов, которые отделены один от другого складками и кластерами пигментных гранул. Секторы лежат в ряд по периферии диска и в числе 3–4 в центральной части диска. Диски волос спины мельче, чем у волос гривы, имеют овальную форму; пигментные гранулы располагаются хаотично, образуя не крупные кластеры по всей поверхности диска; рельеф поверхности однородный или с несколькими различимыми секторами. Диски волос спины мельче, чем у волос гривы, имеют овальную форму; пигментные гранулы располагаются хаотично, образуя не крупные кластеры по всей поверхности диска; рельеф поверхности однородный или с несколькими различимыми секторами.

Диски сердцевины достаточно однообразны у лошадей, но отличаются от дисков волос зебр и других млекопитающих. Их конфигурация и размеры обычно соответствуют таковым однорядной сердцевины на поперечном срезе волос. Диски волос спины и волос гривы легко различить. Первые — крупные овальной неправильной, иногда угловатой формы или слегка деформированные; вторые — более мелкие, правильные округлые, слегка деформированные, иногда с волнистым краем. Наиболее интересным с точки зрения идентификации видов и пород является присутствие на поверхности диска складок, делящих его на секторы обычно овальной формы. Нами описан процесс распада дисков при дальнейшей мацерации сердцевины. Диски структурированы и состоят из отдельных фрагментов треугольной или неправильной многоугольной формы и разных размеров. Эти фрагменты содержат несколько десятков крупных клеток, ядра которых не имеют признаков дегенерации: ядра светлые, крупные, округлые. По периферии фрагмента может тянуться ряд мелких темных клеток с темным мелким ядром. Кроме них имеются неравномерно распределенные мелкие кластеры пигментных клеток и на периферических участках фрагмента единичные прозрачные или заполненные гомогенным веществом вакуоли.

По нашим данным, возможно, для идентификации видов и пород, а также выявления адаптивного значения и признаков доместикации структур волоса служит присутствие на поверхности диска складок, делящих диск на секторы обычно овальной формы. На данном примере мы видим, что наиболее складчатый рельеф характерен для лошади Пржевальского. Многие складки имеют двойные стенки. Башкирская же порода, напротив, имеет гладкую структуру диска. Вероятно, диски со сложным рельефом эффективны как теплоизоляционные структуры, так как складки, секторы и ячейки увеличивают площадь диска и количество запасаемого в них инертного воздуха.

Литература

- Соколов В.Е., Скурат Л.Н., Степанова Л.В. и др.* 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 280 с.
- Соколов В.Е.* 1977. Кожный покров ископаемой лошади из Селерикана // Фауна и флора антропогена Северо-Востока Сибири / Тр. ЗИН. М. Т. 63. С. 186–200.
- Баскина С.* 2002. Путь домой длиною в век // Конный мир. № 2. С. 14–18.

- Гуревич Д. Я. 2001. Справочник по конному спорту и коневодству/ Д. Я. Гуревич. М.: «Центрполиграф». С. 28-29.
- Шилов А. 1985. Судьба лошади Пржевальского // Коневодство и конный спорт. № 10. С. 18–20.
- Кисин М.В. 2001. Судебно-биологическая экспертиза волос животных. Вып. 2. М.: Российский федеральный центр судебной экспертизы. 175 с.
- Кацы Г.Д., Климов В.В., Анцифоров П.С. 1988. Видовые различия структур кожи некоторых Equidae // Там же. № 2. С. 53–58.
- Keller A. 1992. Note sue une etude comparative des jarres primaires de trios espйces d'Equidae: *Equus asinus*, *E. przewalskii* et *E. caballus* // Revue Suisse Zool. 1992. T. 99. P. 735–739.
- Kratochvil Z. 1971. Microscopic evaluation of the hairs of the mane and tail of the wild horse (*Equus przewalskii*) in comparison with the modern and historical domesticated horse (*Equus przewalskii* f. *caballus*) // Acta Vet. Brno. 1971. V. 40. P. 23–31.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕИНВАЗИВНЫХ МЕТОДОВ ДЛЯ МОНИТОРИНГА ГОРМОНАЛЬНОГО СТАТУСА КРУПНЫХ КОШАЧЬИХ

Е.А. Иванов, С.В. Найденко

Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

E-mail: evgivanov@ya.ru

Стероидные гормоны контролируют многие важные физиологические процессы в организме. Концентрация половых гормонов (тестостерон, эстрадиол, прогестерон) используется как показатель активности репродуктивной системы (Brown, 2006). Уровень глюкокортикоидов (кортизола и кортикостерона) позволяет судить о стрессированности животного (Павлова, Найденко, 2008).

В настоящее время широко применяются неинвазивные методики позволяющие оценивать уровень стероидных гормонов по их метаболитам в экскретах животных (Brown, 2006). Наиболее удобно использовать для этих целей экскременты. Показано, что большая часть стероидных гормонов и их метаболитов у кошачьих выделяется именно с экскрементами (Graham, Brown, 1996). Однако для верной интерпретации полученных результатов необходимо, как правило, проводить проверку конкретной неинвазивной методики для данного вида.

Амурский тигр (*Panthera tigris altaica*) – уникальный подвид, обитающий на северной границе ареала вида. Он является одним из немногих видов кошачьих, приспособленных к обитанию в условиях низких температур и глубокого снежного покрова. В настоящее время на территории российского Дальнего Востока насчитывается около 450 особей, большое количество тигров содержится в зоопарках по всему миру. Для сохранения амурского тигра необходимы методы, позволяющие обеспечить эффективную охрану и управления природными популяциями, в том числе выявление факторов, лимитирующих численность и размножение вида.

Целью нашей работы было оценить уровень эндокринной активности половых желез и надпочечников тигра в разные сезоны года у амурского тигра.

Для оценки гормональной активности различных желез у амурского тигра проводили сбор экскрементов животных и последующее измерение уровня различных стероидных гормонов и их метаболитов.

Мы проследили сезонную динамику уровня стероидных гормонов в экскрементах 3 самцов и 3 самок амурского тигра, содержащихся в неволе в Волоколамском питомнике Московского зоопарка. Образцы собирали 2–4 раза в месяц от каждого зверя. Экстракцию стероидных гормонов проводили по стандартной методике с использованием 90% метилового спирта (Jewgenow et al., 2006). Концентрация стероидов в экстракте определялась методом иммуноферментного анализа с использованием планшетного спектрофотометра Multiscan EX. Для анализа концентраций иммунореактивных веществ (ИРВ), связывающихся с антителами к тестостерону, прогестерону, кортизолу и эстрадиолу, использовали коммерческие наборы компаний «Иммунотех» (Москва, Россия) к тестостерону, прогестерону и кортизолу, и «Хема-Медика» (Москва, Россия) – к эстрадиолу.

У самок тигров была измерена концентрация ИРВ-эстрадиол и ИРВ-прогестерон, у самцов – ИРВ-тестостерон. Кроме того у всех животных была измерена концентрация ИРВ-кортизол. Концентрацию иммунореактивных веществ пересчитывали на 1 г сухих экскрементов.

Концентрация ИРВ-эстрадиол значительно менялась в течение года. Наибольшей она была в феврале ($55,2 \pm 22,2$ нг/г) и августе ($44 \pm 11,8$ нг/г), наименьшей – мае (5,7 нг/г).

Концентрация ИРВ-прогестерон сильно различалась у разных животных (рис. 1). У одной из трех самок, в период с февраля по апрель, наблюдалось значительное (более чем в 8 раз) увеличение

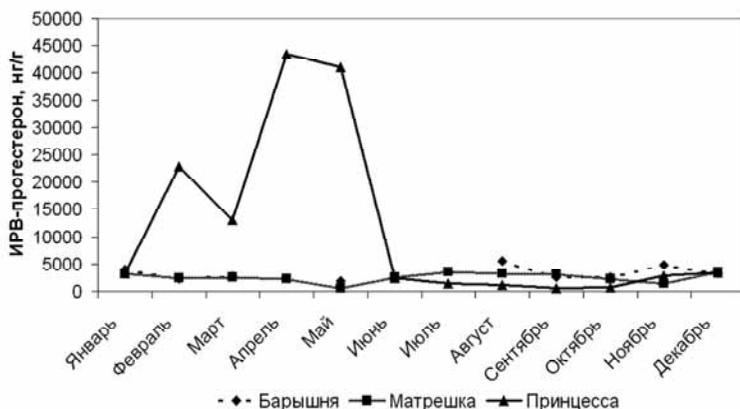


Рис. 1. Сезонные изменения уровня ИРВ-прогестерон в экскрементах у трех самок тигра.

уровня гормона, в то время как у других достоверного изменения уровня прогестерона не наблюдалось. Концентрация ИРВ-прогестерон у Принцессы в апреле достигала 43490,6 нг/г, в то время как у остальных самок она составляла лишь 2252,7 нг/г.

Самка Принцессы, у которой были отмечены отличающиеся от остальных концентрации ИРВ-прогестерон, в отличие от других самок содержалась в одной вольере с самцом. Хотя специальных наблюдений за животными не проводили, гормональный профиль ИРВ-прогестерон позволяет предположить наличие у самки овуляции в этот период. Ярко выраженный пик эстрадиола в феврале и затем резкое увеличение концентрации прогестерона, являются физиологическими маркерами овуляции. Учитывая, что у тигра не описано спонтанной овуляции (Wgown, 2006), можно заключить, что животные спаривались в феврале-марте, тогда как рождения тигрят отмечено не было.

Концентрация ИРВ-тестостерон у самцов тигра немного повышалась в конце весны и летом, достигая $1217,2 \pm 381,7$ нг/г в мае и 1604 ± 397 нг/г в июле. Минимальной концентрация ИРВ-тестостерон была в апреле – $601,3 \pm 82,9$ нг/г. Однако достоверных различий в изменениях концентрации ИРВ-тестостерон и четкого сезонного паттерна его изменений выявлено не было.

Уровень ИРВ-кортизол также был относительно стабилен в течение года (Рис. 2). Концентрация в экскрементах колебалась от $340,5 \pm 88,2$ нг/г (май) до $783,2 \pm 263,5$ нг/г (август). Хотя в августе

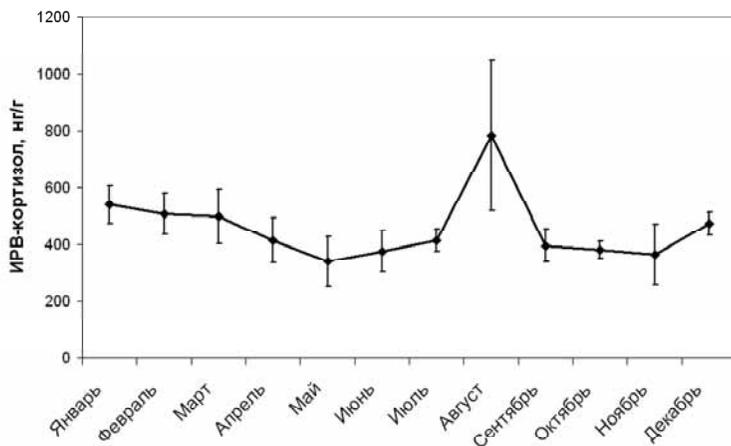


Рис. 2 . Средний уровень ИРВ-кортизол в экскрементах тигров.

средний уровень кортизола заметно увеличивался, достоверное и значительное повышение концентрации ИРВ-кортизол наблюдалось только у двух животных.

Таким образом, у тигра отмечено отсутствие существенных сезонных различий в уровне эндокринной активности половых желез и надпочечников. Значительные изменения, отмеченные у одной из самок в уровне ИРВ-прогестерон, вероятнее всего были связаны с произошедшей овуляцией.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Международного благотворительного фонда «Константиновский», ОАО Акционерной компании по транспорту нефти «Транснефть» и ОАО «Техснабэкспорт».

Литература

- Павлова Е.В., Найденко С.В.* 2008. Неинвазивный мониторинг глюкокортикоидов в экскрементах дальневосточного лесного кот (Prionailurus bengalensis euptilura). // Зоологический журнал. Т. 87. No.11. С.375-1381.
- Brown J.L.* 2006. Comparative endocrinology of domestic and nondomestic felids. // Theriogenology. V. 66. P. 25–36.
- Graham L.H., Brown J.L.* 1996. Cortisol metabolism in the domestic cat and implications for non-invasive monitoring of adrenocortical function in endangered felids. // Zoo biology. V. 15. P. 71-82.
- Jewgenow K., Naidenko S.V., Goeritz F., Vargas A., Dehnhard M.* 2006. Monitoring testicular activity of male Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian (*Lynx pardinus*) lynx by fecal testosterone metabolite measurement // General and comparative endocrinology. V. 49. No. 2. P. 151-158.

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ПОДРАЗДЕЛЁННОСТЬ В
ПОПУЛЯЦИИ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ
CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS (NORDM., 1840)
РЫБИНСКОГО ВОДОРАНИЛИЩА**

Д.П. Карбанов

Лаборатория Экологии водных сообществ и инвазий,
лаборатория Эволюционной экологии ИБВВ РАН

E-mail: dk@ibiw.yaroslavl.ru

В настоящее время объектом для изучения механизмов генетико-биохимических адаптаций в природных условиях могут служить активно саморасселяющиеся виды. Особый интерес среди вселенцев представляют рыбы, так как расширение их ареала часто связано со значительным изменением многих химических (соленость, pH) и физических (освещенность, температура) факторов. Среди рыб значительную скорость расширения ареала демонстрирует черноморско-каспийская тюлька, которая за короткий промежуток времени (около 60 лет) освоила волжские водохранилища и адаптировалась к условиям северных пресных вод.

Материал для популяционно-генетического анализа собран в летние полевые сезоны 2003–2007 гг. Объем выборки составлял 40 экз. половозрелой тюльки, средние размеры тела особей 90–120 мм. Параметры генетической изменчивости определялись по 18 локусам, кодирующим изоферменты: б-глицерофосфатдегидрогеназа (б-GPD, Е.С. 1.1.9.5), лактатдегидрогеназа (LDH, Е.С. 1.1.1.27), малатдегидрогеназа NAD-зависимая (MDH, Е.С. 1.1.1.37), малик-энзим (Me, Е.С. 1.1.1.40), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (G-6P-DH, Е.С. 1.1.1.49), пероксидаза сердечной мышцы (Pх, Е.С. 1.11.1.9), супероксиддисмутаза (SOD, Е.С. 1.15.1.1), аспаратаминотрансферазы (ААТ, Е.С. 2.6.1.1), 2-нафтилацетатзависимая эстераза (в-est, Е.С. 3.1.1.x) и спектр общего белка (миогены, GP). Образцы подвергались криогенному лизису в 20% растворе сахарозы с последующим центрифугированием при 26000g в течение 20 минут. Разделение водорастворимых белков проводили с помощью диск-электрофореза по Davis (1964) в вертикальном блоке полиакриламидного геля (disc-PAGE: PAG 6%, ТЕВ) при направлении разделения от катода к аноду. Специфическое окрашивание эстераз проводилось по стандартным методикам (Глазко, 1988). Анализ активности изоферментов проводили по электрофоретическим трекам с использованием пакета RFLPscan Plus v.3.12, CSP Inc. Статистичес-

кая обработка и графическое представление результатов проводилось с использованием пакета Statistica v.6, StatSoft Inc. Генетическую изменчивость в популяциях синца оценивали по доле полиморфных локусов (P) и средней гетерозиготности (H). Описание локальной дифференциации частот генов давали в терминах F -статистике с применением коэффициентов Райта (Ли, 1978). Расчеты проводили программным пакетом BioSys r.1.7., University of Illinois.

На любую природную популяцию постоянно действует ряд элементарных эволюционных факторов, таких как мутационный процесс, миграции, дрейф генов и естественный отбор. Эти эволюционные факторы, влияя на генетическую структуру популяции, по сути, являются внешними по отношению к ней самой. Однако подобное рассмотрение не может быть полным без учёта структуры внутренней организации популяции. Природные популяции, как правило, не являются панмиктическими группами, а представляют собой исторически сложившуюся совокупность частично изолированных субпопуляций. Изоляция может быть вызвана как физическими (географическая изоляция препятствиями или расстоянием), так и физиологическими причинами. Субпопуляции постоянно обмениваются друг с другом генетическим материалом и испытывают влияние всех тех же факторов, что и популяция в целом. Изучение пространственной структуры позволяет не только установить факторы, обеспечивающие внутрипопуляционную дифференциацию, но и прогнозировать дальнейшие генетические процессы в целой популяции.

Для изучения внутрипопуляционной структуры используется сравнение доли внутригрупповых скрещиваний по отношению к общему числу скрещиваний в популяции в целом. На генетическом уровне это выражается в повышении доли гомозигот за счёт уменьшения доли гетерозигот. В таком случае подразделённость популяции на отдельные скрещиваемые группы формально эквивалентна наличию инбридинга во всей популяции, а степень такой дифференциации прямопропорциональна размаху межпопуляционных различий генных частот (Ли, 1978; Динамика..., 2004).

Большой вклад в описание локальной дифференциации частот генов в подразделённой популяции принадлежит С.Райту, предложившему использовать определение трёх коэффициентов инбридинга в количественной форме (F -статистика Райта). Как показатели меры генетической дифференциации в популяции используются следующие F -коэффициенты инбридинга: F_{IT} – особи относительно целой популяции; F_{IS} – особи относительно субпопуляции,

Όααέοά Ι. Οόίααίύ ιάε ιί οέύοε ιί ίέ αέοάοάοάοαέε ιί άυαό ιί εε ιί οό ίύο είεόντá ó οέυεε Δύαέ ινέίαι άίαιόθαίεεέ ύα.

Ιί έέόν	Γίá ίαέπááίεε								
	2002 (ίáναέύίύέ οάι)			2004			2007 (ίíάάáίáίύέ οάι)		
	F_{IT}	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}	F_{IS}	F_{ST}
Ldh-A	0,035	0,03	0,005	0,023	0,007	0,016	0,03	0,046	0,015
Me-1	0,008	0,005	0,013	0,124	0,117	0,008	0,196	0,18	0,019
β-Est-2	0,183	0,179	0,005	0,133	0,118	0,017	0,087	0,017	0,071
Cάáίáá (ίá έίέόν)	0,075	0,074	0,008	0,081	0,093	0,014	0,104	0,081	0,035

έ έίοίοίέ ίá ίοέ ίαάέάεοέ; F_{ST} – νόáίίί οέύοεέ ίοίίνε-οάέύίίέ άνάε ίíάάααέ, ίίίέ ιίί οέύοεε. Άνά ύοε είááεnú ίοθαααρò ίοέείáίεά ίò ίáί-ίένεε ε ίíάάαεýρòñý ííò-ίί οáίεάí áίί ίεαίό ίύο ε áá-οάόίεαίό ίύο ááί ίοέ ίá.

Άέý ορέυεε Δύαέ ινέίαι άίαιόθαίεεέ ύα ίá ίοίόýα-ίεε 2002-07 áίáíá ίοίáίáε-ñý ιί ίεοίοέ ίá ááίáοε-άñέίáí íñíοίýέý ιίί οέύοεε ιί άñáí-áoúð, ίέ, ñáí (Οáίοθαέύί-ίό, Άίέαnéίίό, Οáéñéίíñé-ίό ε ίίέίáñéίίό).

Íá íñίááίεε ιί έ-áίί ύó ááί ύó ίíοάááε, ί οóίááίύ ίοίñoθαίíñoάáίίίέ ίíάάαα-έ, ίίίíñoε áéý ιίί οέύοεε Δύ-αέ ινέίáí áίáίόθαίεεέ ύα (οάάέ. Ι) ίá άαίύό ύοáίáο áé-έέέ ίáοεαοέε ορέυεε. Ά ίá-όέ ίá, ίíñéááίáááοέέ ίáίíñ-όááñoάáίίί έá άñáέáίεáí (2002 á) áίόοθε ίίί οέύοεέ ί-íáý áεοόάόáίοεάοέý ίòño-ñoáίááεá, á íñίáíáý -áñoú áá-íáοε-áñέίέ εçíáí-εáííòε áίε-ίέέáá á óñéíáέýó, ίοέáέε-αáίίύó ε ίáίίέέñέε ($F_{IT} > F_{IS} > F_{ST}$). Íίεά (2004 á) οίεά ίò ίá-ááòñý çíá-εòάέύ-ίύέ είáέáεáοάέύίύέ áέέáá ίοάáέύίύó íñίááé á ááίáοε-áñέίá άαίίίáάαεά áñáε ñé-ñoáίύ, ίáίáέί óεá ίá-είááò-ñý ίáάαίááίεά áίόοθε ίίί οέύ-οέίίύó áóóίίεοίáίέ, ÷óί ίοθααáò áίεçòíñοέέ ίí-οέ á ááá άαα είýοοέοέáίò F_{ST} . Ά

2007 г. наблюдается высокая панмиксия внутри популяции водохранилища ($F_{IT} > F_{IS} > F_{ST}$), однако уже явно выражен процесс образования локальных стад тюльки, что характеризует превышение коэффициента F_{ST} уровня в 0,03 (Holsinger, Weir, 2009).

Представленные данные по высокой панмиксии тюльки объясняются биологическими особенностями вида. Тюлька – стайный пелагический вид, совершающий большие пищевые и нерестовые миграции. Расстояния акватории Рыбинского водохранилища не являются достаточным препятствием для регулярного межгруппового скрещивания. Некоторая пространственная дифференцировка между наиболее удалёнными группировками рыб, вероятно, связана с наличием локальных нерестилищ и тяготеющих к ним местных стад, что характерно и для многих других рыб (Алтухов, 2003; Wilmot et al., 1994). Также возможно, что внутрипопуляционная подразделённость обусловлена выбором оптимальной среды существования генетически различными особями, мигрирующими в локациях с теми или иными условиями (Powell, Taylor, 1979). Хотя, относительно тюльки такая закономерность и не установлена, вовсе исключать её нельзя.

Литература

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига. 431 с.
- Глазко В.И. 1988. Генетика изоферментов сельскохозяйственных животных. Итоги науки и техн. ВИНТИ. Сер. Общ. генетика. 212 с.
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. Ред. Алтухов Ю.П. М.: Наука, 2004. – 619 с.
- Ли Ч. 1978. Введение в популяционную генетику. М.: Мир. 555 с.
- Davis B.J. 1964. Disc-electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins // Ann. N.Y. Acad. Sci. V.124. P. 404-427.
- Holsinger K.E., Weir. B.S. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting F_{ST} // Nat. Rev. Genet. V.10. P. 639-650.
- Powell J.R., Taylor C.E. 1979. Genetic variation in ecologically diverse environments // Amer. Sci. V.67. P. 590-596.
- Wilmot R.L., Everett R.J., Spearman W.J., Baccus R., Varnavskaya N.V., Putivkin S.V. 1994. Genetic stock structure of western Alaska chum salmon and comparison with Russian Far East stock // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V.51. P. 84-94.

**ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ КИЖУЧА *ONCORHYNCHUS*
KISUTCH ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ ПО
МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ И
ОСОБЕННОСТЯМ ПИТАНИЯ В ПЕРИОД ПОКАТНОЙ
МИГРАЦИИ**

Е.А. Кириллова

Лаборатория поведения низших позвоночных

E-mail: ekirillova@sevin.ru

Покатная миграция молоди – это неотъемлемый этап жизненного цикла многих видов рыб. Масштабы этого процесса особенно велики у проходных рыб, к которым относятся тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*. Молодь кижуча *O. kisutch* имеет длительный пресноводный период жизни и совершает покатные миграции в разном возрасте. Однако покатная миграция молоди кижуча первого года жизни исследована недостаточно для полного понимания механизмов её реализации. О закономерностях миграции сеголетков имеются сведения в литературе (Sharovalov, Taft, 1954; Chapman, 1962; Зорбиди, Полынцев, 2000 и др.).

Нами ранее также был проведен ряд исследований закономерностей и выявлены отдельные механизмы покатной миграции сеголетков кижуча (Павлов, Маслова, 2006; Кириллова, 2008, 2009; Pavlov et. al, 2008; Павлов и др., 2010). Эти исследования показали, что среди сеголетков кижуча в период первичного расселения происходит разделение на две фенотипические группировки: покатников и непокатных особей. К группировке покатников относятся рыбы, которые в тёмное время суток выходят из прибрежья в поток, расселяясь таким образом в пределах речной системы. К непокатной группировке относятся рыбы, которые в тёмное время суток остаются в прибрежье и не выходят в поток. Покатные сеголетки отличаются от непокатных длиной и массой тела, а также содержанием отдельных фракций липидов. В дневное время, когда покатная миграция не происходит, в прибрежье представители обеих группировок находятся совместно (далее совокупность покатных и непокатных рыб будем называть «прибрежными»). Тем не менее, морфоэкологические особенности и особенности питания сеголетков кижуча в связи с покатной миграций по-прежнему мало изучены.

Материал для данного исследования был собран в р. Коль (западная Камчатка) в 2008 г. Сеголетки кижуча были отловлены в начальный период первичного расселения (28.06.2008) и в период

завершения первичного расселения (16.07.2008). Отлов покатников проводили в ночное время по стандартной методике (Павлов и др., 1981) с использованием ихтиопланктонной конусной сети. Прибрежную молодь отлавливали в светлое время суток с использованием электролова и сачков.

Покатная миграция сеголетков кижуча в р. Коль начинается в третьей декаде июня и длится около трёх недель. Миграция происходит исключительно в тёмное время суток, при освещённости менее 1 Лк. В дневное время молодь держится поодиночке или небольшими группами в прибрежном мелководье, заливах, под отвесными берегами и среди затопленных древесных остатков.

На протяжении всего периода покатной миграции средняя длина тела покатников ($29,1 \pm 1.8$ мм, $n=108$) и пределы её варьирования (24,5–36 мм) оставались сходными. У прибрежной молоди разброс по длине тела возрастал в течение миграции: 28,5–37,5 мм (среднее $31,2 \pm 2.1$, $n=44$) в начале миграции и 27,0–45,5 мм (среднее $33,3 \pm 4.4$, $n=69$) в конце миграции (рис. 1).

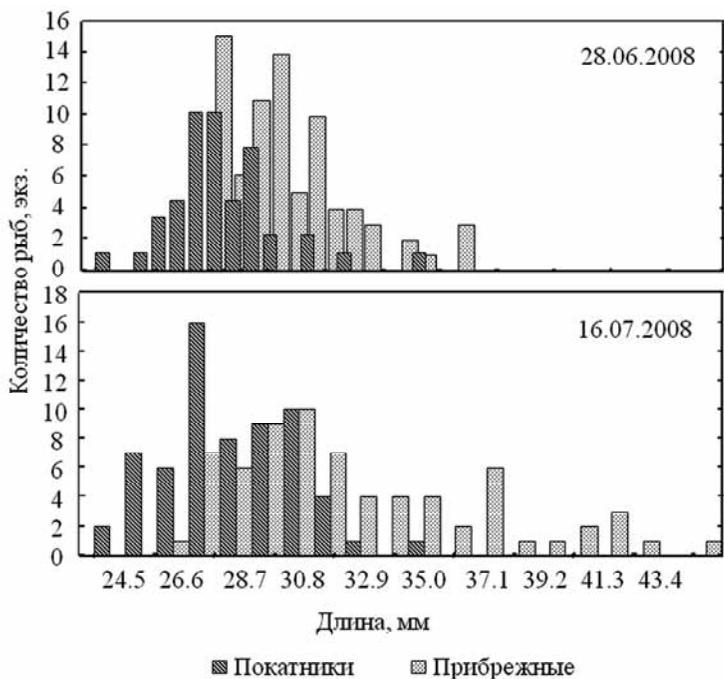


Рис. 1. Распределение по длине сеголетков кижуча, совершающих покатную миграцию, и находящихся в прибрежье (р. Коль, 2008 г.).

Среди покатников и прибрежных особей встречались рыбы с желточным мешком в разной степени резорбции. Доля таких рыб среди покатников составляла от 33% в начале периода миграции до 17% в конце миграции; среди прибрежных особей – от 53% до 17% соответственно.

К началу первичного расселения все сеголетки кижуча переходили на смешанное или экзогенное питание (рис. 2). Основным компонентом пищевого комка (по массе) у покатников и у прибрежных особей были личинки и куколки амфибиотических насекомых, главным образом хирономид (*Chironomidae*). У прибрежных особей в дневное время их доля от массы пищевого комка составляла 57,7% и 68,9% в начале и в конце периода миграции, соответственно. Интересно то, что в питании покатников преобладали экзувии личинок и куколок хирономид, тогда как прибрежные особи потребляли целые организмы. У покатников экзувии составляли 47,2 % в начале периода миграции и 31,4% в конце, целые организмы составляли 12,3% и 36,2%, соответственно. Экзувии амфибиотических насекомых у прибрежных особей составляли 16,8% и 6,3% массы пищевого комка в

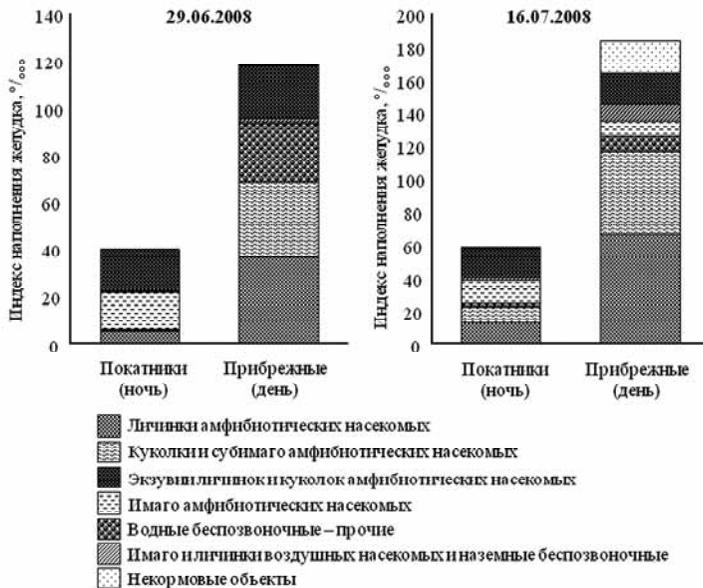


Рис. 2. Спектры питания покатных и прибрежных сеголетков кижуча в периоды начала (29.06.2008) и окончания (16.07.2008) покатной миграции в р. Коль.

начальный и конечный периоды миграции. Кроме того, в пищевом комке прибрежных особей отмечено больше донных организмов (личинок подёнок и веснянок, олигохет и др.): 23,7% в начальный и 3,3% в конечный периоды миграции против 0,9% и 2,7% у покатников. Помимо экзубиев амфибиотических насекомых, значительную долю относительно массы пищевого комка у покатников составляли имаго воздушных и амфибиотических насекомых – 39,6% в начальный и 29,2% в конечный периоды миграции. Преобладание объектов автотонного дрейфа в питании покатников, по-видимому, обусловлено особенностями поведения молоди, находящейся в так называемом «миграционном состоянии»: в сумерках она активно выходила на границу с транзитным течением и питалась в толще и на поверхности воды, пока освещённость позволяла добывать корм. Большая доля донных организмов в питании прибрежных рыб, по-видимому, связана с тем, что часть их уже заняла индивидуальные нагульные территории и питается как в толще воды, так и на дне, внутри своего участка.

Покатные сеголетки кижуча во время миграции ночью не питались: 35 % и 20 % покатников имели пустые желудки соответственно в начальный и конечный периоды миграции, у остальных остатки пищи были в пилорическом отделе желудка. У всех покатников в большом количестве пища присутствовала в кишечнике. Все прибрежные сеголетки кижуча днём питались: желудки в кардиальном и пилорическом отделах были заполнены пищей. В отличие от покатников, прибрежные особи имели значительно более высокие индексы наполнения желудка. Средний общий индекс наполнения желудков прибрежных особей составлял $118,1^{0/000}$ (максимум $589,7^{0/000}$) в начале периода миграции и $183,1^{0/000}$ (максимум $439,6^{0/000}$) в конце. Индексы наполнения желудков у покатников составляли всего $39,9^{0/000}$ (максимум $107,7^{0/000}$) в начале периода миграции и $58,4^{0/000}$ (максимум $145,9^{0/000}$) в конце.

Наличие пищи в пилорическом отделе желудка у части покатников и в кишечниках всех покатников свидетельствует о том, что они питались вплоть до вечерних сумерек. Следует отметить, что кишечники покатников были не сильно заполнены пищей (средний балл по шкале Лебедева – 3,4 и 3,1 в начальный и конечный периоды миграции). Кормовые объекты в желудках и в кишечниках изрядно разрушены, что свидетельствует о хорошем усвоении пищи (известно, что чем меньше накормленность, тем лучше усваивается пища). Это, указывает на то, что у покатников ограничен доступ к пище.

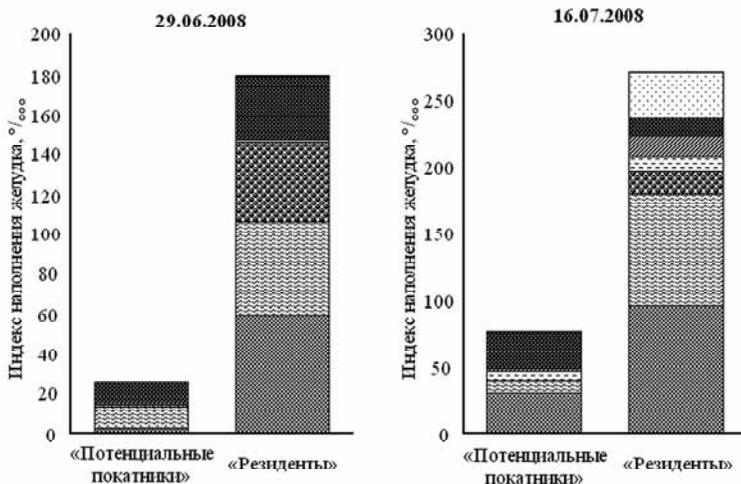


Рис. 3. Спектры питания сеголетков кижуча – «потенциальных покатников» и «резидентов» в периоды начала (29.06.2008) и окончания (16.07.2008) покатной миграции в р. Коль. Обозначения как на рис. 2.

На основе анализа размерных характеристик покатных и прибрежных сеголетков кижуча мы выделили среди прибрежных рыб группы так называемых «потенциальных покатников» и «резидентов», т.е. особей, которые с большой вероятностью ночью будут совершать покатную миграцию, и особей, которые уже заняли индивидуальную территорию и останутся ночью в прибрежье.

В питании рыб из этих групп обнаружен ряд значительных отличий. Спектры питания «потенциальных покатников» и «резидентов» незначительно расходятся (рис. 3): индексы пищевого сходства составляют 41,7% в начале миграции и 50,7% в конце миграции. Экзувии амфибиотических насекомых составляли почти треть массы пищевого комка у «потенциальных покатников»: 36,6% в начале периода миграции, 33,4% – в конце. У «резидентов» доля экзувиев в исследуемые периоды не превышала 15%. «Резиденты» потребляли больше целых организмов (личинок и куколок двукрылых, личинок подёнок и веснянок, прочих водных беспозвоночных): 82,8% и 73,9% в начальный и конечный периоды миграции. Степень наполнения кардиального и пилорического отделов желудка (в баллах) у «потенциальных покатников» ниже, чем у «резидентов» (рис. 4). Индексы наполнения желудков у «потенциальных покатников» значительно ниже, чем у «резидентов» (рис. 3) и значения их сопоставимы с таковыми у ночных покатников.

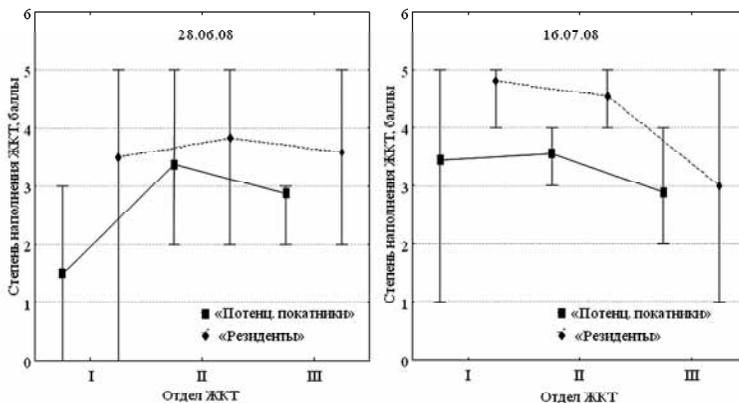


Рис. 4. Степень наполнения пищей желудочно-кишечных трактов (I – кардиальный, II – пилорический отделы желудка, III – кишечник) у «потенциальных покатынвз» и «резидентв» в дневное время в прибрежье в периоды начала (29.06.2008) и окончания (16.07.2008) миграции.

Выявленные различия в интенсивности питания и в спектрах потребляемых кормовых объектов, очевидно, являются следствием иерархических взаимоотношений среди прибрежных рыб и обусловлены доминирующим положением особей, уже занявших индивидуальную территорию – «резидентв». «Резиденть» имеют доступ к более полноценному корму – питаются целыми организмами на дне и в толще воды, благодаря чему быстро растут. «Потенциальные покатынвз» ограничены в доступе к корму, особенно, находящемуся на дне и, по-видимому, не избирательно захватывают кормовые объекты в толще и на поверхности воды.

Таким образом, фенотипические группировки покатынвх и непокатынвх сеголетков кижуча можно выявлять по ряду параметров (длина тела, интенсивность и спектр питания) даже в дневное время, когда они находятся совместно в одних и тех же прибрежных биотопах.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (08-04-00927-а) и гранта Президента РФ «Господдержка молодых российских ученых» (МК-1392.2009.4).

Литература

- Зорбиди Ж.Х., Польшцев Я.В. 2000. Биологическая и морфометрическая характеристика молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walb.) Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 5. С. 80-93.
- Кириллова Е.А. 2008. Некоторые особенности биологии молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* первого года жизни в реках Утхолок и Калкавеем (северо-западная Камчатка) // Сб. трудов четвертой конференции «Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова», Владивосток, 19-21 марта 2008. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 292-301.
- Кириллова Е.А. 2009. Покатная миграция молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* (закономерности и механизмы). Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: изд-во «11-й формат». 22 с.
- Павлов Д.С., Маслова Е.А. 2006. Покатная миграция и питание молоди кижуча *Oncorhynchus kisutch* в северной части ареала на Камчатке // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 314-326.
- Павлов Д.С., Нездолый В.К., Ходоревская Р.П. и др. 1981. Покатная миграция молоди рыб в реках Волга и Или. М.: Наука. 320 с.
- Павлов Д.С., Немова Н.Н., Нефёдова З.А., Руоколайнен Т.Р., Васильева О.Б., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. 2010. Липидный статус сеголеток микижи *Parasalmo mykiss* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* // Вопросы ихтиологии. Т. 50. № 1. С. 120-129.
- Chapman D.W. 1962. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration // J. Fish. Res. Board Can. V. 19. № 6. P. 1047-1080.
- Pavlov D.S., Kirillova E.A., Kirillov P.I. 2008. Patterns and Some Mechanisms of Downstream Migration in Juvenile Salmonids (by the example of the Utkholok and Kalkaveyem Rivers, North-Western Kamchatka) // Journal of Ichthyology. V. 46. N. 11. P. 937-980.
- Shapovalov L., Taft A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California // Calif. Dep. Of Fish and Game. Fish Bull. № 98. 375 p.

**ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
И СТЕПЕНИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СХОДСТВА АБОРИГЕННЫХ
И ИНВАЗИЙНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ ПУХЛОЩЕКОЙ ИГЛЫ-
РЫБЫ *SYNGNATHUS NIGROLINEATUS* НА ОСНОВАНИИ
ФРАГМЕНТА ЦИТОХРОМА Б МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК**

Н.А. Кирюхина

Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий

E-mail: nkiryukhina@gmail.com

Митохондриальная ДНК (мтДНК) наряду с другими генетическими маркерами в настоящее время широко используется в исследованиях эволюции, при анализе популяционной структуры вида и филогеографии. Несмотря на доступность генетических методов многие виды остаются неизученными. В связи со значительным увеличением случаев расселения видов за пределами их естественного ареала виды-вселенцы представляют особый интерес, как с практической (например, прогнозирование инвазий), так и с теоретической (изучение ранних этапов дифференцировки популяций, экологии видов-вселенцев и др.) точек зрения.

Объектом данной работы является пухлощечая игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus*, имеющая интересную историю расселения. Этот вид до недавнего времени населял прибрежные воды Черного и Каспийского морей и устья впадающих в них рек. До строительства гидроузлов на реках черноморского бассейна пухлощечая игла-рыба единично встречалась в нижней части течения Днестра и Дона. Однако, после возникновения водохранилищ в бассейнах крупных рек она образовала в них устойчивые популяции (Каховское, Днепровское, Веселовское Пролетарское, Цимлянское водохранилище) (Кудерский, 1971).

Широкое расселение иглы-рыбы наблюдается и в бассейне Волги. Эта рыба появилась в Волгоградском водохранилище вскоре после его образования (1969), в 1962 году была обнаружена в Куйбышевском водохранилище, в котором вылавливалась и в последующие годы (Кудерский, 1971; Гавлена, 1977; Завьялов Е.В. и др., 2007). Затем игла-рыба проникла еще севернее (Чебоксарское водохранилище) (Евланов И.А., 1998). Существуют различные версии относительно попадания иглы-рыбы в волжские водохранилища. Представляется маловероятным, что эта рыба, живущая в прибрежной растительности лиманов, солоноватых участков моря и приустьевых районах рек, могла преодолеть волжские перекаты и сильное течение в Жигулевском коридоре и попасть через Волго-

Донской канал в Волгу самостоятельно. Видимо, происходило саморасселение иглы-рыбы из низовьев Волги или же она была случайно занесена в волжские водохранилища при акклиматизации беспозвоночных (Гавлена, 1977; Алеев Ф.Т., Назаренко В.А., 2002).

Каспийский и черноморский подвиды (*S. nigrolineatus caspius*, *S. nigrolineatus nigrolineatus*) по морфологическим признакам различаются слабо (Берг Л.С., 1949; Васильева, 2007). Данные о генетической изменчивости этого вида в литературе отсутствуют.

В работе были использованы 47 образцов рыб из аборигенных популяций дельты Волги (станция Дельта Волги, р. Кривой Бузан, 11 экз.), Черного (Таманский залив, 14 экз.) и Каспийского (Бухта Сулак и устье Терека, Дагестан, 12 экз.) морей, а также из инвазивной популяции Волгоградского водохранилища (в районе г. Саратов, устье р. Иргиз, 10 экз.).

Для выделения ДНК брались небольшие фрагменты мышечной ткани спины экземпляров, фиксированных в 96 % этаноле. Экстракция ДНК проводилась с помощью набора реагентов Diatom Prep (Изоген, Москва, Россия) согласно протоколу производителя.

Для амплификации цитохрома б мтДНК *S. nigrolineatus* нами были разработаны оригинальные праймеры Fcyt b (5'-СТТGAAAACCACCGTTGTAAT- 3') и Rcyt b (5'-AAGAAGTATCATCTGGCTTAATATG – 3').

Секвенирование ДНК проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ДНК ABI PRISM 3730 Applied Biosystems.

Полученные последовательности были выровнены методом ClusterW с помощью программы BioEdit 7.0.9.0. (Hall T.A., 1999). Построение деревьев сходства и бутстреп-анализ проводили с помощью программы Mega 4.0 (Tamura K.et al., 2007) с использованием алгоритма ближайшего связывания (Neighbor-Joining) (Saitou N., Nei M., 1987) и матрицы генетических дистанций, вычисленной двухпараметрическим методом Кимуры (Kimura M., 1980).

Для полученных 47 нуклеотидных последовательностей фрагмента цитохрома б длиной 586 п.н. было выявлено 70 переменных сайтов, что составляет 11,9%. Всего по данному фрагменту было описано 25 гаплотипов. Данные о гаплотипической изменчивости и о нуклеотидном разнообразии сведены в таблицу 1. Наибольшее число уникальных гаплотипов и самое высокое нуклеотидное разнообразие имели выборки из Черного и Каспийского морей. Каспийская выборка не имела общих гаплотипов с осталь-

Таблица 1. Внутрипопуляционная генетическая изменчивость по фрагменту цитохрома б (580 п.н.) мтДНК *S. nigrolineatus* из разных регионов.

Регион	N/nh	Нуклеотидное разнообразие
Черное море	14/8+I(2)+II(4)	0.009±0.002
Каспийское море	12/9+III(3)	0.008±0.002
Дельта Волги	11/1+I(3)+II(7)	0.0012± 0.0009
Волгоградское вдхр.	10/4+I(1)+II(5)	0.005±0.001

N – число образцов, nh – число уникальных гаплотипов +остальные гаплотипы. В скобках указано число особей с данным гаплотипом.

ными. Для выборок из Черного моря, дельты Волги и Волгоградского водохранилища были описаны два общих гаплотипа I и II.

Нами были посчитаны генетические дистанции между группами (табл. 2), а также построена дендрограмма филогенетических отношений между гаплотипами (рис. 1). Каспийская выборка на кладограмме образует отдельный кластер с высокой степенью поддержки, а также генетические дистанции между этой группой другими на порядок превышают расстояния между последними. Три другие выборки кластеризуются вместе на дендрограмме и генетические расстояния между ними незначимы.

Таблица 2. Генетические дистанции между популяциями *S. nigrolineatus* на основе фрагмента контрольного региона (680 п.н.) мтДНК.

Регион	Черное море	Волгоградское вдхр.	Дельта Волги	Каспийское море
Черное море				
Волгоградское вдхр	0.00016±0.0001			
Дельта Волги	0.00006±0.00009	0.000085±0.00008		
Каспийское море	0.0169±0.005	0.0187±0.0054	0.0178±0.0052	



Рис. 1 Дерево филогенетических отношений между гаплотипами пухляцкой иглы-рыбы, построенное на основании участка цитохрома б (586 п.н.). В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик). На рисунке указаны регионы, в выборках из которых были обнаружены данные гаплотипы. Цифры означают номер гаплотипа, в скобках указано количество рыб данного гаплотипа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами. На дереве не указаны значения бутстреп ниже 50.

Из полученных данных следует, что изучаемая каспийская популяция представляет собой генетически обособленную группу, характеризующуюся довольно высоким генетическим разнообразием. Несмотря на то, что последний раз Каспийское и Черное моря контактировали друг с другом около 9000 лет назад (Reid, Orlova, 2002; Зенкевич, 1963), обмен генами между изучаемыми популяциями этих водоемов в недавнем прошлом видимо не происходил. Подобная дивергенция между популяциями Черного и Каспийско-

го морей на основании мтДНК показана и на других видах рыб: *Apollonia melanostoma* (Brown, Stepien, 2008), *Gymnocephalus cernuus* (Stepien et al., 1998), *Salmo trutta* (Bernatchez, 2001).

Интересно, однако, что популяция из дельты Волги оказалось генетически очень близка к популяциям Черного моря и Волгоградского водохранилища, посчитанные генетические расстояния между этими тремя группами незначительны, и есть общие гаплотипы. Обмен генами между популяцией дельты Волги и Черного моря мог происходить во время одного из последних контактов Черного и Каспийского морей, либо это результат недавней инвазии. В последнем случае низкое генетическое разнообразие этой группы как раз может быть связано с ее недавним происхождением.

Увеличение объема выборок, исследование образцов из промежуточных точек на пути расселения илгы-рыбы и использование дополнительных молекулярных маркеров позволит уточнить историю расселения этого вида.

Автор благодарен всем коллегам, оказавшим помощь в сборе материала: зав лабораторией ПИБР РАН, д.б.н. А.К. Устарбекову, зав. Сектором Саратовского отд. ФГНУ ГосНИОРХ, к.б.н.. Ю.А. Малининой, сотруднику Гос. Заповедника «Приволжская лесостепь», к.б. н. В.В. Осипову, а также научным руководителям д.б.н. М.В. Холодовой и члену-корр. РАН Ю.Ю. Дгебуадзе за советы и помощь в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» («Генофонды и генетическое разнообразие»). Лабораторная часть работы проведена в Межинститутском Центре коллективного пользования использования молекулярных методов в зоологических исследованиях ИПЭЭ РАН, а секвенирование ДНК – в Межинститутском Центре коллективного пользования «ГЕНОМ» ИМБ РАН (<http://www.genome-centre.narod.ru>), организованных при поддержке РФФИ.

Литература

- Алеев Ф.Т., Назаренко В.А. 2002. К вопросу о распространении беспозвоночных вселенцев в Средней Волге и Куйбышевском водохранилище / Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов. Вып. 3. Ульяновск. С. 195-198.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. В 3 ч. 4-е изд. Ч. 3. М. -Л.: Изд. Академии Наук СССР. С. 927-1382.

- Гавлена Ф.К.* 1977. Черноморская пухлошекая игла-рыба *Syngnathus nigrolineatus* Eichwald – новый элемент ихтиофауны волжских водохранилищ // Вопросы ихтиологии. Т. 17. Вып. 2. с. 919-920.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И.* 1998. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН. 222с.
- Завьялов Е.В., Ручин А.Б., Шляхтин Г.В. и др.* 2007. Рыбы севера Нижнего Поволжья. Кн. 1. Состав ихтиофауны, методы изучения. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 208 с.
- Зенкевич Л.С.* 1963. Биология морей. М.: Изд. Академии Наук СССР. 739 с.
- Кудерский Л.А.* 1971. Еще раз о саморасселении рыб // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Сборн.6. С. 22-24.
- Bernatchez L.* 2001. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analysis of mitochondrial DNA variation // *Evolution*. V. 55. P. 351–379.
- Brown J.E., Stepien C.A.* 2008. Ancient divisions, recent expansions: Phylogeography and population genetics of the round goby *Apollonia melanostoma* across Eurasia // *Molecular Ecology* V. 17. P. 2598-2615.
- Hall T.A.* 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41. P.95-98.
- Kimura M.* 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // *Journal of Molecular Evolution*. V. 16. P. 111-120.
- Reid D.F., Orlova M.I.* 2002. Geological and evolutionary underpinnings for success of Ponto-Caspian species invasions in Baltic Sea and North American Great Lakes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 49. P. 1280-1283.
- Saitou N., Nei M.* 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // *Molecular Biology and Evolution*. V. 4. P. 406-425.
- Stepien C.A., Dillon A.K., Chandler M.D.* 1998. Genetic identity, phylogeography, and systematics of ruffe *Gymnocephalus* in the North American Great Lakes and Eurasia // *Journal of Great Lakes Research*. V. 24. P. 361–378.
- Tamura K., Dudley J., Nei M. & Kumar S.* 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // *Molecular Biology and Evolution* V. 24. P. 1596-1599.

ВЛИЯНИЕ АНДРОСТЕНОНА НА СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС У ДОМОВОЙ МЫШИ

М.А. Ключникова, В.В. Вознесенская

Лаборатория сравнительной нейробиологии позвоночных

E-mail: klyuchnikova@gmail.com

Участие химических сигналов в регуляции различных типов социального, в том числе и агрессивного поведения, было продемонстрировано для различных видов млекопитающих (Brennan, Kendrick, 2006). Содержание и баланс стероидных гормонов в организме млекопитающих отражает социальный и репродуктивный статус особи. Выделяемые в наружную среду метаболиты стероидных гормонов, в свою очередь, рассматривают в качестве кандидатов на роль химических сигналов (Zahavi, 1975; Ingersoll, Launay, 1986; Nodari, et al., 2008; Вознесенская, Ключникова, 2009). В качестве модельного одоранта в наших исследованиях был использован стероид гонадного происхождения андростенон (5 β -андрост-16-ен-3-он), хорошо известный как половой феромон хряка (Reed, et al., 1974). Андростенону и близкому ему по структуре стероиду андростадиенону ряд исследователей отводит роль модуляторного феромона человека (Cowley, et al., 1977; Filsinger, et al., 1984; Pause, 2004). Андростенон был идентифицирован в выделениях хряка и человека. В качестве химического сигнала у домового мыши андростенон изучен мало. Ранее нами было показано, что в рецепции андростенона у домового мыши принимает участие специализированная на детекции феромонов дополнительная обонятельная система (Вознесенская, Ключникова, 2009). Моча домового мыши является источником химических сигналов, оказывающих влияние на агрессивное поведение, причем феромональный сигнал имеет андроген-зависимый характер (Mugford, Nowell, 1970; Novotny, et al., 1985; Новиков С.Н., 1988; Chamero, et al., 2007). В работе Ингерсолла и Лаунау (Ingersoll, Launay, 1986) было описано увеличение агрессивности самцов мышей линии SJL по отношению к кастрированным самцам, на аногенитальную область которых был нанесен андростенон в контексте запаха мочи кастрированного самца. В задачи нашей работы входило исследование на уровне поведенческого и гормонального ответа информационной значимости андростенона (АНД) как химического сигнала у домового мыши.

В экспериментах использовали мышей инбредных линий CBA/Lac и BALB/c, мышей аутбредной лабораторной популяции ИПЭЭ РАН. Были использованы следующие методы. Уровень межсамцовой агрессии у самцов аутбредной лабораторной популяции оценивали при помощи стандартного теста ссаживания с кастрированным самцом-интродером линии BALB/c. Резидентов тестировали дважды. В первой попытке на аногенитальную область интродеров наносили 5 мкл 0,1% АНД в минеральном масле (Sigma, США), 10 мкл мочи кастрированного самца BALB/c, а во второй – вместо АНД наносили 5 мкл минерального масла. В течение 15 мин регистрировали латентный период первой атаки, количество, продолжительность и интенсивность атак, время обнюхивания интродера. Для исследования влияния андростенона на другие поведенческие показатели использовали стандартный тест «открытое поле» в модификации «норковая камера» и тест на предпочтение запаха эстральной самки. В последнем тесте в клетку самца помещали на 10 мин два образца: один с 20 мкл мочи эстральных самок, а другой с 20 мкл мочи самцов BALB/c, регистрировали время исследования каждого образца. Определение содержания гормонов в плазме крови проводили методом твердофазного иммуноферментного анализа (ELISA). После 30 мин предъявления образцов запахов, кровь животных на протяжении 1–2 мин отбирали в пробирки, покрытые гепарином и солями лития (Sarstedt). Плазму крови отделяли центриф

Результаты теста на межсамцовую агрессию самцов аутбредной лабораторной популяции ($n=24$) представлены в таблице 1.

Мы наблюдали достоверные отличия от «контроля» только по времени обнюхивания резидентом кастрированного самца-интродера с нанесенным образцом андростенона (увеличение на 22%, $p<0,05$). Отметим также тенденцию ($p=0,07$) к увеличению латентного периода первой атаки (на 31%) в попытке «опыт». Во время контрольной попытки интродеров атаковало 29% самцов, тогда как в попытке «опыт» (с нанесением андростенона) – 54% (различия недостоверны согласно критерию МакНемара, $p=0,24$).

Влияние андростенона на уровень основных стероидных гормонов плазмы крови исследовали на высокочувствительных к АНД самцах линии CBA/Lac (Voznessenskaya et al, 1995). Время экспозиций к запахам – 30 минут было выбрано в соответствии с классической реакцией подъема уровня тестостерона у самцов домовых мыши в ответ на предъявление запаха эстральной самки (Maruniak, Bronson, 1976). Мы провели две серии независимых опытов.

Таблица 1

Параметры агрессивного поведения самцов-резидентов	Контроль (минер. масло)	Опыт (андростенон)	p-уровень (тест Вилкоксона)
Латентный период 1-й атаки, с (ср.+/-ст.ош.ср.)	363,9+/-80,4	526,3+/-85,6	P=0,07
Суммарное время агрессивного поведения, с (ср.+/-ст.ош.ср.)	6,2+/-2,1	7,8+/-2,6	P=1
Оценка агрессивности, баллы (ср.)	1,2	1	P=0,31
Суммарное время обнюхивания интродера, с (ср.+/-ст.ош.ср.)	128,0+/-13,8	163,4+/-20,0	P=0,04

Серия 1. Образец запаха, помимо АНД (5 мкл, 0,1%), содержал мочу кастрированного самца (10 мкл). Одной контрольной группе (n=8) предъявляли образец запаха, содержащий вместо АНД растворитель – минеральное масло, а другой (n=8) – мочу эстральных самок (20 мкл). Результаты представлены на рис. 1. Однофакторный дисперсионный анализ показал достоверные различия между группами (ANOVA F(2,20)=5,71, p=0,01). Экспозиция к образцу, содержащему 5 мкл 0,1% АНД в течение 30 минут вызывала достоверное (p<0,05, тест Тьюки) снижение концентрации тестостерона в плазме крови у группы самцов СВА (n=7) по сравнению с обеими контрольными группами. Отсутствие подъема уровня тестостерона под влиянием мочи эстральной самки возможно связано с сезонными эффектами. Эту серию экспериментов проводили в осенне-зимний период, а в весенний период концентрация тестостерона у самцов СВА/Лас (n=8) составляла 5+/-3,2 нг/мл. В тех же пробах плазмы крови было определено содержание кортикостерона. Концентрация этого гормона между всеми тремя группами достоверно не различалась. Группа АНД (n=6,5 мкл 0,1% АНД + 10 мкл мочи кастрированных самцов BALB/c) – 75,5+/-18,7 нг/мл, группа «контроль» (n=6,5 мкл минерального масла + 10 мкл мочи кастрированных самцов BALB/c) – 78,3+/-13,9 нг/мл, группа «контроль» 2 (n=6,20 мкл мочи эстральных самок BALB/c).

Серия 2. В другой серии было отмечено достоверное снижение содержания тестостерона (p<0,001, тест Манна-Уитни) в плазме крови («опыт 2») в ответ на предъявление образца запаха эстральной самки (50 мкл мочи) в контексте запаха андростенона (5 мкл АНД + 25 мкл мочи кастр. самцов) по сравнению с «контролем 2»

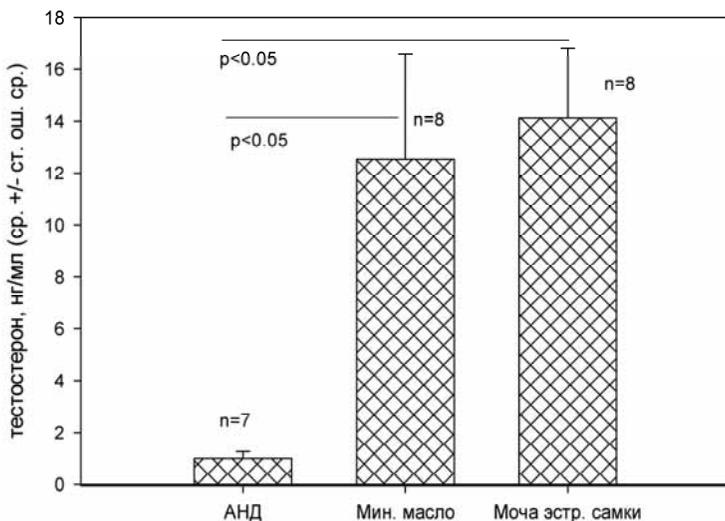


Рис.1. Влияние предъявления АНД (30 мин) на содержание тестостерона в плазме крови самцов СВА.

(5 мкл минерального масла и 50 мкл мочи эстральных самок). Концентрация тестостерона в плазме крови в группе «опыт 2» (n=8) составляла $2,64 \pm 0,56$, а в группе «контроль 2» (n=8) $15,3 \pm 0,78$ нг/мл. В этом опыте андростенон, как конкурентный сигнал, препятствовал повышению уровня тестостерона в плазме крови самцов в ответ на хемосигналы эстральной самки. Таким образом, андростенон способствовал снижению уровня тестостерона в двух независимых экспериментах.

Мы также исследовали влияние 2-х недельных экспозиций к 0,025% АНД (30 мкл, 16 ч в сутки) или минеральному маслу (контроль) на ориентировочно-исследовательскую активность в тесте «открытое поле» и предпочтение эстральной самки у мышей СВА/Лас. Тесты проводили после окончания экспозиции (см. таблицу 2). Ни для одного из показателей теста «открытое поле» не было выявлено достоверных различий между группами. В тесте на предпочтение самцы СВА/Лас обеих экспериментальных групп предпочитали запах эстральной самки и имели близкие показатели как по времени исследования образца запаха эстральной самки, так и по времени исследования образца запаха самца.

Заключение. Мы исследовали возможные эффекты андростенона на поведение и уровень гормонов у домашней мыши. Совокупность тенденций, которые были отмечены в тесте на межсамцовую

Таблица 2. Влияние 2-недельных экспозиций АНД на поведение

Параметр (ср.+/ст.ошибка ср.)	«Контроль» N=10	«Опыт» N=10	T-тест, p-уровень
Тест «открытое поле»			
Число обследованных норок	14,7+/1,3	14,4+/1,4	0,88 н.д.
Время обнюхивания норок, с	9,1+/-0,9	10,3+/-1,1	0,42 н.д.
Число стоек	5,4+/-1,1	6,2+/-1,3	0,64 н.д.
Число дефекаций (по количеству болюсов)	4,6+/-0,6	5,9+/-0,3	0,09 н.д.
Кол-во грумингов	2,3+/-0,5	2,2+/-0,3	0,58 н.д.
Время груминга	6,2+/-1,2	5,1+/-1,2	0,33 н.д.
Тест на предпочтение запаха эстральной самки			
Параметр (ср.+/ст.ошибка ср.)	«Контроль» N=10	«Опыт» N=10	Тест Манна-Уитни, p-уровень
Время обнюхивания мочи эстральной самки (смесь от самок VALB/c), с	130,7+/-10,2	129,1+/-21,9	0,95 н.д.
Время обнюхивания мочи самца (смесь от самцов VALB/c), с	80,3+/-12,0	76,6+/-5,4	0,78 н.д.

агрессию (снижение доли агрессивных животных, увеличение латентного периода первой атаки), скорее свидетельствует о снижении уровня агрессивности по отношению к кастрированным самцам с нанесенным на аногенитальную область раствором андростенона (0,1%). Наши данные находятся в хорошем соответствии с остальными результатами исследований влияния андростенона на уровень основных стероидных гормонов в плазме крови. Получасовая экспозиция к 0,1% АНД вызывала достоверное ($p < 0,05$) падение тестостерона в плазме крови у самцов мышей линии СВА/Лас. Тестостерону отводится ведущая роль в регуляции агрессивного поведения у домового мыши (Roubertoux, 2005). Таким образом, быстрая реакция – падение тестостерона в ответ на предъявление андростенона может послужить объяснением наблюдаемой тенденции к снижению агрессивного поведения. Уровень кортикостерона – основного биохимического показателя стрессированности животных, измеренный в тех же пробах, оставался неизменен. Отсутствие стрессирования андростеноном подтверждают и данные поведенческих экспериментов, проведенных после длительной, двухнедельной экспозиции к этому одоранту высокочувствительных мышей СВА. Андростенон не оказал достоверного влияния на ориентировочно-исследовательскую активность животных

в условиях открытого поля и исследование образцов мочи эстральных самок и самцов в тесте на предпочтение. Совокупность полученных данных: достоверный гормональный ответ на экспозицию андростенона, тенденция к снижению агрессивного поведения под влиянием андростенона, а также вовлечение вомероназального органа в детекцию этого одоранта, свидетельствует о возможной хемосигнальной роли андростенона в регуляции социального поведения у домового мыши.

Литература

- Вознесенская В.В., Ключникова М.А.* 2009. Специфическая аносмия к феромону млекопитающих андростенону и агрессивность у инбредных линий мышей // Сенсорные системы. 2009. Т. 23. № 1. С. 67-71.
- Новиков С.Н.* 1988. Феромоны и размножение млекопитающих. Л: Наука.
- Brennan P.A., Kendrick K.M.* 2006. Mammalian social odours: attraction and individual recognition // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* V. 361. № 1476. P. 2061-78.
- Chamero P., Marton T.F., Logan D.W., Flanagan K., Cruz J.R., Saghatelian A., Cravatt B.F., Stowers L.* 2007. Identification of protein pheromones that promote aggressive behaviour // *Nature.* V. 450. № 7171. P. 899-902.
- Cowley J.J., Johnson A.L., Brooksbank B.W.* 1977. The effect of two odorous compounds on performance in an assessment-of-people test // *Psychoneuroendocrinology.* V. 2. № 2. P. 159-72.
- Filsinger E.E., Braun J.J., Monte W.C. and Linder D.E.* 1984. Human (*Homo sapiens*) responses to the pig (*Sus scrofa*) sex pheromone 5 alpha-androst-16-en-3-one // *J Comp Psychol.* V. 98. № 2. P. 219-22.
- Ingersoll D.W., Launay J.* 1986. Murine aggression induced by a boar chemosignal: a stimulus presentation dependency // *Physiol Behav.* V. 36. № 2. P. 263-9.
- Maruniak J.A., Bronson F.H.* 1976. Gonadotropic responses of male mice to female urine // *Endocrinology.* V. 99. № 4. P. 963-9.
- Mugford R.A., Nowell N.W.* 1970. Pheromones and their effect on aggression in mice // *Nature.* V. 226. № 5249. P. 967-8.
- Nodari F., Hsu F.F., Fu X., Holekamp T.F., Kao L.F., Turk J., Holy T.E.* 2008. Sulfated steroids as natural ligands of mouse pheromone-sensing neurons // *J Neurosci.* V. 28. № 25. P. 6407-18.
- Novotny M., Harvey S., Jemiolo B., Alberts J.* 1985. Synthetic pheromones that promote inter-male aggression in mice // *Proc Natl Acad Sci U S A.* V. 82. № 7. P. 2059-61.
- Pause B.M.* 2004. Are androgen steroids acting as pheromones in humans? // *Physiol Behav.* V. 83. № 1. P. 21-9.
- Reed H.C., Melrose D.R., Patterson R.L.* 1974. Androgen steroids as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination // *Br Vet J.* V. 130. № 1. P. 61-7.

- Roubertoux P.L., Guillot P.V., Mortaud S., Pratte M., Jamon M., Cohen-Salmon C., Tordjman S.* 2005. Attack behaviors in mice: from factorial structure to quantitative trait loci mapping // *Eur J Pharmacol.* V. 526. № 1-3. P. 172-85.
- Voznessenskaya V., Parfyonova V., Wyszocki C.* 1995. Induced Olfactory Sensitivity in Rodents: A General Phenomenon // *Advances in Biosciences.* V. 93. P. 399-406.
- Zahavi A.* 1975. Mate selection-a selection for a handicap // *J Theor Biol.* V. 53. № 1. P. 205-14.

РЕДКАЯ ОДОНТОЛОГИЧЕСКАЯ АНОМАЛИЯ У АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ *NEOVISON VISON*

М.П. Кораблев¹, П.Н. Кораблев², В.В. Рожнов¹

¹Лаборатория поведения и поведенческой экологии наземных
млекопитающих

²Центрально-Лесной государственный природный биосферный
заповедник

E-mail: mir-kor@yandex.ru, cranlab@mail.ru

Зубная формула и особенности строения зубов являются важными признаками в систематике млекопитающих. Диагностическая ценность одонтологических признаков в таксономии определяется селективной нейтральностью фенотипических признаков и консервативностью морфологических структур. Это объясняется высоким удельным весом генетических факторов при формировании признаков зубов (Зубов, Халдеева, 1989). Отклонения в строении зубов заслуживают пристального внимания и дают повод для генетической и филогенетической интерпретации обнаруженных отклонений.

При изучении черепов американской норки *Neovison vison* (512 экземпляров) из коллекционного фонда Центрально-Лесного заповедника, собранных преимущественно в Тверской области, обнаружены два черепа с идентичными зубными аномалиями (рис. 1). Животные (оба самцы) были добыты в разных районах: один (инв. № 3.210.1) в Удомельском районе в 2002 г., второй (инв. № 3.341.1) в Оленинском районе в 2005 г. Расстояние между местами добычи около 200 км.

При нормальной зубной формуле последние нижние моляры у рассматриваемых экземпляров замещены на зубы сложного строения, имеющие по два корня, хорошо развитые параконид, протоконид, гипоконид и менее выраженный метаконид. Мезиальный корень аномальных зубов располагается вплотную к заднему корню M_1 , а альвеола дистального корня расположена на челюстной восходящей ветви, так что сам зуб выдается под углом 45° относительно коренной части нижней челюсти (при латеральном рассмотрении). Своей передней половиной M_2 заходят за заднюю часть M_1 с лингвальной стороны. Своими размерами они приближаются к M_1 .

Ранее сообщалось о нахождении аналогичной аномалии у норки из графства Нокс штата Теннесси, США (Parmalee, Vogan, 1977). Отличие этой аномалии от описываемой нами заключается в том, что у норки из штата Теннесси M_2 заходил передней частью на зад-



Рис. 1. Нижние челюсти американских норок с обнаруженной аномалией.

нюю половину M_1 с вентральной стороны. Ссылаясь на другого исследователя (Mazak, 1974), авторы сообщают об обнаружении сходной аномалии у ласки *Mustela nivalis* в Норвегии.

Четкая локализация, схожесть строения и симметричное проявление аномалии указывают на то, что это не случайная мутация, а генетически и, возможно, филогенетически обусловленные примитивные признаки зубной системы, присущие предкам современных куньих. Мазак так же рассматривает два корня и три полностью развитых бугорка как примитивные признаки (Mazak, 1974 по Parmalee, Bogan, 1977). В норме последние моляры у американской норки сильно редуцированы, имеют по одному корню и простое строение коронки. Нередки случаи олигодонтии – врожденного отсутствия первых премоляров и последних моляров. У американской норки и черного хоря *Mustela putorius* (осмотрено 365 черепов) частота олигодонтии составила 2,2% и 2,1% соответственно, т.е. оказалась близкой.

У другого экологически и морфологически близкого им вида европейской норки *Mustela lutreola* (осмотрено 110 черепов) частота олигодонтии составила 11,1%. Повышенный уровень врожденного отсутствия зубов у европейской норки, вероятно, объясняется тем, что материал собирался в период, когда численность локальной популяции быстро сокращалась и вероятность инбридинга сильно возросла (Korablev et al., 2003). Косвенным подтверждением этого является и тот факт, что ранее (в 1983–1992 гг.) олигодонтия была отмечена на 6,5% черепов, а позже (в 1994–2007 гг.)

уже на 23,1% черепов. По-видимому, при высокой численности у трех видов куньих олигодонтия проявляется с одинаковой частотой. Для зубной системы хищных млекопитающих характерна направленность ее эволюционного развития на большую специализацию зубов и уменьшение их числа, что проявляется в редукции первых премоляров и последних коренных. Если олигодонтия есть логическое завершение таких преобразований, то увеличение размеров и усложнение строения M_2 является алогичным и может быть обусловлено серьезными эндогенными факторами.

Изучение черепов других видов хищных млекопитающих (лесной куницы *Martes martes*, $n = 441$; волка *Canis lupus*, $n = 280$; лисицы *Vulpes vulpes*, $n = 305$; енотовидной собаки *Nictereutes procyonoides*, $n = 423$) не выявило аномалии, подобной той, что описана для американской норки. Селекция по поведению и дестабилизирующий отбор, связанный с ней, могут приводить к активации «дремлющих» генов и инактивации генов, до этих пор активно функционирующих (Беляев, 1981). По-видимому, именно этим объясняется причина появления обнаруженной нами аномалии только у американской норки, которая на протяжении многих десятков лет подвергается искусственному разведению и селекции по величине, плодовитости и поведению. Известно, что зоны гибридизации являются основными аренами проявления мутаций. Возможность контакта вольно живущих и беглых клеточных норок вполне вероятна. На различном удалении (50–100 км) от мест добычи норок с аномалиями расположены звероводческие хозяйства. Кроме того, все разводимые и выпущенные в природу на территории России американские норки берут начало от разводимых в Германии клеточных животных (Павлов и др., 1973).

Одним из ярких проявлений результатов искусственной селекции норок является значительное увеличение их размеров. Вес клеточных животных более чем в два раза превышает таковой норок, живущих в природе, а максимальные промеры черепа (кондилобазальная длина и скуловая ширина) увеличились на 10–15%. Значительные изменения фенотипа клеточных норок происходят в рамках нормы реакции генотипа, и появление подобных аномалий может указывать на то, что генотипические возможности вида близки к исчерпыванию своего селекционного потенциала.

Литература

- Беляев Д.К. 1981. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, С. 53–66.
- Зубов А.А., Халдеева Н.И. 1989. Одонтология в современной антропологии. М.: Наука. 231 С.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Тимофеев В.В., Сафонов В.Г. 1973. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Ч. I. Киров. Волго-Вятское книжное издательство. 536 с.
- Korablev P., Korablev N., Korableva V. 2003. Comparative analysis of odontologic anomalies in populations of three kinds of martens (*M. lutreola*, *M. vizon*, *M. putorius*). // International Conference on the Conservation of the European Mink. Logrono (La Rioja, Spain).
- Parmalee I. W., Bogan A. E. 1977. An unusual dental anomaly in a mink // J. of Tennessee Academy of Science. V. 52. N. 3. P. 115-116.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ И КОРТИЗОЛА У ХОМЯЧКОВ РОДА *PHODOPUS* В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ РАЗМНОЖЕНИЯ ВИДОВ

М.В. Кропоткина

Лаборатория сравнительной этологии и биокommunikации

E-mail: marriyashka@yandex.ru

Три вида хомячков рода *Phodopus* – хомячок Роборовского (*Ph. roborovskii*), джунгарский (*Ph. sungorus*) и Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) являются удобными объектами лабораторных исследований. Филогенетический анализ представителей п/сем Cricetinae показал, что хомячок Кэмпбелла и джунгарский очень близки между собой (являются сестринскими видами) тогда как средняя величина отличий хомячка Роборовского от двух других видов рода велика и свидетельствует скорее о межродовом уровне этих различий (Neumann et al., 2006). На основании этих результатов, а также на основе кариотипических данных Neumann с соавторами (2006) предлагают выделить хомячка Роборовского в отдельный род, а хомячков Кэмпбелла и джунгарского поместить в рода Cricetiscus.

Исследования сезонных изменений гормонального фона в совокупности с особенностями размножения могут привести дополнительные аргументы в пользу разделения вышеуказанных видов на два разных рода.

Целью настоящей работы явился анализ сезонных изменений уровня половых гормонов (тестостерона, прогестерона, эстрадиола) и глюкокортикоида – кортизола у самок (более консервативного пола) трех видов мохноногих хомячков и сопоставление полученных данных с характером размножения этих видов.

Работа проводилась в Учреждении Российской академии наук Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова в 2007–2009 гг. Сезонные изменения гормонального фона животных исследовали при содержании их поодиночке. Все животные находились в условиях естественного светового и температурного режимов.

Забор крови у самок осуществлялся один раз в месяц в одно и то же время суток (с 9 до 11 утра), во избежание влияния суточных ритмов секреции гормонов на полученные результаты. Плазму крови отделяли центрифугированием при 6000 об/мин и хранили при температуре -18°C до проведения измерений. Определение концентрации гормонов проводили методом гетерогенного иммунофермен-

тного анализа с помощью планшетного спектрофотометра Multiscan EX (ThermoElectron Corporation). Для определения уровня тестостерона, прогестерона и кортизола использовали коммерческие наборы реактивов компании «Иммунотех» (Москва, Россия). Для определения уровня эстрадиола использовали наборы Хема-Мед (Москва, Россия).

Для проведения статистического анализа использовали программу Statistica 6.0. При сравнении концентрации гормонов у животных использовали критерий Вилкоксона (Wilcoxon matched pair test).

Анализ полученных результатов показал, что уровень тестостерона у самок значительно меняется в течение года, причем у всех трех видов изменения происходят сходным образом: в течение года отмечается два периода подъема – перед началом сезона размножения и в его разгар. У самок хомячка Роборовского (рис. 1А) максимальный уровень тестостерона был отмечен в феврале, затем в марте он достоверно ($p < 0,05$) снижался, второй период достоверного ($p < 0,05$) повышения уровня тестостерона зафиксирован в июне-августе, затем к сентябрю, происходило достоверное ($p < 0,05$) снижение уровня этого гормона. У самок хомячка Кэмпбелла (рис. 1Б)

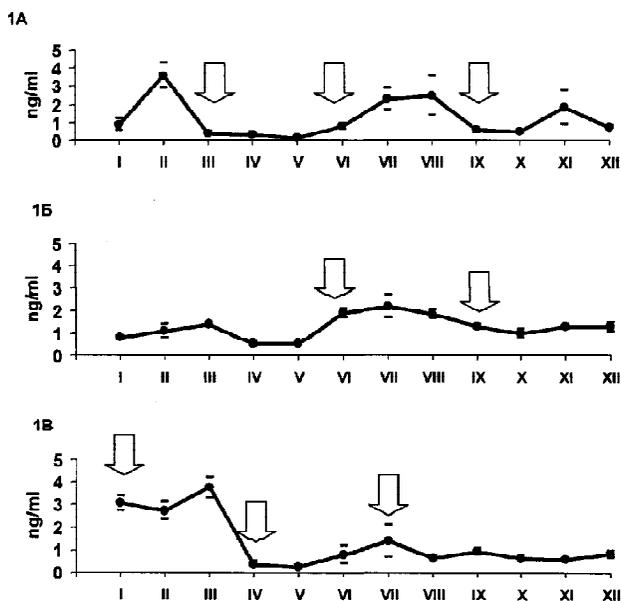


Рис. 1 Характер изменения базового уровня тестостерона (нг/мл) у самок хомячка Роборовского (А), Кэмпбелла (Б) и джунгарского (В) в разные сезоны года. N=2-4

незначительный подъем уровня тестостерона зафиксирован в марте, в июне уровень тестостерона был достоверно выше майского ($p < 0,05$). В сентябре наблюдалось резкое ($p < 0,05$) падение уровня тестостерона. У самок джунгарского хомячка (рис. 1В) уровень тестостерона достоверно ($p < 0,05$) возрастал в январе, резкое и достоверное ($p < 0,05$) падение концентрации было отмечено в апреле и мае, второй период достоверного подъема уровня тестостерона зафиксирован в летние месяцы (июнь-июль) ($p < 0,05$), а затем (в августе) наблюдалось достоверное снижение уровня этого гормона.

Колебания концентрации прогестерона у трех видов также имеют сходные тенденции: отмечено повышение уровня этого гормона весной, перед началом сезона размножения и понижение осенью. Минимальные значения уровня прогестерона у самок хомячка Роборовского (рис. 2А) наблюдались с сентября по декабрь, т.е. в период относительного репродуктивного покоя, максимальные – в период с марта по июнь, причем в марте концентрация этого гормона достоверно выше, чем в октябре ($p < 0,05$). У самок хомячка Кэмпбелла (рис. 2Б) концентрация прогестерона также начала рас-

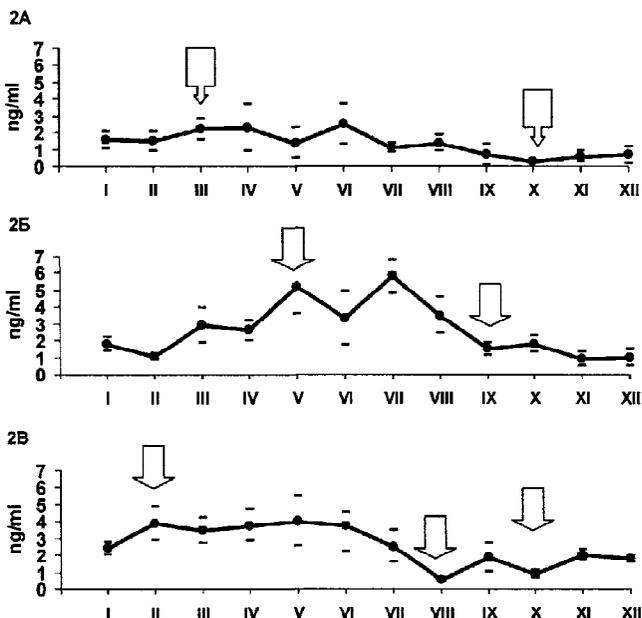


Рис. 2 Характер изменения базового уровня прогестерона (нг/мл) у самок хомячка Роборовского (А), Кемпбелла (Б) и джунгарского (В) в разные сезоны года. N=24

ти в марте, достоверно повысилась к маю ($p < 0,05$) и оставалась высокой до августа, достоверное ($p < 0,05$) снижение концентрации прогестерона произошло в сентябре, минимальные значения также отмечаются с сентября по декабрь. У самок джунгарского хомячка (рис. 2В) уровень гормона достоверно ($p < 0,05$) повысился уже в феврале и оставался стабильно высоким в весенне-летний период, включая июль, а затем в августе резко снижался ($p < 0,05$).

Колебания эстрадиола сходны с колебаниями прогестерона, необходимо отметить, однако, что концентрация эстрадиола в целом крайне низкие. У самок хомячка Роборовского концентрация эстрадиола достоверно ($p < 0,05$) повышалась уже в декабре, незначительное снижение отмечалось в феврале-марте, а затем его уровень вновь начинал расти, достигая пика в июле, но в августе вновь резко падал. У самок хомячка Кэмпбелла минимальные значения уровня эстрадиола зафиксированы в феврале – марте, затем начинался подъем, который достигал пика к маю; высокий уровень гормона с небольшими колебаниями сохранялся вплоть до октября, что возможно связано с теплой осенью 2009 года. У самок джунгарского хомячка отмечались значительные колебания уровня эстрадиола в течение года. Минимальные значения фиксировались апреле, августе и октябре, однако в период с января по март и с мая по июль его уровень довольно высок (в марте и июне отличия достоверны по сравнению с октябрём ($p < 0,05$), в зимние месяцы (октябрь-декабрь) концентрация эстрадиола находилась на минимальном уровне, однако уже в январе происходило достоверное ($p < 0,05$) ее повышение.

Наиболее выраженные изменения в гормональных профилях трех видов самок мохноногих хомячков прослеживаются в сезонных изменениях кортизола. В качестве показателя мобилизационных возможностей организма обычно используют показатель адренокортикальной реакции. Фоновая концентрация глюкокортикоидов отражает суммарный эффект предшествующих стрессов и может рассматриваться как индикатор «благополучия» животного (Новиков, 2007, 2008).

У самок хомячка Роборовского (рис. 3А) минимальный уровень кортизола был отмечен в апреле, его значение достоверно ($p < 0,05$) ниже мартовского, резкий и достоверный ($p < 0,05$) скачок зафиксирован в июне, а уже в июле произошло такое же резкое и достоверное ($p < 0,05$) падение концентрации кортизола, а осенью, напротив, увеличения уровня кортизола отмечено не было. У самок хомячка Кэмпбелла (рис. 3Б) уровень гормона достоверно не изменялся в

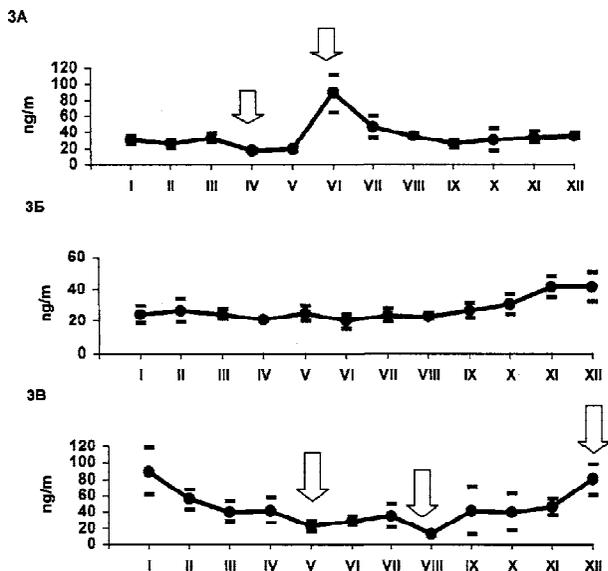


Рис. 3 Характер изменения базового уровня кортизола (нг/мл) у самок хомячка Роборовского (А), Кемпбелла (Б) и джунгарского (В) в разные сезоны года. N=24

течение года, однако в ноябре-декабре отмечался подъем уровня кортизола почти в 2 раза по сравнению с весенне-летними месяцами. У самок джунгарского хомячка (рис. 3B) зафиксировано снижение уровня кортизола в весенне-летний период (с мая по август), причем минимальные значения отмечались в мае и августе (достоверно ($p < 0,05$) ниже, чем в апреле и июле соответственно) и достоверный ($p < 0,05$) подъем в зимний период (декабрь-январь).

Можно сделать вывод, о том, что различия по уровню стероидных гормонов и их сезонной флуктуации между тремя видами самок мохноногих хомячков незначительны и отражают особенности активации половой системы (что четко связано с длительным периодом размножения у исследуемых видов).

В целом невысокие базовые значения уровня кортизола свидетельствуют о «благополучном» состоянии организма тестируемых самок в разные сезоны года. Однако, более низкие значения уровня этого гормона у самок хомячка Кэмпбелла и джунгарского в период активного размножения свидетельствуют об отрицательной связи аденокортикальной и репродуктивной активности, что может быть адаптивно, так как дает возможность максимизировать реп-

репродуктивный успех, исключив отрицательное влияние глюкокортикоидов на репродуктивные функции (Роговин, Мошкин, 2007).

У самок хомячка Роборовского, наоборот, наиболее высокие скачки значений уровня кортизола отмечаются в период активного размножения, что свидетельствует о положительной связи адренокортикальной и репродуктивной активности, что может быть менее адаптивно, отрицательно влияя на репродуктивный успех.

Итак, можно отметить, что у самок трех видов мохноногих хомячков отмечаются различия в сезонных флуктуациях кортизола, которые отличают хомячка Роборовского, как более легко стрессируемый вид.

Литература

- Роговин К.А., Мошкин М.П. 2007. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрих к давно написанной картине) // Журн. Общей биологии. Т. 68. № 4. С. 244-267.
- Новиков Е.А. 2007. Экономия ресурсов как основа адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*: Rodentia) к подземному образу жизни // Журн. Общая биология. Т. 67. № 4. С. 268-277.
- Новиков Е.А. 2008. Физиологическая цена адаптаций к подземному образу жизни: обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*, Pall.) в сравнении с наземными грызунами. Автореф. дис. докт. биол. наук. Новосибирск. 36 с.
- Neumann K., Michaux J., Lebedev V., Yigit N., Colak E., Ivanova N., Poltoraus A., Surov A., Markov G., Maak S., Naumann S., Gattermann R. 2006. Molecular phylogeny of the Cricetinae subfamily based on the mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes and the nuclear vWF gene // J. Mol. Phylog. Evol. V. 39. № 1. P. 135-148.

**ВЛИЯНИЕ ПРОМЫСЛА НА ПОПУЛЯЦИЮ КАЛАНОВ
(*ENHYDRA LUTRIS*) 6000 ЛЕТ НАЗАД В ЛАГУНЕ КЛЭМ
(О. АДАК, АЛЕУТСКИЕ ОСТРОВА) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ
АНАЛИЗА СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ**

О.А. Крылович

Лаборатория биогеоценологии и
исторической экологии им. В.Н. Сукачева
E-mail: constrictor@rambler.ru

Изучение остатков беспозвоночных из археологических памятников острова Адак (Алеутские о-ва) показало, что одним из факторов, влияющих на население беспозвоночных литоральной зоны являются биоценогические связи (Антипушина, 2009). В частности это было показано на примере динамики населения беспозвоночных лагуны Клэм во время относительно непродолжительного существования (около 200 лет) на её берегу древнего алеутского поселения (археологический памятник АДК-171). За это время численность одного вида двусторчатых моллюсков (сердцевидки, *Clinocardium nuttali*) и одного вида морских ежей (*Strongylocentrotus polyacanthus*) значительно выросла. Эти виды морских беспозвоночных являлись объектом активного промысла древних жителей лагуны и их остатки были обнаружены в культурном слое поселения. Но в начале существования поселения древние жители собирали сердцевидок и ежей в небольшом количестве, а после некоторого времени существования поселения эти два вида стали преобладающими в спектре остатков беспозвоночных памятника (Антипушина, 2009). Сердцевидки и морские ежи также являются излюбленными объектами добычи каланов. На основании этого было выдвинуто предположение о том, что промысел каланов древними жителями снизил хищнический пресс со стороны каланов на популяции морских ежей и сердцевидок. Это в свою очередь могло способствовать увеличению численности этих беспозвоночных и увеличению их доли в сборах древних жителей лагуны. Кости каланов присутствуют в материале из археологического памятника, но их доля в разных слоях памятника не меняется, в связи с чем по составу остеологического спектра становится невозможным определить влияние промысла на местную популяцию каланов. Анализ стабильных изотопов азота и углерода дал возможность узнать больше о состоянии популяции этого вида в лагуне Клэм во время существования древнеалеутского поселения.

Известно, что соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ в тканях животного отражают изотопный состав его диеты (DeNiro, Epstein, 1978,

1981). При этом известно, что соотношение $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ связано с трофическим уровнем животного. Соотношение $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ служит индикатором источника углерода в пищевой цепи и может быть использовано для выявления мест обитания или питания животного (например, лагуна или открытый океанический берег) (Hobson *et al.*, 1997; Burton, Koch, 1999).

Цель нашей работы состояла в том, чтобы с помощью анализа стабильных изотопов углерода и азота в коллагене костей каланов из археологического памятника АДК-171 проверить предположение об изменениях в состоянии популяции каланов в лагуне Клэм. Соответственно задачей нашей работы стал сам анализ стабильных изотопов коллагена костей каланов из двух археологических памятников острова Адак. Материал из второго памятника (АДК-009) был взят для сравнительного анализа изотопных сигналов костей каланов из разных мест обитания.

Стоянка АДК-171 расположена на обрывистом берегу лагуны Клэм (Luttrell, Corbett, 2000). Мощность культурного слоя составила от 0,45 м до 0,3 м. Радиоуглеродные датировки показали, что слой сформировался 6500-6100 радиоуглеродных лет назад (Savinetsky *et al.*, 2004). На данный момент это самый древний памятник с костным материалом, найденный на Алеутской гряде. Отложение состоит из двух хорошо стратифицированных ракушечных слоёв, разделённых пепловой прослойкой. Верхний слой состоит из крупных фрагментов и целых раковин сердцевидки (*Clinocardium nuttali*) и фрагментов панцирей морских ежей (*Strongylocentrotus polyacanthus*), в промежутках между которыми в меньшем количестве присутствуют кости млекопитающих, птиц и рыб. Нижний слой более плотный, в основном состоит из битых раковин мидий (*Mytilus trossulus*) и мелких фрагментов костей. Всего в материале из АДК-171 найдено 40 костей каланов (*Enhydra lutris*), это составляет 19% от определённых остатков млекопитающих (Крылович, 2007).

Стоянка АДК-009 располагается на берегу бухты Свипер (Luttrell, Corbett, 2000). На месте поселения обнаружен культурный слой мощностью 1,6 м. По результатам радиоуглеродного датирования данное отложение формировалось в период с 1880 до 750 лет назад (Savinetsky *et al.*, 2004). Отложение состоит из остатков беспозвоночных, костей млекопитающих, птиц и рыб. Всего в этом отложении найдено 18 костей каланов.

Из археологического памятника АДК-171 для анализа стабильных изотопов углерода и азота коллагена костей было взято 20 кос-

тей каланов разного возраста (9 штук из нижнего слоя, 11 штук из верхнего). Из отложения АДК-009 было взято 4 кости каланов разного возраста.

От каждой отобранной для анализа кости было взято по 0,5-1 грамму костной ткани. Для выделения коллагена использовалась общепринятая методика (Jorkov et al., 2007) с некоторыми вариациями. Навески сухого коллагена по 500 мкг анализировались в изотопном масс-спектрометре Finnigan Delta V Plus в центре коллективного пользования ИПЭЭ РАН под руководством д.б.н. А.В. Тиунова. Различия в относительном содержании стабильных изотопов химического элемента в веществе измеряют в сравнении с единичными международными стандартами и обозначают условной единицей δ (дельта), выраженной в доле атомов тяжелого изотопа от всех атомов данного элемента, пересчитанной на тысячные доли отклонения от международного стандарта (‰): $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{образец}}/R_{\text{стандарт}}) - 1] \cdot 1000$, где $R_{\text{образец}}$ и $R_{\text{стандарт}}$ соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ или $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ для образца и стандарта. Стандартами для измерений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ были «венский» эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB) и атмосферный азот соответственно.

Отношение общего содержания углерода к содержанию азота в коллагене является характеристикой сохранности кости (DeNiro, 1985). В нашем случае это соотношение составило в среднем 2,7, что соответствует очень хорошей сохранности кости. Это подтверждает, что кости с момента их захоронения в археологическом памятнике не подверглись химическим изменениям.

Средние значения $\delta^{13}\text{C}$ для двух памятников оказались несколько разными (таб. 1). При сравнении средних $\delta^{13}\text{C}$ по критерию Т Стьюдента, отличия между средними двух памятников оказались достоверными ($p < 0,05$). Различия в $\delta^{15}\text{N}$ между двумя памятниками обнаружены не были. Это говорит о том, что каланы лагуны Клэм и бухты Свипер занимают одинаковое трофическое положение и состав их добычи очень схож. При этом разница в $\delta^{13}\text{C}$ свиде-

Таблица 1. Значения $\delta^{13}\text{C}$ или $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей каланов из двух археологических памятников о. Адак (Алеутские о-ва)

Археологический памятник	Количество образцов	$\delta^{13}\text{C}$ Среднее	$\delta^{13}\text{C}$ Стандартное отклонение	$\delta^{15}\text{N}$ Среднее	$\delta^{15}\text{N}$ Стандартное отклонение
ADK-171	20	- 12,59‰	0,64	12,72‰	1,62
ADK-009	4	- 13,34‰	0,59	12,17‰	1,42

тельствует о разных источниках углерода в пищевых цепях. В бухте основным источником углерода в пищевых цепях является детрит, появляющийся в процессе разложения бурых водорослей, заросли которых обширны в районе бухты Свипер. В лагуне заросли бурых водорослей отсутствуют и, по-видимому, основным источником углерода в цепях являются бентосные водоросли и продукты разложения и зоостера. Особенности круговорота углерода в замкнутой лагуне (Simenstad et al., 1993) также должны были сказаться на изотопном составе её обитателей.

Наиболее интересные для наших целей результаты получились при сравнении полученных $\delta^{13}\text{C}$ для двух слоёв памятника АДК-171 (таб. 2, рис. 1). Как видно из таблицы и рисунка, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ для двух слоёв получились очень близкие, но разброс значений $\delta^{13}\text{C}$ (дисперсии) в верхнем слое в несколько раз больше. Достоверность различий между дисперсиями $\delta^{13}\text{C}$ подтвердилась проверкой по критерию F Фишера ($F=6,9$, $p<0,05$). Это значит, что в популяции каланов в лагуне во время формирования второго слоя наблюдалось большее разнообразие особей по изотопной подписи углерода. Что в свою очередь говорит о большем разнообразии первоначальных источников углерода в пищевых цепях добывавшихся каланов. Это могло быть вызвано двумя причинами. Во-первых, за время существования поселения могли произойти какие-либо изменения в условиях внутри лагуны, например, под влиянием каких-либо факторов мог поменяться характер грунта. Это должно было сказаться и на составе первичных продуцентов (т.е. на источнике углерода), и на видовом составе позвоночных в лагуне. Однако часть каланов из второго слоя остаётся с изотопным сигналом, схожим с таковым у каланов из нижнего. И известно, что состав беспозвоночных в лагуне в интересующий нас период не менялся (Антипушина, 2009). Т.е. можно точно сказать, что радикальным образом условия в лагуне не менялись. Второй причиной могло быть изменение структуры популяции каланов. Под влиянием промысла

Таблица 2. Значения $\delta^{13}\text{C}$ коллагена костей каланов из двух слоёв археологического памятника АДК-171 (о. Адак, Алеутские о-ва)

$\delta^{13}\text{C}$	Среднее	Стандартное отклонение	Минимальное значение	Максимальное значение	Дисперсия
Нижний слой (n=9)	-12,49	0,3	-12,77	-11,82	0,099
Верхний слой (n=11)	-12,66	0,8	-13,62	-11,42	0,678

древних алеутов плотность популяции внутри лагуны могла уменьшаться, что способствовало притоку мигрантов с другими изотопными сигналами из соседних мест обитания, в частности с океанической стороны острова с обширными зарослями бурых водорослей. Эта причина кажется нам наиболее вероятной, т.к. часть каланов из верхнего слоя имеет изотопный сигнал схожий с каланами из бухты Свипер.

Таким образом, анализ стабильных изотопов коллагена костей каланов из древних поселений о. Адак показал, что под влиянием промысла древних алеутов лагуны Клэм происходило разрежение местной популяции каланов. Это способствовало притоку новых особей из соседних мест обитаний с отличающимся изотопным сигналом углерода. Разрежение лагунной популяции каланов положительно сказывалось на численности сердцевидок и морских ежей, что способствовало увеличению их доли в питании древних жителей лагуны.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00196), программ «Происхождение и эволюция биосферы», «Биологическое разнообразие» и «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

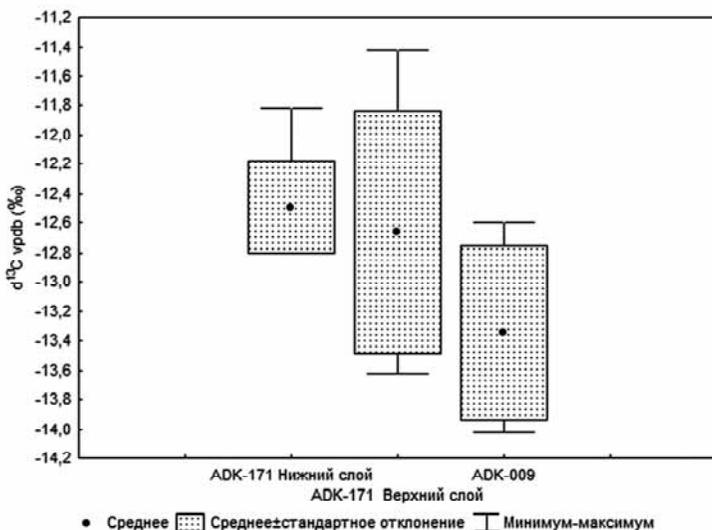


Рис. 1. Значения $\delta^{13}\text{C}$ коллагена костей каланов для археологического памятника ADK-009 и двух слоёв археологического памятника ADK-171 (о. Адак, Алеутские о-ва).

Литература

- Антипушина Ж.А.* 2009. Динамика фауны беспозвоночных Берингова моря в среднем и позднем голоцене (по археозоологическим данным). Автореф. Дисс. ... Канд. Биол. Наук. 24 с.
- Крылович О.А.* 2007. Остатки млекопитающих из древнеалеутских стоянок о. Адак (Алеутские о-ва) // Сб. VIII съезда Териологического общества. М. С. 228.
- Burton R.K., Koch P.L.* 1999. Isotopic tracking of foraging and long distance migration in northeastern Pacific pinnipeds // *Oecologia*. V. 119. P. 578–585.
- DeNiro M. J., Epstein S.* 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 42. № 5. P. 495-506.
- DeNiro M.J., Epstein S.* 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 45. P. 341-351.
- DeNiro M.J.* 1985. Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction // *Nature*. V. 317. P. 806-809.
- Hobson K.A., Sease J.L., Merrick R.L., Piatt J.F.* 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon // *Marine Mammal Science*. V. 13. P. 114–132.
- Jorkov M.L.S., Heinemeier J., Lynnerup N.* 2007. Evaluating bone collagen extraction methods for stable isotope analysis in dietary studies // *Journal of Archaeological Science*. V. 34. №11. P. 1824-1829.
- Luttrell M., Corbett D.* 2000. Archaeological Investigations on northeast Adak Island, Alaska July, 1999. P. 1-100.
- Savinetsky A.B., Kiseleva N.K., Khassanov B.F.* 2004. Dynamics of sea mammal and bird populations of the Bering Sea region over the last several millennia // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 209. № 1-4. P. 335-352.
- Simenstad C.A., Duggins D.O., Quay P.D.* 1993. High turnover of inorganic carbon in kelp habitats as a cause of $\delta^{13}\text{C}$ variability in marine food webs // *Marine Biology*. V. 116. №1. P.147-160.

СИМБИОНТЫ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА ЗАЙЦА-РУСАКА

Т.А. Кузнецова, М.В. Вечерский

Лаборатория экологии и функциональной морфологии высших
позвоночных

E-mail: tashka_u@mail.ru

В последнее время значительно повысился интерес к симбиотическим взаимоотношениям в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ) животных, потребляющих корма с низкой питательной ценностью (Наумова, 1988; Лаптев, 1995; Tayaasu, 1994). Было успешно показано, что микробная азотфиксация в ЖКТ термитов играет существенную роль в их азотном балансе (Fujita, Abe, 2006). Обнаружение нитрогеназной активности в ЖКТ многих растительноядных грызунов (Наумова и др., 2000; Мещерский и др., 2004; Вечерский и др., 2006 и пр.) также дает возможность для обсуждения роли симбионтов-азотфиксаторов в питании этих животных. Особый интерес представляет исследование характера взаимодействия азотфиксирующих и целлюлолитических симбионтов. Азотфиксация – чрезвычайно энергоемкий процесс, и требует присутствия легкоусвояемого субстрата, например, глюкозы, основным источником которой в организме фитофагов являются содержащиеся в пище растительные полисахариды. Млекопитающие не обладают собственными ферментными системами, разлагающими целлюлозу, и эту функцию выполняют симбионты пищеварительного тракта. Зайцы относятся к наиболее специализированным фитофагам: основу их питания составляют веточные и травянистые корма, богатые целлюлозой и обедненные азотом. Цель работы – исследование активности диазотрофно-целлюлолитического комплекса симбионтов ЖКТ зайца-русака. Именно эти симбионты продуцируют ферменты, в наибольшей степени соответствующие специфике биохимического состава растительных кормов – расщепляют труднопереваримые углеводы, которыми богата растительная пища, и восполняют дефицит азота в ней.

В работе исследованы 5 взрослых особей зайца-русака (*Lepus europaeus*), добытых в двух географических зонах: в степи Калмыкии (2 особи) и в лесостепи Белгородской области (3 особи). Исследовали содержимое следующих отделов – свода и тела желудка, слепой кишки (где у грызунов происходит ферментация корма), ободочной кишки, функции которой заключаются в сепарации бак-

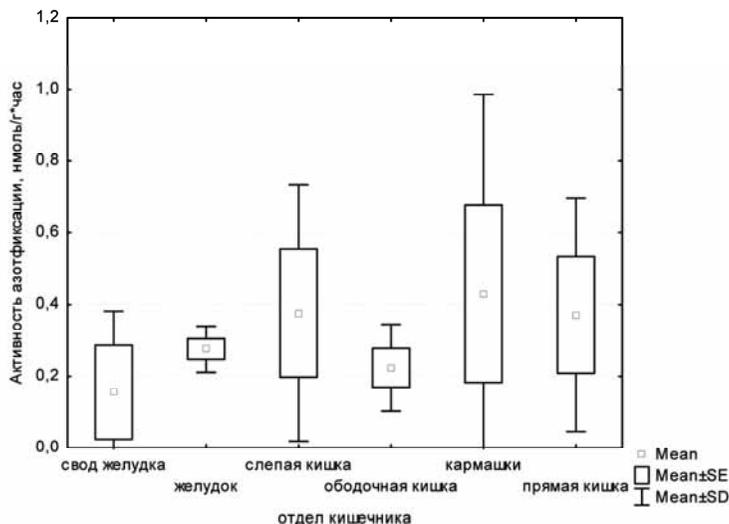


Рис. 1. Активность азотфиксации в ЖКТ зайца-русака.

териальной массы и ее возврате в слепую кишку, и прямой кишки. Нитрогеназную активность (НА) определяли методом газовой хроматографии (Методы..., 1991). Целлюбиогидролазную активность измеряли флуориметрическим методом в модификации Рабиновича и Варшавского (Варшавский, 2006). Азотфиксирующие микроорганизмы выделяли на среду Эшби. Учет общей численности микроорганизмов проводили методом прямой люминесцентной микроскопии с акридином оранжевым (Методы..., 1991).

Достоверных различий в уровне активности азотфиксации в ЖКТ зайцев двух зон обнаружено не было (Mann-Whitey U test, $p > 0,2$). В целом, активность азотфиксации в разных отделах ЖКТ зайца не различалась, но наблюдалось некоторое ее повышение в толстом отделе кишечника (рис. 1). Весьма интересным представляется то, что наибольшая активность азотфиксации была обнаружена не в просвете ободочной кишке, как у многих грызунов (полевки, песчанки и пр.), а в ее кармашках.

Целлюбиогидролазная активность в толстом отделе кишечника зайца-русака была значительно выше, чем в желудке и тонком кишечнике (рис. 2), что согласуется с данными для других грызунов, а также с тем фактом, что основной симбиотической камерой ЖКТ грызунов-фитофагов является слепая кишка. Целлюбиогидролазная активность в ЖКТ зайца-русака была выше, чем в ЖКТ домашнего

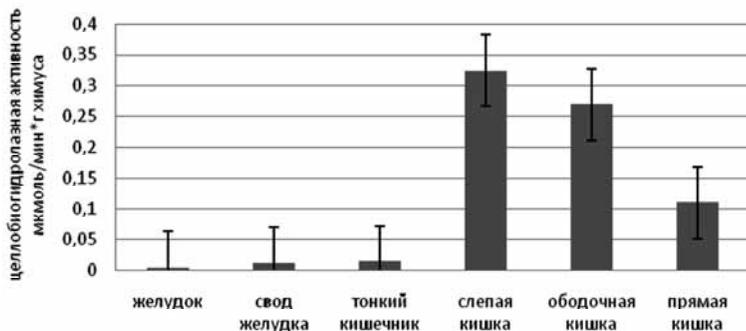


Рис. 2. Целлюлогидролазная активность в ЖКТ зайца-русака.

кролика и восточноевропейской полевки (Варшавский, 2006) и сопоставима с уровнем в ЖКТ зайца-беляка (Варшавский, личное сообщение).

Содержание азота в пищеварительном тракте зайца-русака, добытого весной, (лесостепь) последовательно возрастает по мере прохождения пищи, а соотношение C/N уменьшается. Это можно связать с увеличением активности азотфиксации, а также с изменением общего количества микроорганизмов (табл. 1). Особый интерес представляет аппендикс слепой кишки, где обнаружены высокие значения нитрогеназной активности (0,258 нмоль N_2 /г•час), низкое соотношение C/N, а также более низкая по сравнению с другими отделами толстого кишечника численность микроорганизмов.

При учете количества азотфиксирующих микроорганизмов (чашечный метод) было показано, что максимальной численностью характеризуется содержимое прямой кишки и желудок (7,43 и 7,06 lg(KOE/г), соответственно). В теле слепой кишки количество диа-

Таблица 1. Содержание азота, углерода и общая численность микроорганизмов в ЖКТ зайца-русака

ЖКТ	N, %	C, %	C/N	Численность бактерий
Свод желудка	5,234	41,513	7,93141	$0,6 \cdot 10^9$
Слепая кишка	7,031	38,041	5,410468	$12,0 \cdot 10^9$
Аппендикс слепой кишки	7,432	35,972	4,840151	$6,1 \cdot 10^9$
Ободочная кишка	7,665	38,851	5,068624	$8,2 \cdot 10^9$

зотрофов было минимальным со значительным возрастанием численности азотфиксаторов в аппендиксе слепой кишки (5,67 и 6,74 Ig(KOE/r), соответственно). Такие различия в данных, полученных разными методами учета, могут свидетельствовать о большей активности анаэробных бактерий в толстом отделе кишечника зайца-русака. Предварительная идентификация выделенных микроорганизмов показала, что наибольшим разнообразием микроорганизмов характеризуется толстый отдел кишечника. В слепой кишке зайца-русака доминировали бациллы. Бактерии, предварительно отнесённые к роду *Bacillus* и обладающие целлюлазной активностью, были также выделены из слепой кишки глухаря и обыкновенной полёвки (Ушакова и др., 2003). Из содержимого ободочной кишки красной полёвки *Clethrionomys rutilus* была выделена смешанная культура, содержащая виды, предварительно отнесённые к родам *Bacillus* и *Clostridium* (Наумова и др., 2000).

Дополнительная характеристика биологической активности микробных сообществ ЖКТ зайца-русака получена методом МСТ. В целом отмечены высокие показатели разнообразия (Индекс Шеннона – H') и выровненности (Индекс Пиелу, E) потребления субстратов во всех изученных образцах. Однако следует обратить внимание на заметное снижение показателя индекса разнообразия в желудке (табл. 2). Кроме того, желудок отличался меньшим числом потребляемых субстратов и меньшей метаболической активностью, чем остальные отделы ЖКТ. Индекс устойчивости, отражающий стабильность микробных сообществ, оказался завышенным для всех отделов ЖКТ. Так, наименьшие значения, характерные для слепой и ободочной кишок, свидетельствуют о воздействии некоторого нарушающего фактора, а эти значения характерны для систем с истощенными ресурсами. Аппендикс слепой кишки и прямая кишка относятся к кризисным дестабилизированным системам, а индекс устойчивости микробного сообщества желудка характерен для необратимо нарушенных систем, потерявшую исходную функциональную целостность. Однако существующие градации были разработаны для почвенных сообществ и, возможно, требуют пересмотра для кишечных сообществ, свидетельствуя не столько о нарушенном состоянии системы, сколько о возможной узкой специализации этого сообщества. Кластерный анализ полученных методом МСТ данных показал, что функциональные характеристики микробных сообществ слепой и ободочной кишок зайца-русака сходны между характеристиками прямой кишки, аппендикса слепой кишки и желудка составляют другой кластер (рис. 3).

Таблица 2. Показатели функционального разнообразия микробных сообществ ЖКТ зайца-русака

ЖКТ	Индекс устойчивости d	Число потребляемых субстратов N	Метаболическая активность W	Выровненность E	Индекс Шеннона H'
Желудок	2,6	11	911	0,980	3,39
Тело слепой кишки	0,8	46	1178	0,992	5,48
Аппендикс слепой кишки	1,3	35	990	0,986	5,06
Ободочная кишка	0,7	39	1302	0,986	5,21
Прямая кишка	1,1	30	1019	0,989	4,85

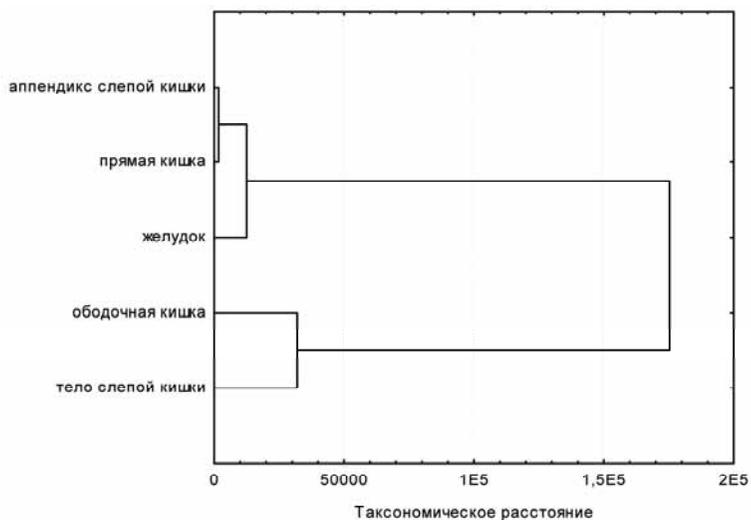


Рис. 3. Дендрограмма микробных сообществ в ЖКТ зайца-русака.

Таким образом, в ЖКТ зайца-русака были обнаружены азотфиксирующая и целлюлазная активности. Увеличение уровней этих активностей в толстом отделе кишечника хорошо соотносится и со значительным увеличением общей численности микроорганизмов. А цекотрофия, характерная для зайцеобразных свидетельствует в пользу значительной вовлеченности симбионтов в диетарный баланс этих животных.

Литература

- Варшавский А.А.* 2006. Опыт исследования целлюлозногидролазной активности микросимбионтов пищеварительного тракта мелких травоядных млекопитающих // Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова 2006 г. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006, С. 72-77.
- Вечерский М.В., Костина Н.В., Наумова Е.И., Умаров М.М.* 2006. Особенности азотфиксации в пищеварительном тракте бобра *Castor fiber* // ДАН Т.411 №1. С. 1–3.
- Лантев Г.Ю.* 1995. Нитрогеназная активность содержимого рубца жвачных животных. // 9-й Баховский коллоквиум по азотфиксации памяти чл.-корр. РАН В.Л. Кретовича. Тез. докл. ОНТИ ПНЦ РАН. Пушино. С. 91.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии* 1991 (ред. Звягинцев Д. Г.). Учеб. пособие // М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Мецерский И.Г., Наумова Е.И., Костина Н.В., Варшавский А.А., Умаров М.М., Юрьева О.С.* 2004. Влияние дефицита диетарного азота на переваримость целлюлозы и активность азотфиксирующей микрофлоры у восточноевропейских полёвок *Microtus rossiaemeridionalis*. // Изв. РАН. Сер. биол. №5. С. 1–5.
- Наумова Е.И., Ушакова Н.А., Мецерский И.Г., Костина Н.В., Умаров М.М.* 2000. Азотфиксация – новый феномен в питании грызунов. // Изв. РАН. Сер. биол. №3. С. 341–343.
- Наумова Е. И.* 1988. Морфологические и функциональные ограничители трофических ниш у млекопитающих-фитофагов. М.: // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. С. 181-213;
- Ушакова Н.А., Белов Л.П., Варшавский А.А., Козлова А.А., Колганова Т.В., Булыгина Е.С., Турова Т.П.* 2003. Расщепление целлюлозы при дефиците азота бактериями, выделенными из кишечника растительоядных позвоночных // Микробиология. Т. 72. №3. С. 1–7.
- Fujita A., Abe T.* 2006 Atmospheric nitrogen assimilation by a wood-feeding termite, *Reticulitermes speratus* (Isoptera : Rhinotermitidae) // Sociobiology. V. 47. No 1. P. 175-188
- Tayasu I., Sugimoto A., Wada E., Abe T.* 1994. Xylophagous termites depending on atmospheric nitrogen // Naturwissenschaften. V. 81. P. 229-231.

**ИЗУЧЕНИЕ ПИТАНИЯ ОБЩЕСТВЕННЫХ ПОЛЕВОК
(*MICROTUS SOCIALIS*) МЕТОДОМ
МИКРОГИСТОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА**

К.О. Ларионов, О.А.Никонова

Лаборатория микроэволюции млекопитающих

E-mail: kirill.larionov@email.ru

Нами определен состав потребляемых растений и их доля в рационе общественной полевки в глинистой полупустыне Заволжья. Определение проводилось методом микрогистологического кутикулярно-копрологического анализа непереваренных остатков (экскрементов) (Stewart, 1967; Розенфельд, 1997; Абатуров, Петрищев, 1998). В России для изучения питания мелких млекопитающих этот метод употреблен впервые. Применение его к данному объекту именно в данный период обусловлено уникальной ситуацией, связанной с распространением этого вида в регионе. Дело в том, что в западной части полупустынного Заволжья до начала 1970-х годов общественная полевка (*Microtus socialis* Pall.) являлась ландшафтным видом. Она равномерно заселяла всю территорию плакорной равнины и, как и другие полевки, играла важную роль в процессах динамики почвенного и растительного покровов (Абатуров, 1964). С начала 1970-х годов этот вид, абсолютно исчезает с территории зональной комплексной равнины (Линдеман и др., 2005) и вновь появляется в 2009 г. Возвращение общественных полевок в зональные экосистемы, делает актуальным не только фиксацию этого процесса, но и оценку особенностей отдельных черт их биологии и, в первую очередь питания на ранних этапах заселения бессточной равнины.

Материал по питанию общественных полевок собран на Джаныбекском стационаре института Лесоведения РАН на заповедном участке степи, где на протяжении нескольких десятилетий отсутствует сенокосение и выпас скота. Исследуемая территория представляет собой морскую аккумулятивную равнину с развитым мезо- и микрорельефом и характеризуется комплексным почвенно-растительным покровом. Элементы микрорельефа – микроповышения с солонцовыми почвами прежде были заняты чернопыльно-прутняковыми ассоциациями пустынного типа, западины (микроронжения) с лугово-каштановыми почвами – злаково-разнотравными ассоциациями степного типа (Каменецкая, 1952; Гордеева, Ларин, 1962). За последние десятилетия растительность солонцов суще-

ственно изменилась. Они ныне заняты злаково-прутняковыми ассоциациями, а черная полынь – прежде фоновый вид солонцов, практически исчезла (Новикова и др, 2007). Климат в целом характеризуется резкой атмосферной засушливостью и безводностью (Доскач, 1979). Начиная с середины 1970-х г. он становится более влажным за счет увеличения летних осадков и более теплым за счет повышения зимних температур (Сапанов, 2006). Важно, что полевки поселились на заповедной территории с растительностью, длительное время находившейся при умеренной нагрузке растительнoядных. Сложившийся в таких условиях растительный покров представлен обилием дерновинных злаков которые активно поедаются полевыми.

Уже в конце апреля (начало наблюдений) небольшие колонии общественной полевки впервые за несколько десятилетий отмечены на водораздельной равнине на пространстве между озерными понижениями Эльтона, Булухты, Боткуля и Хаков. На участке заповедной степи Джаныбекского стационара такие поселения, с 5–12 норными отверстиями, сгруппированными в пятне не превышающем 2,5 м², отмечены приблизительно в каждой пятой западине.

В начале июня здесь собирались свежие экскременты приблизительно десятидневной давности. Таким образом, представленные материалы отражают питание полевок фактически в самом начале месяца. Состав потребляемых растений и их долю в рационе определяли методом микрогистологического кутикулярно-копрологического анализа непереваренных остатков (экскрементов). Суть метода заключается в том, что кутикулярная пленка эпидермиса (кутикула) представляет собой сложное высокомолекулярное производное насыщенных и ненасыщенных жирных оксикислот (или смеси сложных эфиров), устойчива к воздействию внешних факторов, в том числе к окислению сильными неорганическими кислотами. Она не изменяется под действием пищеварительных ферментов (энзимов) и после прохождения через пищеварительный тракт в том же количестве выделяется с непереваренными остатками, сохраняя видоспецифические характеристики, что позволяет идентифицировать видовую принадлежность фрагментов кутикулы. Соотношение видов растений в рационе оценивали под микроскопом по доле фрагментов кутикулы каждого вида в непереваренных остатках.

Для определения набора видов растений в непереваренных остатках животных собранные фекалии предварительно размачивали в воде с добавлением небольшого количества азотной кислоты, дис-

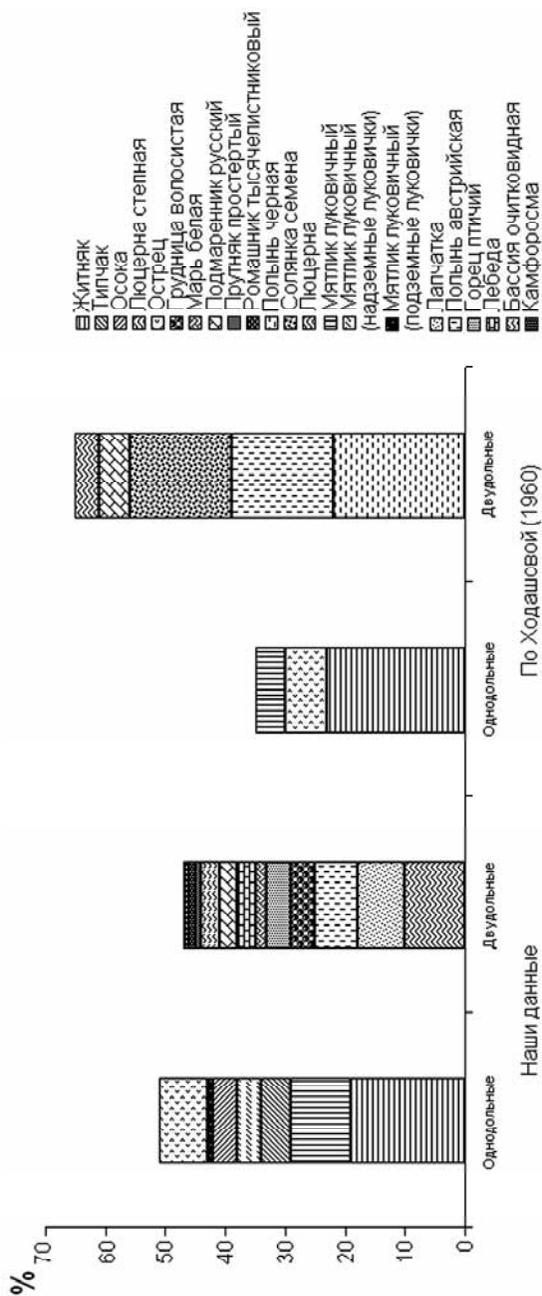


Рис. 1. Состав рациона общественной полевки в 2009 и 1950-х гг. Джаныбек.

пергировали с помощью магнитной мешалки, каплю взвеси размещали на предметных стеклах. В каждом образце (капля под покровным стеклом) исследовали не менее 10 полей зрения под микроскопом при увеличении $\times 20$. В каждом поле зрения все кутикулярные фрагменты растений идентифицировали и подсчитывали их количество. На основании подсчета числа фрагментов каждого вида растений устанавливали их долю в процентах от суммы всех обнаруженных фрагментов.

Известно, что в прошлом, в период обитания общественной полевки на солонцовом комплексе, в ее питании преобладали массовые виды трав и полукустарничков, причем для этого вида была характерна резкая сезонная смена кормов (Ходашова, 1960). Ранней весной зверьки кормились всходами различных злаков, в основном житняка. В начале мая к злакам добавляется разнотравье: ромашник, полынок, подмаренник, люцерна, прутняк. Уже в первой половине лета роль злаков, за исключением житняка, снижалась, их замещали полыни (черная и австрийская). В середине лета полыни вытеснялись прутняком, который вегетирует все лето и в период бутонизации накапливает много питательных веществ. Осенью при хорошем плодоношении, полевки переходили на питание семенами, но при хорошей осенней вегетации охотно поедали всходы злаков и полынка.

В начала лета, по данным К.С. Ходашовой (1960), встречаемость житняка в питании общественной полевки достигала 25% (рис. 1), полыней – около 30%, около 25% составляла доля семян солянок, а доля мятлика, острца, люцерны, подмаренника и прутняка не превышала 20%.

Обращаясь к полученным нами данным мы видим, что по сравнению с прошлым периодом, в питании общественной полевки произошли определенные изменения (рис. 1). Общее количество поедаемых видов растений общественной полевкой в начала лета увеличилось почти в 2 раза (17 и 9, соответственно 2009 и конец 1950-х гг.). Идентифицированы несколько новых потребляемых полевкой видов растений, ранее не отмеченных. Новыми потребляемыми видами являются осока, лапчатка, грудница, марь, горец, бассия и камфоросма, суммарная доля которых достигает 26% от всего состава рациона (табл. 1).

Соотношение идентифицированных в составе рациона растений разнотравья и злаков примерно одинаково (рис. 1), но несколько большую долю занимают злаки (52 против 47 %, соответственно злаки и разнотравье). Высокая доля злаков характерна для весеннего пита-

Таблица. 1. Состав рациона (%) общественной полевки в июне 2009 г.

Идентифицированное растение		$\bar{x} \pm S_x$ (n = 3)
Вид	Часть растения	
Житняк (<i>Agropyron cristatum</i>)	(стебли, листья)	19±3,6
Люцерна степная (<i>Medicago romanica</i>)	(стебли, плоды)	10±3,8
Мятлик луковичный (<i>Poa bulbosa</i>)	(стебли, листья)	10±2,4
Лапчатка (<i>Potentilla spp.</i>)	(стебли, листья)	8±4,3
Острец (<i>Agropyron repens</i>)	(стебли, листья)	8±2,1
Полынь австрийская (<i>Artemisia austriaca</i>)	(стебли, листья)	7±3,3
Типчак (<i>Festuca valesiaca</i>)	(стебли, листья)	5±3,0
Мятлик луковичный	(надземные луковички)	4±3,9
Осока (<i>Carex spp.</i>)	(стебли, листья)	4±2,6
Грудница волосистая (<i>Linosiris vilosa</i>)	(стебли, листья)	4±2,3
Горец птичий (<i>Poligonum aviculare</i>)	(стебли, листья)	4±1,5
Марь белая (<i>Chenopodium album</i>)	(стебли, листья)	2±2,0
Лебеда (<i>Atriplex spp.</i>)	(стебли, листья)	3±2,0
Подмаренник русский (<i>Galium spp.</i>)	(стебель)	3±1,5
Бассия очитковидная (<i>Bassia sedoides</i>)	(стебли, листья)	3±1,0
Мятлик луковичный	(подземные луковички)	1±1,3
Прутьняк простертый (<i>Kochia prostrata</i>)	(стебли, листья)	1±1,0
Камфоросма (<i>Kamphorosma monspeliata</i>)	(стебли, листья)	1±0,7
Ромашник тысячелистниковый (<i>Tanacetum achillefolium</i>)	(стебли, листья)	1±0,3
Неопределено		2±0,7
Всего		100

ния полевок (Ходашова, 1960). В состав рациона полевок входят 5 видов растений из злаков (табл. 1). Среди злаков более всех у полевок в экскрементах идентифицировали вегетативные части житняка (до 19 % всего состава рациона) и мятлика – 10%. У мятлика помимо вегетативных частей полевки встречены остатки кутикулы надземных и подземных луковичек (4 и 1%, соответственно), которые достаточно сильно отличаются по скульптуре и легко идентифицируются. Суммарное потребление мятлика луковичного достигает 15% (табл. 1). Некоторые другие злаки в составе рациона занимают меньшую долю, так острец – 8% и типчак – 6% от всего состава рациона. Новым потребляемым однодольным растением, не отмеченным в исследованиях ранее, стала осока, в составе рациона полевок осока занимает невысокую долю и не превышает 4%.

Широкий (12 видов) спектр потребления полевыми растениями разнотравья. Наиболее потребляемыми из растений разнотравья являются люцерна, доля которой в составе рациона достигает 10% и лапчатка – 8%. Полынь австрийская занимает около 7%. Следует отметить, что заметно сократилось потребление полевыми растениями австрийской, что объясняется снижением в растительном покрове этого растения относительно предыдущих исследований. Остальные (9 видов) идентифицированные в экскрементах полевок растения занимают незначительную долю и не превышают 4% от всего состава рациона.

Полученные результаты показывают, что применяемый метод: а) позволяет выявлять кормовые виды растений, не зафиксированные традиционным методом; б) дает возможность точно фиксировать не просто долю участия различных растений в питании зверьков, но и долю их различных морфологических частей; в) подтверждает тот факт, что в питании полевок преобладают массовые виды растений; г) наглядно отражает изменения среды обитания зверьков, произошедшие в за период их отсутствия.

Следует ожидать, что возвращение полевок на равнину приведет к изменениям продуктивности и видового состава растительности зональной равнины. В частности изреживание ими растительности солонцов может вызвать деградацию ромашниково-злаковых ассоциаций и возвращению прежнего фонового вида – черной полыни.

Благодарности. Авторы выражают благодарность руководителю работ гл.н.с. Б.Д. Абатурову, сотрудникам Джаныбекского стационара ин-та Лесоведения РАН (начальник стационара Сапанов

М.К.) за содействие в работе; за консультации и предоставленный дополнительный материал в.н.с. ин-та Лесоведения Быкову А.В.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00125), Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение” и Программы Отделения биологических наук РАН “Биологические ресурсы России: Оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”.

Литература

- Абатуров Б.Д.* 1964. Влияние деятельности степной пеструшки на почвенный и растительный покров сухих степей Казахстана. Бюллетень Моск. о-ва испытателей природы. Т. 69. Отд. биол. вып. 6. с. 24-35.
- Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И.* 1998. Сравнительная оценка рациона свободнопасающегося сайгака (*Saiga tatarica*) микроскопическим анализом растительных остатков в фекалиях и визуальным подсчетом поедаемых растений // Зоол. журн. Т. 77. № 2. С. 964-970.
- Доскач А.Г.* 1979. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука. 142 с.
- Каменеукая И.В.* Естественная растительность Джаныбекского стационара // Труды комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения. Том 2. № 3. М.: 1952. С. 101-162.
- Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А.* 2005. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М.: Наука. 252 с.
- Новикова Н.М., Хитров Н.Б., Волкова Н.А., Вышивкин А.А., Григорьева Ю.В.* 2007. Оценка изменения растительности на основании крупномасштабно картографирования. Геоботаническое картографирование. СПб: Ин-т ботаники РАН. С. 13-18.
- Розенфельд С.Б.* 1997. Методика копрологического анализа на примере изучения состава кормов гусей в тундрах Таймыра // Бюл. Рабочей группы по гусям и лебедям Восточной Европы и Северной Азии (Казарка). № 3. М.: С. 38-52.
- Ходашова К.С.* 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М.: Изд. АН СССР. 140 с.
- Stewart D.R.M.* 1967. Analysis of plant epidermis in faeces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivores // J. Appl. Ecol. V. 4. P. 83-111.

ОЦЕНКА ПЛОДОВИТОСТИ И КАЧЕСТВА СПЕРМЫ У ДОМОВЫХ МЫШЕЙ ИЗ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ В ЗАКАВКАЗЬЕ

А.Н. Мальцев

Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

E-mail: mus-musculus@yandex.ru

Зоны гибридной синантропии таксонов домашних мышей существенно отличаются по протяженности, участию разных таксонов в их формировании, истории формирования и роли расселения представителей разных таксонов вместе с человеком (Котенкова, 2002). В настоящее время более или менее подробно изучены три зоны: европейская, где гибридизируют *musculus-domesticus*, закавказская – *musculus-domesticus* и восточноазиатская – *musculus-castaneus*.

В узкой зоне парапатрии *musculus-domesticus* в Европе достаточно хорошо изучены посткопуляционные механизмы, ограничивающие скрещивание. При скрещивании этих форм обнаружены стерильность и снижение фертильности гибридов F1 (Vyskocilova et.al., 2005; Britton-Davidian et.al., 2005; Good et.al., 2007). Однако большинство таких исследований проводятся с лабораторными линиями. Данные, полученные при скрещивании домашних мышей, отловленных в природе, крайне ограничены.

Задача настоящего исследования заключалась в изучении фертильности синантропных домашних мышей из зоны гибридной Закавказья и оценке посткопуляционных механизмов, препятствующих их скрещиванию с представителями *Mus musculus*.

Материал и методы. Проведены скрещивания *M. musculus musculus* (Москва) и мышей гибридной популяции Закавказья (Ереван). Для этого были сформированы пары мышей в разных сочетаниях (табл.1). Подсчёт количества детёнышей в помётах проводился в течение 3–6 месяцев с момента ссаживания. Всего было сформировано 10 смешанных пар, 18 контрольных и 12 в реципрокных вариантах скрещиваний.

Фертильность самцов оценивали по весу семенников, концентрации спермы и на основании анализа морфологии сперматозоидов в возрасте 90–180 дней. Проанализировано 16 самцов F1 от внутрипопуляционных скрещиваний, 18 самцов-гибридов F1 от межпопуляционных и 12 самцов-бэкриссов от реципрокных.

Таблица 1. Результаты гибридизации некоторых форм домашних мышей

Название форм	Число пар	Из них размножалось	Всего помётов	Общее число детёнышей	Среднее число детёнышей в помёте
Смешанные пары					
(1) ♀ Зак. x ♂ <i>Mus</i> (Москва)	5	5	9	42	4,6
(2) ♀ <i>Mus</i> (Моск) x ♂ Зак.	5	5	11	54	4,9
Контроль					
♂, ♀ <i>Mus</i>	8	7	18	87	4,8
♂, ♀ Зак.	10	10	32	117	3,7
Бэкроссы					
♂ Зак. x ♀ F1(1)	3	3	10	59	5,9
♂ F1(1) x ♀ Зак.	3	3	3	12	4,0
♂ F1(2) x ♀ Зак.	6	4	6	16	2,7

Примечание: Зак. – Закавказье.

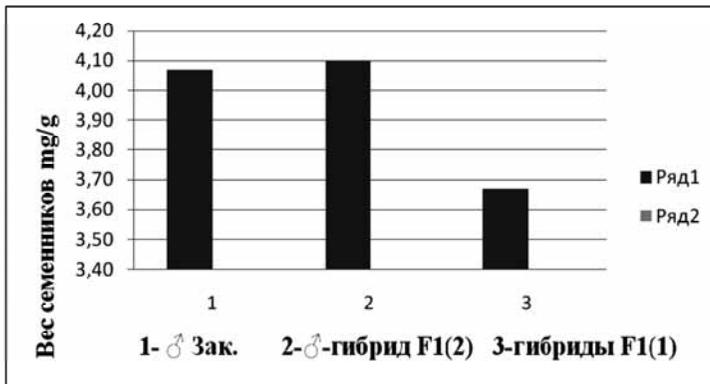
Количество сперматозоидов в обоих эпидидимисах подсчитывали в камере Горяева. Для этого каудальные части обоих эпидидимисов, полученные от каждого самца, измельчали в 2000 мкл фосфатного буфера, оставляли на 30 мин. при периодическом перемешивании для выделения сперматозоидов. Подсчет количества сперматозоидов проводили визуально под световым микроскопом при увеличении $\times 116$. Подсчитывали число аномальных сперматозоидов. Аномалии сперматозоидов оценивали в соответствии с классификацией разных авторов (Olds-Clarke, 1989; Burrue et.al, 1996; Oka et.al., 2004). Для статистической обработки данных использован Манна-Уитни-U тест для двух независимых выборок.

Результаты и обсуждение. Достоверные различия получены в контрольных и возвратных скрещиваниях. Репродуктивный успех (т.е. соотношение пар, в которых было получено потомство, по сравнению с таковыми, в которых помётов не было) был невысоким (66%) в возвратных скрещиваниях (табл.1) состоящих из самцов-гибридов F1(2) и самок из Закавказья. В контрольных парах гибридной популяции Закавказья размер выводка был меньше, чем в

парах *M. musculus* ($p < 0,01$). В возвратных скрещиваниях самцов-гибридов F1(2) (табл.1) с исходными формами размер выводка был достоверно ниже ($p < 0,005$) и потомство было менее жизнеспособным, по сравнению с аналогичными парами, состоящими из самок-гибридов и самцов исходных форм. Показатели размножения в межпопуляционных скрещиваниях достоверно не отличались от внутривидовых. Однако выживаемость детёнышей в варианте ♀-*musculus*, ♂- Зак. была ниже ($p < 0,05$), чем в контрольных парах (*M. musculus*) и реципроктной комбинации (♀-гибрид, ♂- Зак.).

Оценка качества спермы и анализ размера семенников показали уменьшение фертильности гибридов. Гибриды F1(1), полученные

А



Б

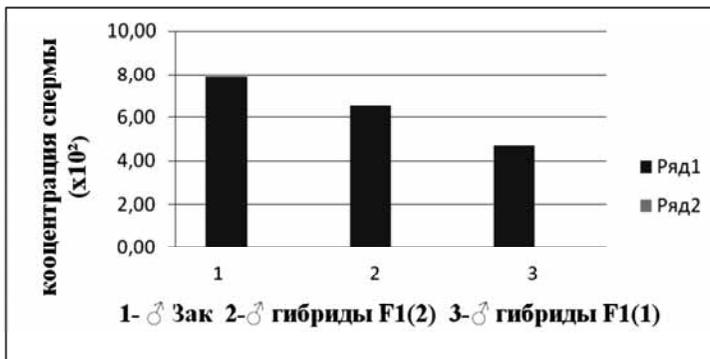


Рис.1. Средний вес семенников и (мг/г) (А) концентрация спермы ($\times 10^2$) (Б) у домовых мышей гибридной популяции Закавказья и гибридов F1.

от варианта скрещивания ♀-Зак., ♂- *mus* отличались достоверно меньшими значениями в массе семенников и концентрации спермы ($P < 0,02$; рис.1(А, Б) по сравнению с самцами контроля и гибридами, полученными от другой комбинации (♀-*musculus*, ♂-Зак.).

У всех самцов были обнаружены незрелые сперматозоиды. У гибридов, бэкриссов и закавказских самцов количество нормальных сперматозоидов было невысоким (28–56%, от общего числа спермиев). Был выявлен практически весь спектр аномалий, наблюдаемых у домашних мышей. Разграничивают 2 класса нарушений: первичные и вторичные. Первые из них являются наиболее серьёзными. Количество таких спермиев составляло 2–3% у самцов *M.musculus*, 5–15% у самцов из Закавказья, гибридов и бэкриссов. Были зарегистрированы сперматозоиды спирально закрученные, с деформациями головки и акросомы, а также с многочисленными аномалиями. Из вторичных аномалий были обнаружены сперматозоиды с отсутствием головки, хвоста, изгибом шейки и хвоста, сперматозоиды, имеющие сдвоенные головки, укороченный хвост и с петлёй на конце.

По мнению ряда исследователей (Forejt, 2004; Oka et al., 2004; Good et al., 2007), уменьшение фертильности гибридов и нарушения в морфологии спермиев связаны, главным образом, с постмейотическими нарушениями в сперматогенезе и межаллельной несовместимостью в некоторых локусах X хромосомы.

Наши данные подтверждают результаты, полученные другими исследователями, согласно которым в зоне гибридизации в Закавказье скрещивания между особями разных генотипов происходят без особых ограничений (Милишников и др., 1990). Анализ аллозимов в популяциях домашних мышей Закавказья показал достаточно свободную рекомбинацию генов *musculus-domesticus* (Милишников, Рафиев, 1990). Однако, принимая во внимание снижение фертильности у части гибридов F1 и жизнеспособности потомства в некоторых вариантах возвратных скрещиваний, можно предположить, что у домашних мышей из естественной зоны гибридизации Закавказья имеет место снижение репродуктивного успеха.

Работа поддержана РФФИ (10-04-00214-а).

Литература

- Котенкова Е.В. 2002. Гибридизация синантропных видов домовых мышей и её роль в эволюции // Успехи современной биологии. Т. 122. №6. С.580-593.
- Милюшников А.Н., Рафиев А.Н., Лавренченко Л.А., Орлов В.Н. 1990. Высокий уровень интрогрессии генов *Mus domesticus* в популяции *Mus musculus* s.str. Закавказья // Докл. АН СССР. Т. 311. №3. С.764-768.
- Милюшников А.Н., Рафиев А.Н. 1990. Высокий уровень интрогрессии генов *Mus domesticus* в популяции мыши *Mus musculus* s.str. Азербайджана // V съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: С. 87-88.
- Britton-Davidian J., Fel-Clair F., Lopez J., Alibert P., Boursot P. 2005. Postzygotic isolation between the two European subspecies of the house mouse: estimates from fertility patterns in wild and laboratory-bred hybrids // Biological Journal of the Linnean Society. V.84. P.379-393.
- Burrue V.R., Yanagimachi R., Whitten W.K. 1996. Normal mice develop from oocytes injected with spermatozoa with grossly misshapen heads // Biol.Reprod. V.55. P.709-714.
- Forejt J., Storchova R., Gregorova S., Buckiova D., Kyselova V., Divina P. 2004. Genetic analysis of X-linked hybrid sterility in the house mouse // Mammalian Genome. V.15. P.515-524.
- Good M.J., Handel M. A., Nachmann W.M. 2007. Asymmetry and polymorphism of hybrid male sterility during the early stages of speciation in house mice // Evolution. V.62-I. P.50-65.
- Olds-Clarke P. 1989. Sperm from tw32/+ mice: Capacitation is normal, but hyperactivation is premature and non-hyperactivated sperm are slow // Dev.Biol. V.131. P.475-482.
- Oka A., Mita A., Sakurai-Ymatani, Yamamoto H., Takagi N., Takano-Shimizu, Toshimori K., Moriwaki K., Shiroishi T. 2004. Hybrid breakdown caused by substitution of the X chromosome between two mouse subspecies // Genetics. V. 166. P.913-924.
- Vyskocilova M., Trachtulec Z., Forejt J., Plalek J. 2005. Does geography matter in hybrid sterility in house mice? // Biological Journal of the Linnean Society. V.84. P.663-674.

**РАЗВИТИЕ ЧЕРЕПА СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА
SALAMANDRELLA KEYSERLINGII (HYNOBIDAE; URODELA)
И МЕХАНИЗМЫ ЕГО РЕГУЛЯЦИИ**

К.М. Меркулова

Лаборатория проблем эволюционной морфологии

E-mail: merkulova-kseniya@rambler.ru

Метаморфоз амфибий традиционно привлекал внимание экологов, морфологов и эндокринологов. Метаморфоз амфибий включает в себя комплекс морфологических, биохимических, физиологических преобразований (Смирнов, 2006). Принято считать, что гормоны щитовидной железы – тиреоидные гормоны (ТГ) - являются главными индукторами метаморфоза амфибий и принимают участие в регуляции онтогенеза черепа амфибий (Hanken, Hall, 1988). Согласно Ханкену и Холлу (Hanken, Hall, 1988), каждой кости присущ свой порог реакции на уровень гормона (чувствительность к гормону). Достижение определенного уровня ТГ в плазме крови индуцирует определенную кость. Время и последовательность появления кости определяется взаимодействием двух факторов - чувствительностью кости и уровнем гормона в плазме крови. Действие тиреоидных гормонов на развитие скелета основано на исследовании бесхвостых амфибий и эволюционно продвинутых хвостатых амфибий (плетодонтидах) (Hanken, Hall, 1988; Kemp, Hoyt, 1965; Rose, 1995). Исследования, проведенные на обыкновенном тритоне, испанском тритоне, показали, что у амфибий появление не всех костей черепа индуцируется ТГ (Smirnov, Vassilieva 2003; Меркулова, 2008). В сложившихся обстоятельствах представляется целесообразным изучить развитие черепа сибирского углозуба (*Salamandrella keyserlingii*), как представителя эволюционно примитивного семейства гинобиид, и исследовать роль ТГ в регуляции развития его черепа.

С этой целью сравнили онтогенез черепа у сибирских углозубов, развивавшихся под воздействием разных ТГ уровней. Собранные в природе икра, а позднее вылупившиеся из неё личинки содержались в чистой воде, растворе экзогенного ТГ трийодтиронина (концентрацией 1 нг/мл, 10 нг/мл) и растворе тиомочевинны (0,02%) - гойтрогена подавляющего секреторную функцию щитовидно железы и соответственно, снижающего уровень эндогенных ТГ в плазме крови. Животных регулярно фиксировали и окрашивали тотально спиртовым раствором ализарина. Личинки ранних стадий обесцве-

чивались раствором КОН. Стадии определялись по таблице нормального развития (Сытина и др., 1987). Всего было исследовано более 150 экземпляров.

Во всех экспериментальных условиях эмбрионы и личинки на стадии вылупления краниальных окостенений не имеют. Кости, возникающие на ранне-личиночных стадиях (33–35), независимо от условий содержания, появляются практически в одно и тоже время и на одних и тех же стадиях. Во время средне-личиночного периода начинают проявляться различия во времени и последовательности появления костей (см таблицу). Начиная с 38 стадии при различных режимах изменяется время и порядок появления костей. Причем изменяется или стадия, на которой появляется кость или возраст личинки (считая от времени вылупления) или может изменяться и первый и второй показатель одновременно. Также кость может появиться раньше при содержании в гормоне и не измениться при содержании в тиомочевине. Например, *exoccipitale* во всех экспериментальных режимах появляется на 38 стадии. Однако при содержании в растворе тиомочевины, эта кость появляется на 17 дней позже, чем при нормальных условиях. Под действием гормона кость появляется практически одновременно с нормой (раньше на 2 дня). *Quadrato-jugale* появляется во всех режимах на 38 стадии, но на 3 дня позже при содержании в тиомочевине и на 2 дня раньше в условиях ТГ, по сравнению с нормой. Запоздывает появление *orbithosphenoideum* (на 3 дня), *prooticum* (на 4 дня), *maxillare* (на 1 день, но на 2 стадии), *nasale* (на 4 дня и на 2 стадии), *os thyroideum* (на 2 дня, 2 стадии), *praefrontale* (на 6 дней, 1 стадию), *lacrymale* (на 15 дней), *stapes* (на 20 дней), *septomaxillare* (на 26 дней) при содержании в растворе тиомочевины. В растворе ТГ развитие животных ускоряется, также ускоряется развитие черепа. При более высокой концентрации ТГ развитие происходит неравномерно: ускоряется развитие одних систем и не изменяется морфогенез других (сильная редукция жабр при неразвитой легочной системе). В результате животные погибают, прожив 23 дня. При содержании в ТГ 10 нг/мл ускоряется появление *quadrato-jugale*, *exoccipitale*, *nasale*, *postrostrale*, *maxillare*. Другие кости не появляются из-за преждевременной гибели животных. При содержании в ТГ 1 нг/мл появляются раньше нормы *nasale* (на 7 дней), *postrostrale* (на 6 дней и 1 стадию), *maxillare* (на 11 дней и 2 стадии), *prooticum* (на 8 дней, 2 стадии), *praefrontale* (на 9 дней, 2 стадии), *os thyroideum* (на 7 дней, 3 стадии), *orbithosphenoideum* (на 2 дня), *septomaxillare* (на 4 дня, 3 стадии), *lacrymale* (на 15 дней, 3 стадии). Таким обра-

Таблица. Время (дни после вылупления (дпв) и стадии (ст)) появления костей черепа у личинок *S. keyserlingii* в различных экспериментальных условиях.

кости черепа	условие эксперимента			
	норма	T ₃ 10 нг/мл	T ₃ 1 нг/мл	тиомочевина
vomer	33 ст	33-34 ст	34 ст	32 ст
dentale	33 ст	33-34 ст	34 ст	32 ст
palatinum	33-34 ст	33-34 ст	34 ст	33 ст
coronoideum,	33 ст	33-34 ст	34 ст	32 ст
praemaxillare	33 ст	33-34 ст	34 ст	34 ст
parasphenoideum	35 ст	33-34 ст	34 ст	34-35 ст
pterygoideum	35 ст	33-34 ст	34 ст	34-35 ст
angulare	35 ст	35 ст	34 ст	34-35 ст
frontale	35 ст	35 ст	34 ст	34 ст
parietale	35 ст	35 ст	34 ст	34 ст
squamosum	35 ст	33-34 ст	34 ст	34 ст
goniale	35 ст	35 ст	35 ст	34-35 ст
quadrato- jugale	22 дпв (38 ст)	21 дпв (38 ст)	19 дпв (38 ст)	25 дпв (38 ст)
exoccipitale	23 дпв (38 ст)	21 дпв (38 ст)	23 дпв (38 ст)	39 дпв (34-35 ст)
nasale	26 дпв (38 ст)	21 дпв (38 ст)	19 дпв (38 ст)	30 дпв (40 ст) postrostrale - 36 дпв (41-42 ст)
maxillare	34 дпв (40 ст)	21 дпв (38 ст) гибель животных	23 дпв (38 ст)	35 дпв (42 ст)
prooticum	35 дпв (41-42 ст)		27 дпв (39-40 ст)	39 дпв (? ст)*
praefrontale	35 дпв (41-42 ст)		26 дпв (40 ст)	41 дпв (42 ст)
orbitosphenoideum	40 дпв (43-44 ст)		38 дпв (? ст)*	43 дпв (42 ст)
septomaxillare	40 дпв (43-44 ст)		26 дпв (40 ст)	66 дпв (? ст)*
stapes	40 дпв (43-44 ст)		40 дпв (? ст)*	60 дпв (? ст)*
lacrymale	42 дпв (43-44 ст)		27 дпв (40-41 ст)	57 дпв (? ст)*
quadratum	35 дпв (40-41 ст)		26 дпв (40 ст)	38 дпв (40 ст)

*Точное определение стадии невозможно из-за повреждений конечностей, которые являются важным критерием при оценке стадии.

зом, наибольшее влияние гормон оказывает на кости, развивающиеся в конце личиночного периода. Причем покровные окостенения оказываются наиболее чувствительными к нему. Появление septomaxillare, lacrymale и praefrontale значительно ускоряется при повышении концентрации гормона. В условиях нехватки ТГ эти

кости появляются, но с опозданием. Согласно И.М. Медведевой (1975), развитие *septomaxillare* и *lacrugmale* сопряжено с развитием слезно-носового протока. Очевидно в регуляции морфогенеза *septomaxillare* и *lacrugmale* задействован помимо ТГ, слезно-носовой канал, который индуцирует их формирование.

Изменение уровня ТГ влияет на время наступления метаморфоза. Содержание в растворе гормона (10 нг/мл Т3) ускоряло наступление метаморфоза на месяц по сравнению с нормой, а у выращенных в растворе тиомочевины животных метаморфоз не наблюдался даже спустя 18 мес после его завершения у животных из контрольной группы.

Метаморфные преобразования черепа находятся под влиянием ТГ. При нормальных условиях во время метаморфоза *palatopterygoideum* расщепляется на 2 порции: роstralную – *palatinum* и каудальную – *pterygoideum* с последующей резорбцией *palatinum*. Параллельно этому резорбируется *coronoideum* и видоизменяется *vomere* (формируются выросты к *praemaxillare* и *maxillare* одновременно с частичной резорбцией кости: замещается многорядное озубление однорядным, который переходит на медиальный край кости). Начало преобразования *vomere*, резорбции *coronoideum* и *palatinum* ускоряется на 3 стадии (7 дней) в условиях повышенного уровня ТГ. При дефиците ТГ эти преобразования не происходят. *Palatopterygoideum* сохраняется даже спустя 20 месяцев после выклева из икры.

Ускоренное появление отдельных окостенений в условиях повышенного ТГ неизбежно приводит к изменению в последовательности появления костей черепа. Однако порядок появления костей считается строго видоспецифичным и может использоваться в филогенетических построениях (Trueb, 1985; Strauss 1990). В нашем исследовании при нормальных условиях *praefrontale*, *septomaxillare*, *lacrugmale* появляются после формирования всех окостенений черепа (кроме *stapes*). При повышенном уровне ТГ эти окостенения появляются до образования *prooticum* и *orbitosphenoideum* (см. таблицу).

Содержание животных в различных экспериментальных условиях (повышенный и пониженный уровень ТГ) приводит к изменению скорости роста и кальцинации, времени и последовательности появления костей. Ускоренный рост костей под действием высоких доз ТГ приводит к срастанию соседних костей (*vomere* срастается с *palatopterygoideum*, *maxillare* с *praemaxillare*). Покровная кость – *nasale* – развивается из двух центров окостенения, один из кото-

рых появляется на крыше носовой капсулы (*tectum nasale*), а другой - медиальнее, на хряще *tectum internasale*. Согласно Н.С. Лебедкиной (1979), они гомологичны соответственно *nasale* и *postrostrale* кистеперых рыб. Оба центра окостенения вскоре сливаются позади вершины восходящего отростка *praemaxillare*, образуя единую кость. У животных, выращенных в условиях повышенного гормонального фона, наличие двух отдельных закладок не наблюдалось. Повышенный гормональный фон практически не сказывается на времени начала кальцинации кости (она развивается полноценно и при подавлении функции щитовидной железы). Вероятно, ТГ резко ускоряет рост ранних закладок, в результате чего они сливаются до начала окостенения. Развитие носовой кости индуцируется обонятельным мешком (Лебедкина, 1985), а ТГ выступает в роли факультативного индуктора, влияющего на темп развития.

Таким образом, в онтогенезе сибирского углозуба прослеживается тенденция к усилению роли ТГ в регуляции краниального развития. Начальные этапы развития практически свободны от влияния гормонов, а завершающие этапы развития черепа частично ТГ-зависимы. Кости черепа появляются даже при пониженном уровне ТГ.

Наиболее тиреоидно-зависимы покровные окостенения, появляющиеся в конце процесса формирования черепа: *praefrontale*, *septomaxillare*, *lacrymale*.

Метаморфные преобразования черепа более чувствительны к концентрации ТГ, чем оссификация костей.

Некоторые структуры черепа факультативно зависят от ТГ: гормон влияет на время начала развития и его темп, а индуцирующим фактором является другие структуры.

В регуляции морфогенеза черепа сибирского углозуба участвует и эндокринная (под действием ТГ), и морфогенетическая индукция.

При развитии покровных костей черепа воздействие высоких доз ТГ может вызывать утрату некоторых центров окостенения.

Автор выражает благодарность Смирнову С.В. за ценные советы и помощь при выполнении работы. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (10-04-00787а) и гранта Президента РФ «Ведущая научная школа» (НШ-2210.2008.4).

Литература

- Лебедекина Н.С. 1979. Эволюция черепа амфибий. М.: Наука. 283 С.
- Лебедекина Н.С. 1985. Онтогенез коррелятивных систем // Вопросы эволюции онтогенеза. М.: Наука. с. 120-126.
- Медведева И.М. 1975. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. М.: Наука. 260 С.
- Меркулова К.М. 2008. Влияние тиреоидных гормонов на краниогенез испанского тритона (*Pleurodeles waltl*: Urodela: Salamandridae) // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М.: Товарищество научных знаний КМК. с. 227-235.
- Смирнов С.В. 2006. Метаморфоз хвостатых амфибий: особенности, механизмы регуляции и эволюция // Журнал общей биологии. Т. 67. №5. С. 323-334.
- Сытина Л.А., Медведева И.М., Година Л.Б. 1987. Развитие сибирского углозуба. М.: Наука. 87 С.
- Hanken J, Hall B.K. 1988. Skull development during anuran metamorphosis: II. Role of thyroid hormone in osteogenesis // Anat. Embryol. V. 178. P. 219-227.
- Kemp N.E., Hoyt J.A. 1965. Influence of thyroxine on order of ossifications of bones of the skull of *Rana pipiens* // Am. Zool. V. 5. P. 710
- Rose C.S. 1995. Skeletal morphogenesis in the urodele skull: II. effect of developmental stage in thyroid hormone-induced remodelling // J. Morphol. V. 223. P. 149-166.
- Smirnov S.V., Vassilieva A.B. 2003. Skeletal and dental ontogeny in the smooth newt, *Triturus vulgaris* (Urodela, Salamandridae): role of thyroid hormone in its regulation // Rus. J. Herpetol. V. 10. No 2. P. 97-114.
- Strauss R.E. 1990. Heterochronic variation in the developmental timing of cranial ossifications in poeciliid fishes (Cyprinodontiformes) // Evolution. V. 44. No 6. P. 1558-1567.
- Trueb L. 1985. A summary of osteocranial development in anurans with notes on the sequence of cranial ossification in *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Pipoidea: Rhinophrynidae) // S. Afr. J. Sci. V. 81. P. 181-185.

ОЦЕНКА ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ МОРФОТИПОВ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (*MICROTUS ARVALIS* S.L.)

Т.А. Миронова

Лаборатория микроэволюции млекопитающих

E-mail: talmir84@mail.ru

У млекопитающих признаками, традиционно используемыми в филогении и таксономии, являются особенности строения черепа и зубной системы. У грызунов подсемейства *Microtinae* большое таксономическое значение имеет рисунок жевательной поверхности коренных зубов. Форма эмалевых петель и образованных ими замкнутых пространств, а также число внутренних и наружных выступающих углов на первом нижнем (M_1) и третьем верхнем (M^3) коренных зубах имеют наследственный характер и для многих видов служат диагностическими признаками. Многие авторы обращали внимание на изменчивость передней петли M_1 и задней лопасти M^3 за счет образования дополнительных выступающих углов на наружной и внутренней сторонах зуба (Rörig, Börner, 1905; Zimmermann, 1935; Stein, 1958; Огнев, 1950; Мартынова, 1963; Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; Малыгин, 1984; Кочев, 1986; Песков, Цудикова, 1997; Маркова и др., 2003).

При изучении фенетической изменчивости полевок основное внимание обычно уделяется выделению и каталогизации фенотипов, подсчету частот и сравнению их в разных выборках. Гораздо реже анализируются взаимоотношения между самими фенами, а также системный характер их проявления в фенотипе. Эти закономерности можно выявить, исследуя билатеральную асимметрию. Отклонения от точной симметрии возникают как в результате нормального развития в случае направленной асимметрии, так и вследствие неспособности особи полностью компенсировать средовые и генетические нарушения развития в случае флуктуирующей асимметрии (Васильев и др., 2003).

Материал был собран в 2003–2009 гг. в Воронежской, Липецкой, Курской и Тамбовской областях. В зоне симпатрии обыкновенной (*M. arvalis sensu stricto*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*) полевок, и парапатрии 2 кареоформ обыкновенной полевки (*M. a. arvalis* и *M. a. obscurus*). Территория работ представляет собой сравнительно компактный участок, что максимально снижает действие фактора географической изменчивости и

позволяет в наибольшей степени проследить межвидовую изменчивость. В работе были использованы черепа 182 серых полевков: 60 *M. rossiaemerdionalis* (MR); 67 *M. a. obscurus* (MAo); 55 *M. a. arvalis* (MAa). Вид и форма обыкновенных полевков была установлена М.И. Баскевич (ИПЭЭ РАН) кариологическим методом. При анализе морфотипической изменчивости M_1 мы опирались на классификацию, предложенную Д.Л. Ивановым (2007) (рис. 1), так как она характеризует не только форму лингвальной и лабиальной сторон параконида M_1 , но также и взаиморасположение треугольников в его основании. Морфотипы M^3 рассматривались по работе Р. Ангерманн (1973) (рис.2).

При оценке половозрастных особенностей морфотипической изменчивости полевков каждый вид был разбит на 4 группы, для каждой из которых были вычислены частоты морфотипов M_1 и M^3 и доли асимметричных особей. Статистически значимых отличий по частотам морфотипов и доли асимметрии между этими группами не обнаружено. Это позволило объединить группы при последующем анализе.

В исследованных популяциях обыкновенных полевков доля асимметричных пар морфотипов жевательной поверхности зубов составила для M_1 : 14,5% у MAa, 10,5% у MAo и 13,3% среди MR (далее в той же последовательности). Для M^3 соответственно 5,4%, 10,9%

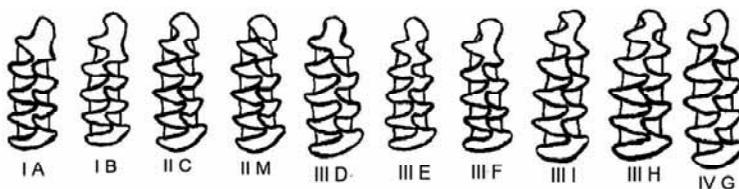


Рис. 1. Основные морфотипы строения M_1 полевков (по: Иванов, 2007).

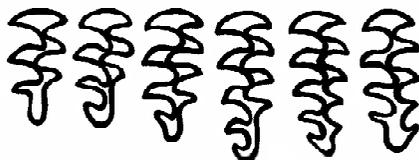


Рис. 2. Основные морфотипы строения M^3 (по Ангерманн, 1973). Слева направо формы simplex, turica, duplicata, variabilis, 5/5, 5/4. Изображены зубы левой стороны челюсти.

Òààéçòà 1. Ñíàì ànòfày ànòðà-ààì ìnòù ì òòóìòèíà Ì ì òòàáí è èàáé nòðòí í íèæíáé ÷ àèþnòè íáúéííááí íúò ìíè, áíé (Ì Àà/Ì Áí/MR).

Πόλαy	Jlááy										
	A	B	C	Ì	D	E	F	I	H	G	Bñàí
A	0/1/2	0/0/0	0/0/0	0/0/0	1/0/0	0/0/0	1/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	2/1/2
B	0/0/0	1/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	1/0/0
C	0/0/1	0/1/0	7/12/20	0/0/0	1/0/0	1/3/3	1/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	10/16/24
Ì	0/0/0	0/0/0	1/0/1	2/3/5	0/0/0	1/1/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	4/4/6
D	0/0/0	0/0/0	0/1/0	0/0/0	14/14/6	0/0/1	0/0/1	0/0/0	0/0/0	0/0/0	14/15/8
E	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	1/0/0	10/20/12	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	11/20/12
F	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/1/1	8/7/7	0/0/0	0/0/0	0/0/0	8/8/8
I	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	1/1/0	0/0/0	0/0/0	1/1/0
H	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/1/0	0/0/0	0/1/0
G	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	4/1/0	4/1/0
Bñàí	0/1/3	1/1/0	8/13/21	2/3/5	17/14/6	12/25/17	10/7/8	1/1/0	0/1/0	4/1/0	55/67/60

Таблица 2. Совместная встречаемость морфотипов М³ с правой и левой сторон верхней челюсти обыкновенных полёвок (МАа/МАо/MR). В скобках дано отношение числа наружных и внутренних выступающих углов зуба.

Правая	Левая						
	simplex (3/3)	typica (3/4)	duplicata (4/4)	variabilis (4/5)	(5/5)	(5/4)	всего
simplex (3/3)	0/2/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/2/0
typica (3/4)	0/0/0	38/40/17	1/4/8	0/0/0	0/0/0	0/0/0	39/44/25
duplicata (4/4)	0/0/0	1/1/6	14/11/23	0/0/1	0/0/0	0/1/1	15/13/31
variabilis (4/5)	0/0/0	0/0/0	0/0/1	0/3/1	0/0/0	0/0/0	0/3/2
(5/5)	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/1/0	0/0/0	0/1/0
(5/4)	0/0/0	0/1/0	1/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	1/1/0
всего	0/2/0	39/42/23	16/15/32	0/3/2	0/1/0	0/1/1	55/64/58

и 29,3% (табл. 1, 2). Далее в таблицах сопряженности были проанализированы нарушения билатеральной симметрии встречаемости одних и тех же пар морфотипов в прямом и обратном порядке у разных видов. Так у МАо пара морфотипов С-Е (первым приводится морфотип справа) встретилась у 4,5% особей, тогда как обратная пара Е-С у этого вида не отмечалась. Такая же ситуация по этой паре наблюдается и у MR: С-Е – 5%; Е-С – 0% (табл. 1). Похожая ситуация с М³ (табл. 2). Пара морфотипов typica - duplicata отмечалась у 6,3% МАо и 14% MR, а обратная пара duplicata – typica у 1,5% и 10% соответственно. Число асимметричных пар выше диагонали равно 5/3/5 по М₁ и 1/5/10 для М³; ниже – 3/4/3 и 2/2/7. Так как морфотипы в таблицах упорядочены по их сложности, то это означает, что у обыкновенных полёвок наблюдается тенденция к усложнению морфотипов М₁ и М³ с левой стороны челюсти.

По соотношению частот выделенных групп морфотипов М₁ между обыкновенной и восточноевропейской полёвками наблюдаются значительные различия. У МАа и МАо преобладают морфотипы арвалисного направления (D, E), тогда как у MR – питимисного (С). Доля морфотипа С у рассматриваемых видов составляет 16,3% у МАа, 21,6% у МАо и 37,5% у MR. Морфотип D соответственно 28,2%; 21,6%; 11,7%. Морфотип E – 21,0%; 40,3%; 24,0%. Таким образом для MR наблюдается тенденция к уменьшению доли сложных морфотипов зубов. Полученные нами данные отличаются от таковых для

Южного и Среднего Урала (Маркова и др., 2003), где у MR, по сравнению с MAo, преобладали более сложные морфотипы M₁.

Среди всех типов строения M³ для обыкновенных полевок характерен вариант turisa: 71% MAa и 67% MAo, тогда как у MR он составляет только 40%. Вариант duplicata отмечается у 29% MAa, 22% MAo и 54% MR. Полученные данные частично согласуются с выводами В.Н. Пескова и А.Ф. Цудиковой (1997). Они сообщают, что на Украине в популяциях *M. arvalis* почти полностью отсутствуют особи с морфотипом simplex и высок процент варианта turisa, в то время как у восточноевропейских полевок значительно выше встречаемость полевок с морфотипами simplex и duplicata. По данным В.М. Малыгина (1983) существенных различий по частотам морфотипов M³ между MAa, MAo и MR нет, частота варианта turisa составляет в среднем 78%, а duplicata 7,3% и колеблется незначительно для рассматриваемых видов полевок. По данным М.Д. Мартыновой (1963) у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* s.l.) преобладает форма turisa (67,2%), а форма duplicata встречается только у 2,9% особей, тогда как variabilis – у 22,9%.

Сравнительно редок морфотип simplex, имеющий наиболее упрощенное строение. Нами он отмечался только у 3% MAo. С.И. Огнев (1950) указывает, что форма simplex у обыкновенных полевок попадает в ничтожном проценте (около 3-5%); только на севере ареала отмечается до 30% таких особей. К. Циммерман (Zimmermann, 1935) и Г. Штейн (Stein, 1958) указывают на преобладание типа simplex на севере Германии; так, по данным К. Циммермана (Zimmermann, 1935) форма simplex составляет до 85% от общей популяции и частота этого типа постепенно убывает к югу и к юго-востоку. Мартынова (1963) также указывает уменьшение числа зверьков с M³ формы simplex с севера на юг.

Из вышесказанного следует, что основными типами строения M³ у обыкновенных полевок Центрального Черноземья оказываются turisa и duplicata, а типами строения параконида M₁ - C, D, E. По частотам этих морфотипов *M. a. arvalis* и *M. a. obscurus* значительно отличаются от *M. rossiaemeridionalis*. При этом внутривидовые формы обыкновенной полевки по этим признакам различаются слабо. У всех рассмотренных видов наблюдается невысокий показатель асимметрии морфотипов жевательной поверхности зубов, а также отмечается тенденция к их усложнению с левой стороны челюсти. Анализ частот билатеральной встречаемости морфотипов позволяет выявить естественную систему близости между морфотипами.

Литература

- Ангерманн Р. 1973. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3 / Под ред. Н.Н. Воронцова. Новосибирск: Наука. С. 104-118.
- Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. 1980. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука. 140 с.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., и др. 2003. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 232 с.
- Иванов Д.Л. 2007. Идентификация *Microtus agrestis* L. и *Microtus ex. gr. arvalis* Pall. по данным морфологии моляров М1 в ископаемых фаунах голоцена Беларуси // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Мат. междуна. научн. конф. / Под ред. А.И. Дмитриева, Д.М. Кривоногова. Н. Новгород: Изд-во НГПУ. С. 133-137.
- Кочев В. А. 1986. Видовые критерии моляров М₁ *Microtus agrestis*, *M. arvalis*, *M. oeconomus*, *M. gregalis*, *M. middendorfi*, *M. hyperboreus* // Вестник зоологии. № 3. С. 40-45.
- Малыгин В.М. 1983. Систематика обыкновенных полёвок. М.: Наука. 208 с.
- Маркова Е.А., Бородин А.В., Гилева Э.А. 2003. Одонтологические признаки обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis*) полевок Уральского региона и их диагностическое значение // Зоол. журн. Т. 82. № 9. С. 1086-1094.
- Мартынова М.Д. 1963. О вариациях строения зубов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. №2. С. 53-57.
- Огнев С.И. 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т.7. Грызуны. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Песков В.Н., Цудикова А.Ф. 1997. Изменчивость рисунка жевательной поверхности М³ в некоторых популяциях обыкновенных полёвок (надвид *Microtus «arvalis»*) // Вестник зоологии. Т.31. № 4. С. 85-88.
- Stein G., H.W. 1958. Über den Selectionswert der simplex-Zahnform bei der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas) // Zoologische Jahrbücher abteilung für systematik, ökologie und geographie der tiere. Bd. 86. S. 27-34.
- Rörig G., Börner C. 1905. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. Bd. 5. S. 37-89.
- Zimmermann K. 1935. Zur Rassenanalyse der mitteleuropäischen Feldmause // Archiv für Naturgeschichte. Bd. 4. S. 258-273.

ПОЛИМОРФИЗМ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА МТДНК ЛОСЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

О.В. Немойкина

Кабинет методов молекулярной диагностики,
Томский государственный университет
E-mail: *nemoykinaolga@mail.ru*

Внутривидовая таксономия *Alces alces* из-за значительной изменчивости (индивидуальной, возрастной, половой, географической) до сих пор окончательно не установлена. Вид делится, по мнению различных авторов, на разное число подвидов, из которых на территории Евразии обитает четыре: европейский лось (*A. alces alces* L., 1758); восточносибирский (якутский) (*A. alces pfizenmayeri* Zukowski, 1910); уссурийский (*A. alces cameloides* Milne-Edwards, 1867) и колымский (*A. alces buturlini* Chernyavsky et Zhelesnov, 1982). Из них на территории Западной Сибири встречается два – европейский и восточносибирский (Данилкин, 1999). Подвиды лося делятся на две группы: европейскую (*alces* ssp.), куда входит европейский подвид, и американскую (*americana* ssp.), включающую в себя все остальные подвиды. Помимо некоторых морфологических отличий, эти группы различны по количеству хромосом: европейская имеет $2n=68$, американская – $2n=70$ (Grubb, 1990, цит. по Данилкин, 1999).

Несмотря на то, что работ, посвященных молекулярно-генетическому разнообразию лося, опубликовано немало (Mikko, Andersen, 1995; Udina et al., 2002; Холодова и др., 2005, 2006, 2008; Hundertmark et al., 2002 и др.), широкомасштабные исследования проведены далеко не на всех территориях, заселенных сохатым. Одним из таких «белых пятен» является Западная Сибирь, являющаяся восточной частью ареала европейского подвида лося (*A. alces alces*) Данный регион расположен на границе с ареалом восточносибирского подвида лося и поэтому представляет особый интерес. Целью данной работы было провести молекулярно–генетический анализ лося данного региона.

В ходе выполнения работы было проанализировано 55 образцов тканей от лосей, добытых охотниками на территории Западной Сибири: из Томской области – 50, 1 – из Кемеровской области, 4 – из Ямало-Ненецкого АО.

В качестве молекулярно–генетического маркера использовали гипервариабельный фрагмент (464 пн) контрольного региона (левый домен) митохондриальной ДНК (мтДНК). Лабораторные исследования включали следующие основные этапы:

1. выделение тотальной ДНК из заспиртованных мышц с помощью набора DiatomPrep200 (Изоген, Москва);

2. проведение полимеразной цепной реакции (ПЦР) с праймерами LmPro (L15766) и TDKD (H00074), разработанными для этого вида (Mikko, Andersson, 1995; Udina et al., 2002);

3. очистку ПЦР-продукта осаждением в растворе уксуснокислого аммония и этилового спирта с последующей промывкой 70 %-ным этиловым спиртом, охлажденным до -20°C . Определение первичных нуклеотидных последовательностей в исследуемом фрагменте проводили методом автоматического секвенирования на генетическом анализаторе ABI-3130 (Applied Biosystems) с использованием набора BigDye 3.1 (Applied Biosystems, США).

Построение деревьев сходства и бутстреп-анализ проводили с помощью программы Mega 4.0 (Tamura et al., 2007) с использованием алгоритма ближайшего связывания (Neighbor-joining).

Изучение данной выборки позволило оценить генетическое разнообразие западно-сибирского лося и уточнить место лосей данного региона в общей подвидовой структуре *A. a. alces*.

Всего для образцов лося из Западной Сибири было описано 25 гаплотипов. Филогенетические отношения между ними приводятся на дереве ближайшего связывания (рисунок), где четко выделяются два основных кластера, которым соответствуют гаплотипы мтДНК европейского лося и мтДНК американского лося. Европейскому типу (маркированному кружком) соответствуют 5 гаплогрупп, одна из которых состоит из тринадцати, три – из двух, и одна – из трех гаплотипов; и 10 уникальных гаплотипов, которым соответствует по одному образцу. Восточносибирскому типу соответствуют 3 гаплогруппы, одна из которых включает десять образцов ДНК, еще две – три образца; и 8 уникальных гаплотипов, которым соответствует по одному образцу.

В выборке из ЯНАО выявлено два гаплотипа, идентичных гаплотипам L1 (2 образца) и L2 (два образца), ранее описанным для лосей из Европейской части России и Урала (Холодова и др., 2005) (рисунок).

В выборке лосей из Томской области 16 образцов относятся к гаплотипу европейского типа, встреченному ранее на Урале, и 12 образцов образовали четыре гаплотипа европейского подвида, сгруппировавшись по 3, 2, 1 и 6 образцов. Кроме того, для шести образцов лося из Томской области описаны гаплотипы с делециями (75 пн), характерными для *A. americana* spp. Сравнение с описанными нами ранее гаплотипами лося Чукотки и Якутии показало, что еще четыре

гаплогруппы (18 образцов), выявленные среди лосей Томской области, также очень близки по составу к восточным подвидам (Рисунок). Единственный образец из Кемеровской области вошел в группу, близкую с уральской (рис. 1).

На основании проведенного молекулярно-генетического анализа можно сделать вывод о генетической неоднородности популяции лося западной Сибири, в которой наряду с гаплотипами, характерными для европейского подвида, встречаются гаплотипы, сходные с восточносибирскими и американскими. Этот феномен может быть связан с обитанием в этой переходной зоне двух форм лося, что обусловлено географическим положением данной части ареала лося, а также истреблением лося на этой территории в начале XX века с последующим естественным заселением, произошедшим после восстановления численности этого вида благодаря охране (Лаптев, 1958).

Работа выполнена в рамках государственного контракта № 02.740.11.0024 от 15 июня

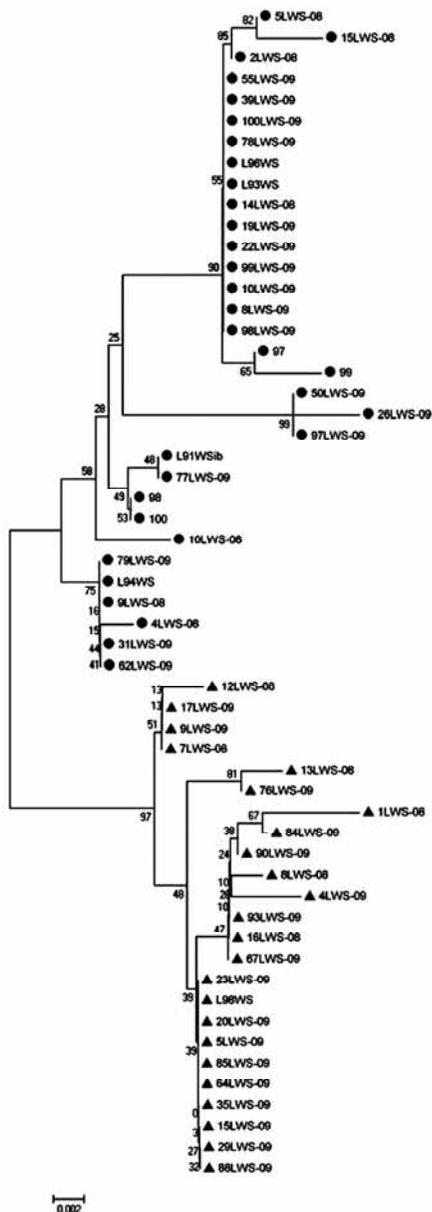


Рисунок 1. Филогенетическое древо лосей Западной Сибири.

2009 г. (Комплексная оценка состояния ресурсов биосферы и прогнозирование их состояния на основе современных технологий), программа ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2012 годы, мероприятие 1.1. – I отчет, шифр «2009-1.1-221-007», а также при финансовой поддержке РФФИ (07-04-90818-моб_ст.) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (Подпрограмма «Генофонды и динамика генофондов»).

Автор выражает благодарность всем охотникам и коллегам, помогавшим в сборе образцов. Отдельное спасибо М.В. Холодовой, Н.С. Москвитиной и О.Ю. Тютенькову за обсуждение работы и ценные замечания.

Литература

- Данилкин А.А.* 1999. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Оленьи (Cervidae). М.: ГЕОС. С. 199-300.
- Лантев И.П.* 1958. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та. С. 107-119.
- Mikko S., Andersson L.* 1995. Low major histocompatibility complex class II diversity in European and North American moose // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 92. P. 4259-4263.
- Холодова М.В., Давыдов А.В., Мещерский И.Г. и др.* 2005. Изучение молекулярно-генетического разнообразия лося (*Alces alces L.*) центральной и северо-западной части России: анализ мтДНК // Вестник охотоведения. Т. 2. No 1. С. 26-33.
- Холодова М.В.* 2006. Формирование филогеографической структуры и генетического разнообразия парнокопытных млекопитающих (Artiodactyla, Ruminantia). Автореферат дисс. док. биол. наук. М.: 49 с.
- Холодова М.В., Рожков Ю.И., Давыдов А.В. и др.* 2008. Полиморфизм контрольного региона мтДНК и филогеографическая структура европейского лося (*Alces alces alces L.*) на территории России // Лось в девственной и измененной человеком природе. Тр. VI Междунар. Симпозиума по лосю. Якутск: С. 45–48.
- Hundertmark K.J., Shields G.F., Udina I.G., et al.* 2002. Mitochondrial Phylogeography of moose (*Alces alces*): Late pleistocene divergence and population expansion // Mol. Phylogen. Evol. V. 22, No 3. P. 375-387.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S.* 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. V. 24. P. 1596-1599.
- Udina I.G., Danilkin A.A., Boeskorov G.G.* 2002. Genetic diversity of moose (*Alces alces L.*) in Eurasia // Russian Journal of Genetics. V. 38. No 8. P. 1125-1132.

**РОЛЬ СЛУЧАЙНЫХ ФАКТОРОВ В ЭВОЛЮЦИИ ПЕСНИ
ПТИЦ (НА ПРИМЕРЕ КОМПЛЕКСА
«ДРОЗДОВИДНАЯ КАМЫШЕВКА»)**

А.С. Опаев

Лаборатория сравнительной этологии и биокommunikации

E-mail: opaev@rambler.ru

Для объяснения направлений эволюции рекламной вокализации (песни) воробьиных птиц существуют две главные группы гипотез. Условно эти группы можно обозначить как «детерминистические» и «стохастические» (см.: Irvin et al., 2008). Согласно первой из названных групп, эволюция песен птиц жестко контролируются экологическими, морфологическими и социальными условиями жизни данного вида. В соответствии с этим, каждая из таких гипотез предсказывает направление эволюции рекламной песни в конкретной ситуации (подробнее см. ниже). Напротив, «стохастические» гипотезы не предполагают четкой реализации заданных a priori направлений, но постулируют важное значение в этом процессе также и случайных факторов (культурный дрейф). В современной орнитологической литературе существует отчетливая тенденция объяснять межвидовые различия в структуре песни как адаптивные модификации – в соответствии с «детерминистическими» гипотезами (обзор см.: Price, 2008). Тем не менее, некоторые авторы рассматривают возможность также и случайных факторов в эволюции песенного поведения воробьиных птиц (например: Baker et al., 2006; Irvin et al., 2008). Таким образом, дальнейший анализ относительной роли случайных факторов в эволюции рекламной песни представляется интересным.

Задача, стоящая перед нами в данной работе, состоит в сопоставлении полученных нами оригинальных данных по межвидовой изменчивости акустического поведения в выбранной модельной группе с основными «детерминистическими» гипотезами эволюции песенного поведения. Особый интерес в этой связи представляет изучение так называемых криптических видов – групп близких видов, предельно сходных по своей морфологии и, часто, экологии. В то же время известно, что многие криптические виды различаются по ряду других наборов признаков, в частности, акустическим. Поэтому на примере таких групп появляется возможность подойти к вопросу о возможных причинах опережающей эволюции этой группы признаков.

В качестве объекта исследования был выбран комплекс «дроздовидная камышевка», включающий 4 близких вида крупных камышевок – собственно дроздовидная (*Acrocephalus arundinaceus*), восточная (*A. orientalis*), туркестанская (*A. sientoreus*) и австралийская (*A. australis*). Распространены они преимущественно аллопатрически и по морфо-биологическим особенностям очень близки. В данной работе мы анализируем рекламную вокализацию первых трех видов.

Следует отметить, что именно на камышевок рода *Acrocephalus*, обитающих в Европе, подтверждены популярные в настоящее время гипотезы, объясняющие эволюцию рекламной песни (см. ниже). Результаты этих исследований ныне широко цитируются. Полученные нами материалы предлагают заманчивую возможность тестирования данных гипотез на других, «неевропейских» видах, чего ранее не делалось.

Материалом для настоящего сообщения послужили оригинальные фонограммы дроздовидной и туркестанской камышевок (Ростовская область, 2008 год и Джамбульская область Казахстана, 2007 год, соответственно) и записи восточной камышевки, сделанные В.В. Иваницким в Приморском крае (2004 год).

По ходу сеанса пения всех видов выделяются отдельные акустические конструкции – песни, разделенные паузами. Песни состоят из отдельных нот – непрерывных элементов на сонограмме. Для каждого вида изучено по 100 песен (по 10 песен 10 разных самцов). Анализировали следующие параметры песен: длительность (с точностью до 0,1 с), нижняя и верхняя границы спектра (с точностью до 0,1 кГц). Кроме того, для трех самцов дроздовидной и восточной камышевок и 11 – туркестанской по более длительным фонограммам (общая длительность около 6 часов) определен размер репертуара (количество разных типов нот) каждого самца. Для тестирования обсуждаемых гипотез мы широко использовали также наши данные полевых исследований всех названных камышевок, проведенных в 2003–2007 гг. во всех указанных выше пунктах. Эти материалы, касающиеся экологии, поведения и морфологии разных видов, частично опубликованы (Опаев, 2006; 2008; Опаев и др., 2009).

Влияние местообитаний и морфологии на частотные параметры рекламной вокализации

Изучение европейских камышевок показало, что частотные параметры звуков разных видов могут быть связаны с особенностями занимаемых ими биотопов (Jilka, Leisler, 1974). Тенденция здесь

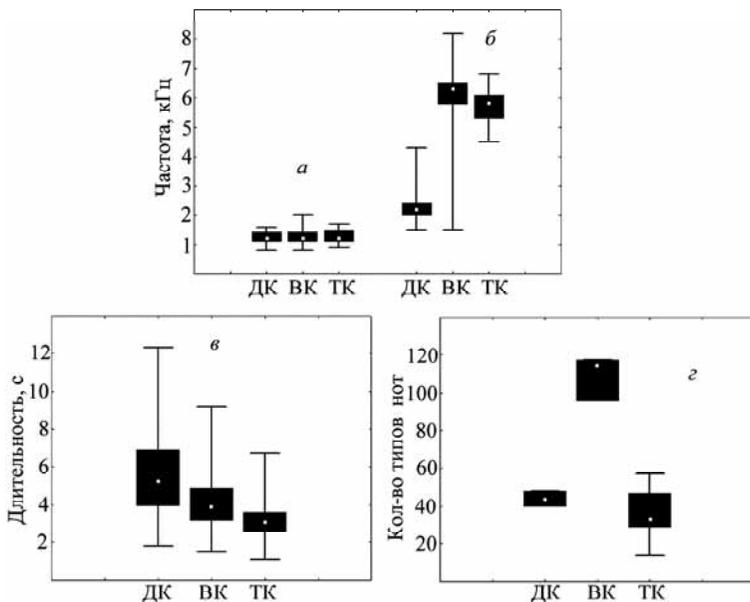


Рисунок. Некоторые параметры песен трех видов камышевок: *а* – нижняя границы спектра; *б* – верхняя граница спектра; *в* – длительность; *г* – размер репертуара. Приведены медианы, проценти и разброс значений. Обозначения: ДК – дроздовидная камышевка, ВК – восточная камышевка, ТК – туркестанская камышевка.

такова: чем в более густой растительности обитает вид, тем более низкочастотные звуки он использует. Это связано с различиями в распространении звуков с разными частотными параметрами. Полученные нами данные названную гипотезу однозначно не подтверждают. Среди частотных параметров песен наибольшие различия нами выявлены в значениях верхней границы спектра песен разных видов (рисунок, *а*, *б*). Наиболее низкочастотными звуками обладает камышевка дроздовидная, а наиболее высокочастотными – камышевка восточная (рисунок, *б*). В целом это укладывается в рассматриваемую гипотезу: камышевка дроздовидная чаще гнездится в густых тростниках, где возможности распространения звука невысоки, тогда как восточная занимает более широкий спектр биотопов (Опаев, 2006). Однако, третий вид – камышевка туркестанская – сплошь и рядом гнездится в очень густых тростниках, ничем существенно не отличающихся от типичных местообитаний камы-

шевки дроздовидной (Опаев, 2008). Между тем звуки этого вида фактически столь же высокочастотные, как и у камышевки восточной. Отсутствие однозначного соответствия полученных нами данные с существующей гипотезой отчасти может объясняться тем, что все «дроздовидные камышевки» часто поют на вершинах стеблей, а не в толще тростника, и их громкая песни разносится достаточно далеко.

Предполагается также, что более крупные виды поют на более низких частотах. Однако в нашем случае это правило также не выполняется, поскольку камышевки дроздовидная и туркестанская по своим размерам примерно одинаковы, а восточная – чуть мельче (Опаев и др., 2009).

Влияние социальной организации на длительность песен и их сложность

Для объяснения разнообразия рекламных песен у европейских представителей рода *Acrocephalus* была предложена следующая гипотеза (Catchpole, 1980). У преимущественно моногамных видов песня является ключевым признаком, определяющим привлекательность самца для самки. Поэтому песни таких видов наиболее сложные, разнообразные и продолжительные. Что касается видов полигамных, то, в соответствии с гипотезой Кэтчпола (Catchpole, 1980), у этих камышевок самки в своем выборе ориентируются преимущественно на качество территории самца (ресурсо-зависимая полигиния). По этой причине более важной функцией песни у таких видов является регулирование взаимоотношений между соседними самцами. В этом случае важна возможность индивидуального распознавания самцами песен друг друга. Считается, что более простые и короткие песни выполняют эту функцию лучше. По этой причине песни полигамных видов камышевок менее разнообразны и продолжительны по сравнению с моногамными.

Таким образом, эволюция песни происходит по действие двух в значительной степени разнонаправленных по своему влиянию механизмов социального отбора, между которыми в каждом конкретном случае устанавливается компромисс. Первый из этих механизмов (выбор самки) приводит к усложнению песни в эволюции, а второй (регуляция взаимоотношений между соседними самцами) – к ее упрощению.

Рассмотрим сначала оппозицию «простота – сложность». Этот параметр принято оценивать количеством отдельных звуков в ре-

пертуарах самцов разных видов. С этой точки зрения наиболее сложными песнями обладает камышевка восточная: размер репертуара этого вида фактически вдвое превышает аналогичные показатели двух других видов (рисунок, з).

Система спаривания всех видов – факультативная полигиния, причем различий в частоте полигинии между разными видами нет [судя по результатам наших исследований, сопоставленных с литературными данными (Опаев, 2006; 2008)]. Таким образом, первое предсказание гипотезы Кэтчпола – о связи размера репертуара с системой спаривания – не выполняется.

Особенности территориального поведения также оказываются мало связанными со структурой песни. Камышевки дроздовидная и восточная – типичные территориальные виды. Границы устанавливаются в период распределения территорий и потом не нарушаются. Территориальная структура туркестанской камышевки более аморфна, а границы участков жестко не регламентированы (Опаев, 2006; 2008). Таким образом, направления дивергенции территориального поведения и такого показателя сложности рекламной вокализации, как размер репертуара, не совпадают.

Длительность песни различается у всех видов камышевок, однако эти различия не носят абсолютного характера: пределы изменчивости этого параметра у разных видов широко перекрываются (рис., в). Относительно самыми короткими песнями обладает камышевка туркестанская. Согласно существующими моделям объяснения эволюции песни этот факт можно трактовать как возникший вследствие увеличения значения песни для индивидуального опознавания самцами друг друга. В целом этот находим свое подтверждение. Действительно, туркестанская камышевка нередко гнездится более плотными поселениями по сравнению с другими видами (Опаев, 2008). Можно думать, в этих условиях конкуренция между самцами более напряженна. По всей видимости, это единственный случай соответствия наших данных всем рассмотренным теориям.

Таким образом, наиболее популярные из существующих ныне гипотез эволюции акустической сигнализации воробьиных птиц вообще и камышевок в частности не в состоянии в полной мере объяснить направления и уровни дивергенции этих признаков в комплексе «дроздовидная камышевка». Это позволяет нам предполагать важное значение также и случайных факторов в эволюции рекламной песни в нашей модельной группе.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (07-04-01363 и 08-04-00636).

Литература

- Онаев А.С. 2006. К эволюции социального поведения «крупных» камышевок подрода *Acrocephalus* // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН 5–6 октября 2006 года. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 190–198.
- Онаев А.С. 2008. Социальная организация и гнездовая биология туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833) // Поволжск. экол. журн. №4. С. 304–316.
- Онаев А.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. 2009. Морфологическая дифференциация и географическая изменчивость дроздовидной (*Acrocephalus arundinaceus*), восточной (*A. orientalis*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок (Sylviidae, Passeriformes) // Зоол. журн. Т. 88. № 7. С. 871–882.
- Baker M.C., Baker M.S.A., Tilghman L.M. 2006. Different effects of isolation on evolution of bird songs: examples from island–mainland comparison of three species // Biol. J. Linn. Soc. V. 89. P. 331–342.
- Catchpole C.K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex song among European warbler of the genus *Acrocephalus* // Behaviour. V. 74. № 1-2. P. 149–166.
- Irvin D.E., Thimgan M.P., Irvin J.H. 2008. Call divergence is correlated with geographic and genetic distance in greenish warbler (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity in signal evolution? // J. Evol. Biol. V. 21. P. 435–448.
- Jilka A., Leisler B. 1974. Die Einpassung dreier Rohrsangerarten (*Acrocephalus schoenobaenus*, *A. scirpaceus*, *A. arundinaceus*) in ihre Lebensraume in bezug auf das Frequenspektrum ihrer Reviergesange // J. Ornithol. Bd. 115. N. 2. S. 192–212.
- Price T. 2008. Speciation in birds. Colorado. 470p.

**ВЗАИМОСВЯЗЬ СОЦИАЛЬНОГО СТАТУСА ОСОБИ,
ПОВЕДЕНИЯ И АКТИВНОСТИ СИСТЕМЫ ГИПОТАЛАМУС-
ГИПОФИЗ-НАДПОЧЕЧНИКИ У САМЦОВ
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО КОТА (*PRIONAILURUS BENGALENSIS*
EUPTILURA)**

Е.В. Павлова, С.В. Найденко

Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

E-mail: pavlike@mail.ru

Встреча и объединение незнакомых особей в более или менее постоянные группы, часто сопровождается установлением доминантно-подчиненных отношений. Взаимодействия животных в этот момент носят, как правило, напряженный и непредсказуемый характер и могут действовать как стресс-факторы. При этом на основе всегда имеющейся эколого-физиологической разнокачественности особей складывается неоднозначная реакция на социальные контакты с партнером (Шилов, 1984). У животных, ведущих социальный образ жизни, все большее внимание отводят роли активности системы гипоталамус-гипофиз-надпочечники (ГГНС) в формировании структуры социальных взаимоотношений (Creel et al., 1992, 1997; DeVries et al., 1996; Martinez et al., 1998; Goymann et al., 2001; Stavisky et al., 2001). В результате получены крайне противоречивые результаты, прежде всего, в отношении базальной активности и реактивности ГГНС у животных разного ранга. Так, одни авторы отмечают более высокий базальный уровень глюкокортикоидов у подчиненных особей (Goymann et al., 2001), другие свидетельствуют в пользу того, что постоянно высокий уровень глюкокортикоидов характерен для доминантных особей (Creel et al., 1992, 1997; Barrett et al., 2002), третьи предполагают, что связь между базальными концентрациями глюкокортикоидов и социальным рангом особи существует только в группах с нестабильными взаимоотношениями между животными (Stavisky et al., 2001). Возможно, проблема получения таких неоднозначных результатов кроется в некорректном выделении характеристик социальных взаимодействий, играющих ключевую роль в активации ГГНС животных. Как правило, в качестве таких характеристик социальных контактов, независимо от особенностей этологической структуры, выделяют агрессивные контакты и элементы подчиненного поведения, реже другие формы взаимодействий (Bronson, Eleftheriou, 1964; Louch,

Higginbotham, 1967). При этом, определенный характер социальных контактов, ведущий к активации надпочечников, для того или иного вида, может зависеть от способов формирования и сохранения иерархической структуры (Sapolsky, 1990; Bercovitch, 1988; Abbott, 1984; Harcourt, 1987). Эти различия обуславливают разную цену за доминирование и подчинение, разную выгоду при высоком и низком ранге, а следовательно, и разную реакцию ГГНС у высоко- и низкоранговых особей в ответ на социальные контакты разного рода (Abbott et al., 2003). Несмотря на достаточное детальное изучение взаимосвязи между социальной структурой и активностью ГГНС у социальных видов, существует сравнительно немного исследований в этой области на видах ведущих одиночный образ жизни, среди которых практически отсутствуют представители хищных млекопитающих (Bronson et al., 1964; Popova, Naumenko, 1972; Мошкин и др., 2001). Однако, даже у малосоциальных видов взаимодействия между животными крайне важны, и в отдельных случаях могут приводить у них к полному подавлению размножения (Wielebnowski et al., 2002). Дальневосточный лесной кот - редкий и практически неизученный представитель семейства кошачьих. Согласно крайне отрывочным данным для этого вида типична пространственная и социальная структура одиночного хищника (Юдина, Юдин, 1991). Контакты между особями редки и не всегда предсказуемы, в отдельных случаях сопровождаются жесткими агрессивными взаимодействиями, что может служить причиной активации ГГНС животных.

Цель. Оценить взаимосвязь социального статуса особи с поведением и активностью надпочечников у самцов дальневосточного кота.

Методы. Работа была проведена НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН в 2007–2009 гг. На основе динамики уровня иммунореактивных веществ, связывающихся с антителами к тестостерону (далее ИРВ-тестостерон), был выделен период покоя репродуктивной системы (с сентября по ноябрь). В этот период каждый год в течение 2 лет было сделано по 12 ссаживаний между 4-мя половозрелыми самцами дальневосточного кота (всего 24 ссаживания (n (самцов)=8)). Наблюдения за социальным поведением животных проводили в вечернее время суток (с 19.00 ч по 23.00 ч) с использованием метода непрерывной регистрации данных. Ссаживания проводили в вольерах площадью 16 м². Один из зверей выступал резидентом, второй – интродером. Кроме этого, в каждом

отдельном ссаживании мы выделяли доминанта и подчиненного. Учитывая особенности социального конфликта у дальневосточного кота, мы определяли статус животного на основе частоты защитного и подчиненного поведения (в дальнейшем обозначаемого как «защитное поведение»), а также на основе частоты защитной вокализации. Животное, у которого сумма частот этих форм поведения была выше, считался подчиненным, а его партнер – доминантом. Для оценки уровня «стрессированности» самцов-резидентов после взаимодействия с партнером были собраны образцы экскрементов в течение 3-х суток до (контроль) и после ссаживания животных, каждые 3–4 ч. При помощи иммуноферментного анализа с использованием коммерческих наборов («Иммунотех», Москва) в экскрементах был измерен уровень иммунореактивных веществ, связывающихся с антителами к кортизолу (далее ИРВ-кортизол).

Результаты. Социальный статус у самцов дальневосточного кота устанавливался через агрессивные взаимодействия, в ходе которых выявлялся победивший самец (доминант). Удержание статуса не всегда сопровождалось жесткими агрессивными контактами (дракой). Как правило, доминант никогда не избегал агрессивных взаимодействий, однако, далеко не всегда был инициатором последних, особенно в случае если он находился не на своей территории. При этом, доминант никогда не демонстрировал подчиненного поведения, и некоторых форм защитной вокализации, такой как, например, «вой». Подчиненный зверь мог выступать инициатором драки, особенно в случае если он был хозяином территории, но никогда не побеждал в ней. Низкоранговый самец демонстрировал элементы подчиненного поведения и часто использовал один из типов защитной вокализации – «вой», способствующий предотвращению не только любых контактов с партнером, но и предупреждающий любое уменьшение дистанции между животными.

Установление и удерживание иерархического статуса, при взаимодействии животных, было связано с реактивностью ГНС самца-резидента. Так, значения ИРВ-кортизол были достоверно выше на 2-е сутки после взаимодействия животных у резидента-доминанта (Wilcoxon Matched Pairs Test: $n=8$; $Z=2,1$; $p<0,05$), но не у резидента-подчиненного ($n=8$; $Z=0,56-0,7$; ns).

В парах, где самец-резидент являлся доминантом, а самец-интродуцент подчиненным, частота ориентировочно-исследовательского (Wilcoxon Matched Pairs Test: $n=8$; $Z=0,47$; ns) и маркировочного поведения ($n=8$; $Z=1,10$; ns) не различалась между партнерами, при

этом частота комфортного поведения была достоверно выше у доминанта ($n=8$; $Z=2,95$; $p<0,05$). В социальных контактах между партнерами уровень агрессивного (Wilcoxon Matched Pairs Test: $n=8$; $Z=2,12$; $p<0,05$) и опознавательного поведения ($n=8$; $Z=3,30$; $p<0,05$) был достоверно выше у доминанта-резидента, чем у подчиненного-интродера.

В парах, где самец-резидент был подчиненным, а самец-интродер доминантом, частота ориентировочно-исследовательского ($n=8$; $Z=3,16$; $p<0,05$) и маркировочного поведения ($n=8$; $Z=2,98$; $p<0,05$) были достоверно ниже у подчиненного самца, чем у доминанта, а частота комфортного поведения ($n=8$; $Z=1,07$; ns) достоверно не различалась. Во время социальных взаимодействий частота агрессивных ($n=8$; $Z=0,65$; ns) и опознавательных контактов ($n=8$; $Z=0,14$; ns) достоверно не различалась у самцов разного статуса, а частота защитного поведения ($n=8$; $Z=2,43$; $p<0,05$) была выше у подчиненных. Также резидент-подчиненный чаще, чем интродер-доминант демонстрировал защитную вокализацию ($n=8$; $Z=3,42$; $p<0,05$).

Таким образом, установление и удержание высокого иерархического статуса в ходе социальных контактов было сопряжено с высокой частотой проявления определенных форм поведения у самца-резидента (маркировочного, ориентировочно-исследовательского, опознавательного и агрессивного), в сравнении с самцом-интродером, а также с высоким уровнем активности ГГНС у доминантного самца-резидента, в сравнении с подчиненным самцом-резидентом.

Обсуждение. Таким образом, самцы дальневосточного лесного кота, доминировавшие в социальных взаимодействиях, испытывали кратковременный «стресс» (выражающийся в увеличении уровня ИРВ-кортизол в экскрементах животных) от социального контакта с партнером. Можно предполагать, что активация определенных поведенческих паттернов у доминантов (увеличение частоты опознавательного, маркировочного, агрессивного и ориентировочно-исследовательского), в условиях социального конфликта с конкурентом, требует значительных энергетических затрат, сопряженных с изменениями в метаболизме, вызванными активацией ГГНС. Полученные результаты соотносятся с данными по другим видам млекопитающих, для которых высокий уровень активности ГГНС у особей с высоким иерархическим статусом рассматривается в качестве платы за «доминовение», за необходимость удерживать и утверждать свой ранг, участвуя в различных социальных взаимо-

действиях, в том числе агрессивных (Creel et al., 1992, 1997; Barrett et al., 2002).

Работа выполнена при поддержке грантов ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282) и грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1792.2009.4

Литература

- Мошкин М.П., Чабовский А.В., Герлинская Л.А., Попов С.В., Завьялов Е.Л., Попов В.В., Попов А.В., Колосова И.Е. 2001. Стресс и социальное поведение в природной популяции тамарисковых песчанок // Докл. РАН. Т. 378. № 5. С. 712-714.
- Шилов И.А. 1984. Стресс как экологическое явление // Биологический факультет МГУ. Т. LXIII. вып.6.
- Юдина Е. В., Юдин В. Г. 1991. Аспекты биологии разведения снотовидной собаки, барсука, рыси и дальневосточного кота.
- Abbott D.H. 1984. Behavioral and physiological suppression of fertility in subordinate marmoset monkeys // *Am. J. Primatol.* V. 6. P. 169-186.
- Abbott D.H., Keverne E.B., Bercovitch F.B., Shively C.A., Mendoza S.P., Saltzman W., Snowdon C.T., Ziegler T.E., Banjevic M., Garland T., Sapolsky R.M. 2003. Are subordinate always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates // *Hormones and Behavior.* V. 43. P. 67-82.
- Barrett G.M., Shimizu K., Bardi M., Asaba S., Mori A. 2002. Endocrine correlates of rank? Reproduction and female – directed aggression in male Japanese macaques (*Macaca fuscata*) // *Hormones and Behavior.* V. 42. P. 85-96.
- Bercovitch F.B., 1998. Coalitions, cooperation and reproductive tactics in adult male savannah baboons // *Anim. Behav.*, V.36. P. 1198-1209.
- Bronson F.H., Eleftheriou B.E. 1964. Chronic physiological effects of fighting in mice. *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 4. P. 9–14.
- Creel S. et al. 1992. Behavioral and endocrine mechanisms of reproductive suppression in Serengeti dwarf mongooses. *Anim. Behav.* V. 43. P. 231–245.
- Creel S., Creel N.M., Michael G. L., Steven L., Monfort D.S.L. 1997. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates // *Behavioral Ecology.* V. 8. № 3. P. 298-350
- Creel S., 2001. Social dominance and stress hormones // *Ecology & Evolution.* V. 16. No 9. P. 491-497.
- De Vries A.C., De Vries M.B., Taymans S.E. and Carter C.S. 1996. The effects of stress on social preferences are sexually dimorphic in prairie voles // *Neurobiology.* V. 93. P. 11980-11984.
- Goyman W., East M.L., Washter B., Honer O.P., Mostl E., Vant Hof T.J., Hofer H. 2001. Social, state-dependent and environmental modulation of faecal

- corticosteroid levels in free-ranging female spotted hyenas // *Proc. R. Soc. Lond.* V. 268. P. 2453-2459.
- Harcourt A.H.* 1987. Domunance and fertility among female primates // *J.Zool.(Lond.)*, V.213. P.471-487.
- Louch C.D., Higginbotham M.* 1967. The relation between social rank and plasma corticosterone levels in mice // *Gen. Comp. Endocrinol.* V. 8. P. 441-444.
- Martinez M., Calvo-Torrent F., Pico-Alfonso M.A.* 1998. Social defeat and subordination as models of social stress in laboratory rodents // *Aggressive behavior.* V. 24. P. 241-256
- Popova, N.K. and Naumenko, E.V.* 1972. Dominance relations and the pituitaryadrenal system in rats // *Anim. Behav.* V. 20. P.108-111.
- Sapolsky R.* 1990. Adrenocortical function, social rank and personality among wild baboons // *Biol. Psychiatry.* V.28. P. 862-878.
- Stavisky R.C., Adams M.R., Watson S.L., Kaplan J.R.* 2001. Dominance, cortisol and behavior in small groups of female cynomogus monkeys (*Macaca fascicularis*) // *Hormones and behavior*, V. 39. P. 232-238.
- Wielebnowski N.C., Ziegler K., Wildt D.E., Lukas J., Brown J.L.* 2002. Impact of social management on reproductive, adrenal and behavioural activity in the cheetah (*Acinonyx jubatus*) // *Anim.Cons* V. 5. P. 291-301.

**ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ
ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ
ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L.)**

С.В. Павлова, А.А. Распопова

Лаборатория популяционной экологии

E-mail: swpavlova@mail.ru

При обсуждении «проблемы вида» вопросы о его целостности и подразделенности являются наиболее важными (Reydon, 2004). В классе млекопитающих можно найти множество примеров внутривидовой подразделенности, начиная от клинальной изменчивости фенотипов и заканчивая различными морфотипами и кариоформами. Уникальной моделью для изучения уровней внутривидовой подразделенности является обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L., 1758) – вид насекомоядных млекопитающих, обладающий исключительной вариабельностью кариотипа. Внутривидовая хромосомная изменчивость у *S. araneus* обусловлена наличием структурных перестроек по типу Робертсоновских (центрических) слияний или разделений хромосом, за счет чего диплоидное число хромосом в кариотипе варьирует от $2n=20$ до $2n=33$ при постоянном числе хромосомных плеч $NF=40$. Территориальные группировки популяций с общим по происхождению набором диагностических хромосом, акроцентриков и метацентриков, представляют у *S. araneus* хромосомные расы (Hausser et al., 1994). На ареале от Британских островов до Байкала известно более 70 парапатрических внутривидовых хромосомных рас (Wojcik et al., 2003; Fredga, 2007; Orlov et al., 2007).

На территории России к настоящему времени выявлено распространение 23 хромосомных рас (Павлова и др., 2006; Щипанов и др., 2009б). В местах контактов хромосомных рас образуются различные по типу и структуре гибридные зоны. К началу нынешнего столетия было изучено 14 межрасовых гибридных зон *S. araneus*, расположенных, в основном, на территории Западной Европы (Searle, Wojcik, 1998), и лишь одна из них – между расами Новосибирск и Томск в Западной Сибири относилась к территории России (Анискин, Лукьянова, 1989).

За последние десять лет интерес ученых к уточнению границ распространения хромосомных рас и обнаружению новых зон их контакта и гибридизации на территории России значительно возрос. Булатовой с соавторами (Bulatova et al., 2007) была детально

описана пространственная и генетическая структура гибридной зоны между расами Москва и Селигер, расположенная в европейской части России в верховьях Волги. Исследования в этой зоне были проведены согласно всем правилам и протоколам международного Комитета по цитогенетике *Sorex araneus* ISACC (Searle et al., 1991), и было показано, что гибридная зона Москва-Селигер является самой узкой из известных (шириной менее 2 км) и относится к типу напряженных гибридных зон (tension zone). В то же время она является бимодальной зоной (т.е. с преобладанием особей родительских рас над гибридами). Изучение хода мейоза у самцов всех кариотипических категорий (гомозигот, простых и сложных гетерозигот) не выявило каких-либо значимых различий в степени фертильности гибридного потомства, по сравнению с особями чистых рас (Павлова и др., 2007).

Орловым с соавторами (Орлов и др., 2007; Борисов и др., 2009) было обнаружено место контакта трех хромосомных рас Москва-Западная Двина-Селигер в центральной России. Дальнейшие исследования в этой зоне позволили выявить гибридов между расами Москва и Западная Двина (Щипанов и др., 2009б). Также на Европейской территории были обнаружены зоны контакта и гибридизации рас Кириллов – Мантурово (Orlov et al., 2007), Кириллов – Печора (Щипанов и др., 2008в) и Серов-Юрюзань (Щипанов и др., 2009б).

А.В. Поляковым (2008) в ходе исследований в Западной Сибири было показано, что раса Новосибирск на западе своего ареала гибридизирует с уральской расой Серов, а раса Томск на востоке формирует гибридную зону с расой Стрелка.

В то же время, несмотря на значительные успехи в локализации зон контакта и гибридизации внутривидовых хромосомных рас обыкновенной бурозубки *S. araneus*, на территории России остается еще достаточно много «белых пятен» где неизвестна даже расовая принадлежность населения *S. araneus*. До недавнего времени, ввиду труднодоступности для исследователей, малоизученным в этом плане был северо-восток России. Однако в последнее время группе ученых под руководством Н.А. Щипанова удалось получить значительный материал о распространении хромосомных рас *S. araneus* на этой территории.

В ходе исследований в этом регионе было показано, что семь хромосомных рас: Канин, Ягры, Печора, Кириллов, Мантурово, Сок и Серов парапатрически сменяют друг друга условно с северо-запада на юго-восток (Щипанов и др., 2009а). При этом ареалы этих рас

значительно различаются по своим размерам. Так, например, южная находка расы Сок приурочена к островным лесам Саратовского Заволжья (Щипанов и др., 2002), тогда как северная точка ее обнаружения расположена в средней тайге близ Йошкар-Олы (наши данные). Небольшую территорию, судя по всему, занимают расы Канин и Ягры, однако этот факт требует дальнейших исследований.

Чем может быть обусловлена внутривидовая дифференцировка обыкновенной бурозубки с эволюционной точки зрения и что может ограничивать распространение той или иной расы по ареалу вида?

Исследования молекулярно-генетической изменчивости *S. araneus* с помощью таких маркеров как митохондриальная ДНК, микросателлитные последовательности и изоформы белков показали, что их меж- и внутривидовая изменчивость значительно превышает межрасовую (Anderson et al., 2004, 2005, Lugon-Moulin et al., 2000). Сходная картина была обнаружена и нами при оценке изменчивости гена цитохрома b у *S. araneus* таких хромосомных рас как Сок, Москва, Мантурово, Печора, Кирилов, Серов. На основе этого можно предполагать, что границы между хромосомными расами не представляют значительной преграды для потока генов, а популяционная структура вида у *S. araneus* может оказывать большее влияние на внутривидовую изменчивость, чем расовая структура.

В выборках была отмечена большая доля особей с общими для нескольких рас гаплотипами, однако значимая корреляция генетической и географической дистанций между ними отсутствовала, за исключением наиболее удаленной, «островной» популяции расы Сок. Также отсутствовала корреляция генетической дистанции (Евклидова дистанция с наиболее обычным гаплотипом) с частотой встречаемости гаплотипов.

Таким образом, можно выдвинуть предположение, что расселение *S. araneus* по нынешнему ареалу и возникновение рас происходило достаточно быстро, и относительно недавно. Кроме того – это расселение происходило на основе нескольких матрилиний, сохранившихся в разрозненных рефугиумах и неоднократно перемещавшихся еще до разделения вида на расы.

Поток генов между популяциями может обеспечиваться миграцией особей смещенной в сторону самок, что было показано ранее (Fivaz et al., 2003) для *S. antinorii* (до недавнего времени *S. araneus*, раса Valais). При изучении демографии *S. araneus* одной из восточно-европейских популяций (раса Москва) с помощью ловчих кону-

сов также была обнаружена неожиданно большая доля размножающихся самок в населении, что говорит об их высокой подвижности (Щипанов и др. 2008б).

Распространение хромосомных рас, как было показано в работе Быстраковой и др. (Bystrakova et al., 2003), могут ограничивать физико-географические преграды (крупные водные артерии, горы). Однако к настоящему времени увеличение числа точек отлова *S. araneus* с кариотипически подтвержденной принадлежностью к хромосомной расе, выявило отсутствие, сколь бы то ни было значимых, физико-географических преград на пути расселения особей различных рас (Щипанов и др., 2008а,в; 2009а,б).

В ходе исследований в гибридной зоне Москва–Селигер Щипанов с соавторами (2008в) пришли к выводу, что распространение хромосомных рас может ограничивать различный тип расселения особей на границе и внутри ареала расы. И вероятно именно за счет этого хромосомные расы могут поддерживать целостность своих ареалов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (08-04-00553), ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009–2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282) и Грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-1155.2009.4).

Литература

- Анискин В.М., Лукьянова В.М. 1989. Новая хромосомная раса и анализ гибридной зоны двух кариоморф *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // ДАН. 39. С. 1260-1262.
- Борисов Ю.М., Ковалева А.А., Ирхин С.Ю., Орлов В.Н. 2009. Зоны контакта и совместного обитания трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) на юге Валдайской возвышенности // ДАН. Т. 428. №2. С. 275-277.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Окулова Н.М., Ирхин С.Ю., Борисов Ю.М. 2007. Хромосомные «системные мутации» в популяциях обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Insectivora) бассейна верхней Волги // ДАН. Т. 415. №3. С. 418-421.
- Павлова С.В., Булатова Н.Ш., Щипанов Н.А. 2007. Цитогенетический контроль гибридной зоны двух хромосомных рас *Sorex araneus* перед сезоном размножения // Генетика. Т. 43. №12. С. 1619-1626.
- Павлова С.В., Быстракова Н.В., Булатова Н.Ш., Наджафова Р.С., Поляков А.В. 2006. Материалы к кадастру хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (в пределах России) // Биогеография. Вып. 13. М. С. 42-59.

- Поляков А. В. 2008. Гибридные зоны хромосомных рас обыкновенной бурозубки Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 5. С. 773–777.
- Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Павлова С.В., Демидова Т.Б. 2009а. Ареалы хромосомных рас и новые гибридные зоны обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на Европейском Северо-востоке России // Всероссийская конференция с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар, Республика Коми, 16-20 ноября 2009 г. С. 142-144.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Щипанов А.Н. 2009б. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журнал. Т. 88. № 8. С. 975-989.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Бобрецов А.В., Демидова Т.Б. 2008в. Хромосомные расы обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на Европейском северо-востоке. Ограничивают ли физические преграды их распространение? // ДАН. Т. 422. № 5. С. 714-717.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Опарин М.Л. 2002. Островная популяция расы Сок обыкновенной бурозубки (*Investivora*: Mammalia) на южной границе ареала // Докл. АН. Т. 386. № 3. С. 427-429.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В. 2008а. Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации. Может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. Т. 44. № 6. С. 734-745.
- Щипанов Н.А., Куццов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В. 2008б. Нерезидентность и расселение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журнал. Т. 87. № 3. С. 331-343.
- Andersson A.-C., Alström-Rapaport C., Fredga K. 2005. Lack of mitochondrial DNA divergence between chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus*, in Sweden. Implications for interpreting chromosomal evolution and colonization history // Molecular Ecology V.14 P. 2703-2716.
- Andersson A.-C., Narain Y., Tegelström H., Fredga K. 2004. No apparent reduction of gene flow in a hybrid zone between the West and North European karyotypic groups of the common shrew, *Sorex araneus* // Molecular Ecology V.13 P. 1205-1215.
- Bulatova N., Shchipanov N., Searle J.B. 2007. The Seliger–Moscow hybrid zone between chromosome races of common shrews – an initial description // Rus. J. Theriol. V. 6. P. 111-116.
- Fivaz F., Basset P., Lugon-Moulin N., Hausser J. 2003. Postglacial recolonization of the Valais (Switzerland) by the shrew *Sorex antinorii*: is dispersal sex-biased? A preliminary study // Mammalia. V. 68 P. 253-262.
- Fredga K. 2007. Reconstruction of the postglacial colonization of *Sorex araneus* into northern Scandinavia based on karyotype studies, and the subdivision of the Abisko race into three // Rus. J. Theriol. V. 6. P. 85-96.

- Hausser J., Fedyk S., Fredga K., Searle J.B., Volobouev V., Wojcik J., Zima J. 1994. Definition and nomenclature of the chromosome races of *S. araneus* // *Folia Zool.* V. 43. Suppl.1. P. 1-9.
- Lugon-Moulin N., Balloux F., Hausser J. 2000. Genetic differentiation of common shrew (*Sorex araneus*) population among different alpine valleys revealed by microsatellites // *Acta Theriologica.* V. 45. P. 103-117.
- Orlov V.N., Kozlovsky A.I., Okulova N.M., Balakirev A.E. 2007. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // *Rus. J. Theriol.* V. 6. P. 97-104.
- Reydon Th.A.C. 2004. Why does the species problem still persist // *BioEssays.* V. 26. P. 300-305.
- Searle J.B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. 1991. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Mem. Soc. Vaud. Sc. Nat.* V. 19. P. 13-22.
- Searle J.B., Wojcik J.M. 1998. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus*. Survey of hybrid zones // *Evolution of shrews. Bialowieza: Mammal Research Institute Polish Acad. Sci.* P. 243–253.
- Wojcik J.M., Borodin P.M., Fedyk S., Fredga J., Hausser J., et al. 2003. The list of chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // *Mammalia.* V. 67. P. 169-178.

ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ СТАФИЛИНИД (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

В.С. Пирюгин

Лаборатория почвенной зоологии и общей энтомологии

E-mail: vladimirpir@mail.ru

Пространственно-временная организация сообществ стафилинид на территории России до последнего времени мало изучена. В работах некоторых авторов (Бабенко, 1991; Шулаев, 2004; Колесникова, 2005; Тихомирова и др., 1979) изучено пространственное распределение, но при этом биотопическому распределению в этих работах уделено мало внимания. Сезонная динамика подробно изучена лишь на территории Кузнецкого Алатау (Бабенко, 1991). Цель данной работы – исследование структуры населения и сезонной динамики локальных комплексов стафилинид.

Материал собран в Окском государственном природном биосферном заповеднике (Рязанская обл.), расположенном на территории юга Мещерской низменности. Исследованный район представляет собой сильно заболоченную зандровую равнину с многочисленными озерами и низинными болотами (Приклонский, Тихомиров, 1989). В этой области длительного опускания в доледниковое время и после таяния московского ледника сформировалось зандровое поле с мощным слоем песчаных отложений. В настоящее время Мещерская низменность представляет собой типичный полесский ландшафт, для которого характерна развитая сеть речных долин и золовых (дюнных) форм рельефа междуречий.

Стационарные учетные площади располагались в сосняке лишайниковом и сосняке ландышевом в верхней части водораздельного склона, сосняке разнотравном в надтеррасной части склона водораздела, в заболоченном ольшанике с березой в притеррасной части поймы, в дубраве на прирусловом валу поймы р. Пра и на заливном лугу в центральной части речной поймы. Основным методом сбора материала был стандартизованный учёт почвенными ловушками, в качестве которых использовались пластиковые стаканы объемом 200 мл с диаметром входного отверстия 65 мм. В качестве фиксирующей жидкости использовали 4%-ный формалин. В каждом модельном биотопе была установлена линия из 10 ловушек с фиксатором – 4%-ным раствором формалина. Выборка осуществлялась ежедекадно. Модельные линии функционировали не-

прерывно с мая по октябрь 2007–2008 гг. Также проводили отбор стандартных почвенных проб площадью 0,0625 м².

При анализе видового состава и структуры населения стафилинид были выделены следующие локальные комплексы: «сосняк лишайниковый», «сосняки травяно-моховые», «дубрава», «заливной луг», «заболоченный лес» (таблица). Видовое разнообразие и средняя плотность стафилинид увеличивались вниз по склону водораздела по градиенту нарастания влажности почвы.

Для комплекса стафилинид лишайникового сосняка свойственно невысокое видовое разнообразие и низкая плотность стафилинид, а также наличие характерных видов (встречающихся только в данном биотопе) – *Anthobium fusculum* и *Platydracus stercorarius*. Ведущая роль среди стафилинид данного сообщества принадлежит *Drusilla canaliculata* (29% среди всех отмеченных здесь коротконадкрылых жуков), которая доминирует с июня по август. Другие обычные для лишайникового сосняка летом виды значительно уступают ему по плотности (*Xantholinus tricolor*, доминирующий в июне-июле, *Pl. stercorarius*, доминирующий в августе). В сентябре *Dr. canaliculata*, встречающуюся в лишайниковом сосняке в единичных экземплярах, сменяет *Bolitochara pulchra*. В октябре ведущая роль принадлежит *Anthobium fusculum*, представителю холодолюбивых Omaliinae (24% среди всех отмеченных здесь стафилинид).

Видовое разнообразие комплекса стафилинид травяно-моховых сосняков (ландышевый и разнотравный) выше, чем лишайникового сосняка, и в отличие от последнего остается относительно постоянным в разные годы. Для этих сосняков, располагающихся на транзитной позиции, несвойственно наличие характерных видов, можно лишь выделить несколько видов, типичных для всего комплекса (*Sepedophilus pedecularius*, *Xantholinus dvoraki*, *Othius subuliformis*). Ведущая роль среди данного сообщества стафилинид принадлежит весенне-осеннему виду *Anthobium atrocephalum* (68%), доминирующему в конце сентября и в октябре, а также в начале мая. Летние доминанты в разные годы отличались. Так, в 2007 году летом отмечена вспышка численности мицетофильного вида *Atheta gagatina* (до 49 экз./100 лов.-сут. в ландышевом сосняке), в 2008 *A. gagatina* практически отсутствовала, а доминировал *Staphylinus erythropterus*, в 2007 также являвшийся одним из видов-доминантов. Анализ почвенно-подстилочных проб показал, что в травяно-моховых сосняках абсолютная численность стафилинид невысокая летом – 6 экз./м² и самая большая среди исследованных биотопов осенью – 75,4 экз./м². По-видимому, травяно-моховые сосняки, благодаря бомльшей затененности, влагообеспеченнос-

Таблица. Локальные комплексы стафилинид Окского заповедника

Комплекс стафилинид	Лишайник-сосняк	Травяно-моховые сосняки	Дубрава	Луг заливной	Заболоч. лес
Кол-во видов	35	39 - 43	52	61	40
Характерные виды сообщества	<i>Anthobium fusculum</i> , <i>Platydracus stercorarius</i>	<i>Sepedophilus pedecularius</i> , <i>Xantholinus dvoraki</i> , <i>Othius subuliformis</i>	<i>Stenus humilis</i> , <i>Philonthus chalceus</i> , <i>Ischnosoma longicorne</i>	<i>Stenus calcaratus</i> , <i>Euaesthetus ruficapillus</i>	<i>Carpelimus corticinus</i> , <i>Dochmonota clancula</i> , <i>Ocyusa maura</i> , <i>Atheta terminalis</i> , <i>Atheta gyllenhalii</i>
Виды-доминанты (>5%)	<i>Drusilla canaliculata</i> , <i>Xantholinus tricolor</i> , <i>Platydracus stercorarius</i> , <i>Bolitochara pulchra</i> , <i>Anthobium fusculum</i>	<i>Anthobium atrocephalum</i> , <i>Atheta gagatina</i> , <i>Staphylinus erythropterus</i> , <i>Ocalea badia</i> , <i>Sepedophilus pedecularius</i>	<i>Drusilla canaliculata</i> , <i>Staphylinus erythropterus</i> , <i>Atheta gagatina</i> , <i>Amischa analis</i> , <i>Geostiba circellaris</i>	<i>Drusilla canaliculata</i> , <i>Arpedium quadrum</i> , <i>Stenus calcaratus</i> , <i>Staphylinus erythropterus</i> , <i>Aleochara brevipennis</i> , <i>Tachyporus pulchellus</i> , <i>Paederus riparius</i>	<i>Arpedium quadrum</i> , <i>Oxypoda acuminata</i> , <i>Paederus riparius</i> , <i>Atheta terminalis</i> , <i>Stenus immarginatus</i>
Средняя плотность, экз./100 лов.-сут.	7,3	11,25	21,7	24,9	14,15
Численность, экз./м ²	6,4* 11,2**	6* 75,4**	43,2* 70,4**		

*– почвенные пробы, взятые летом, **почвенные пробы, взятые осенью.

ти, отсутствию затопления в период весеннего разлива реки и мохового покрова из *Pleurozium schreberi*, глубиной 5–6 см, благоприятствуют зимовке стафилинид.

Комплекс стафилинид дубравы отличается высоким видовым богатством и однородной структурой населения, стабильной во времени. Это объясняется большой пищевой базой, обусловленной богатством почвы и условиями гидротермического режима. Ведущая роль принадлежит двум активным видам *Dr. canaliculata* (46%), доминирующей практически в течение всего вегетационного сезона (кроме весны и поздней осени), в отличие от лишайникового сосняка, в котором этот вид доминирует только летом, и *St. erythropterus* (28%), доминирующий с мая по июль. Также важную роль играют малоактивные стафилиниды, представленные в почвенном покрове в значительном количестве *Amischa analis*, *Geostiba circellaris* (16 экз/м² и 8 экз/м² соответственно, что составляет 18,5% и 37% от всех собранных стафилинид в подстилке дубравы). Осенью структура населения стафилинид дубравы отличается отсутствием ярко выраженного вида-доминанта.

Видовое разнообразие комплекса стафилинид заливного луга самое высокое среди всех изученных биотопов – 61 вид. Для данного комплекса свойственно наличие характерных видов (*Stenus calcaratus* и *Euaesthetus ruficapillus*). В межгодовом аспекте видовой состав сообщества, как и в дубраве стабилен. Особенностью комплекса стафилинид заливного луга является его малозаселенность в мае-начале июня в период сразу после разлива реки и поднятия уровня грунтовых вод. В данный период преимущество имеют виды, способные перемещаться по растениям и выдерживающие затопление. Этим объясняется большое количество видов представителей рода *Stenus* в мае, доминирует же в этот месяц *Stenus calcaratus*. В остальное время, когда не происходит заливания, ведущую роль играют *Dr.canaliculata* (31%) и *St.erythropterus* (от 5 до 12% в разные годы), доминирующие летом, и представитель Omaliinae *Arpedium quadrum* (34%), доминирующий осенью. На протяжении всего вегетационного сезона, за исключением периода заливания, комплекс стафилинид луга отличается самым большим видовым богатством и высокой плотностью среди изученных биотопов. При этом высокая плотность коротконадкрылых жуков обеспечивается не одним-двумя видами, как это происходит в лесных биотопах, а несколькими видами-доминантами и большим количеством субдоминантов.

Видовое разнообразие комплекса заболоченного леса невысокое – 40 видов, но чрезвычайно специфическое. Для данного комплекса отмечено большое количество характерных видов (*Carpelimus corticinus*, *Dochmonota clancula*, *Ocyusa mausa*, *Atheta terminalis*, *Atheta gyllenhalii*). Видовой состав в разные годы и в течение вегетационного сезона сильно меняется в зависимости от затопления, периодически происходящего из-за разлива реки или обильных осадков. Из-за действия этих процессов явных доминантов летом нет и обильны виды, предпочитающие столь переувлажненные участки (*Paederus riparius*, *Atheta terminalis*, *Stenus immarginatus*). Осенью же ведущую роль играют два вида – *A.quadrum* и *Oxypoda acuminata* (составляющие 36 и 29% среди всех отмеченных здесь стафилинид), их плотность достигает до 37 и 23 экз./100 лов.-сут. соответственно.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

- Бабенко А.С.* 1991. Экология стафилинид Кузнецкого Алатау. Томск: Изд-во ТГУ. 191 с.
- Колесникова А.А.* 2005. Пространственное распределение стафилинид европейского Северо-Востока России // Закономерности зональной организации комплексов животного населения на европейском Северо-Востоке (Тр. Коми научного центра УрО). Сыктывкар, 2005. С. 206-232.
- Приклонский С.Г., Тихомиров В.Н.,* 1989. Окский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР. II. М.: Мысль. С. 52-75.
- Тихомирова А.Л., Рыбалов Л.Б., Россолимо Т.Е.* 1979. Фауна и экология почвенных беспозвоночных (мезофауны) в сосновых лесах Приокско-Тerrasного заповедника // Экосистемы Южного Подмосковья. М.: Наука. С. 150-180.
- Шулаев Н.В.* 2004. Фауна и экология жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Предкамья Республики Татарстан. Автореф. канд. дисс. биол. наук. Казань: 2004. 18 с.

ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ О ГИБРИДИЗАЦИИ СОБОЛЯ И ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ ПО ТРЕМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ

С.Л. Пищулина

Лаборатория поведения и поведенческой экологии наземных
млекопитающих

E-mail: molecoldna@gmail.com

Соболь и лесная куница – хорошо изученные виды, но, несмотря на это, вопрос об их взаимоотношениях в зоне симпатрии на Северном Урале остается мало исследованным. На этой территории встречаются особи, которые характеризуются промежуточными фенотипическими признаками – кидасы, которых обычно рассматривают в качестве гибридов. Возможность гибридизации соболя и лесной куницы подтверждена экспериментально (Граков, 1974), но остаются невыясненными массовость этого явления в природе, направление переноса генетического материала и др. Кроме того, соболь и лесная куница демонстрируют значительную изменчивость морфологических признаков (Юргенсон, 1947; Язан 1962; Wolsan, 1989), что в зоне симпатрии может затруднять верное определение особей. В.Н. Павлинин (1963) сомневался в гибридном происхождении большей части особей, определяемых на Северном Урале как кидасы.

Анализ структуры мтДНК (Рожнов и др. 2010) не позволяет выявить отличий между соболем и лесной кунницей в зоне симпатрии, несмотря на существование таких отличий для этих двух видов в целом. Это свидетельствует о том, что на Северном Урале на протяжении длительного исторического периода имела место гибридизация в обоих направлениях, сопровождавшаяся взаимной интрогрессией мтДНК.

Для прояснения вопроса о ходе гибридизации в настоящее время мы приступили к анализу популяционной структуры соболей и лесных кунниц с помощью микросателлитных маркеров. В настоящее время получены данные по трем микросателлитным локусам разработанным ранее для американской куницы (Ma1, Ma18) (Davis, Strobek, 1998) и обыкновенного барсука (Me110) (Domingo-Roura, 2002). Для этих локусов было выявлено наибольшее разнообразие по числу аллелей. Также была показана эффективность использования этих локусов для оценки генетического разнообразия лесной куницы в Европе (Pilot et al. 2007; Kyle et al. 2003).

Таблица.2. Средняя вероятность отнесения особей соболя и лесной куницы из разных географических регионов и кидасов к одной из двух обособленных генетических групп (Structure 2.2)

Группа, географический регион и число гаплотипов	Средняя вероятность отнесения экземпляров в группе к выделенным кластерам	
	куница	соболь
Куницы Европа - 9	0.968	0.032
Куницы Урал - 15	0.839	0.161
Кидасы - 20	0.532	0.468
Соболи Урал - 17	0.210	0.790
Соболи Якутия - 10	0.070	0.930

пользовали программу Arlequin Ver. 3.11 (Excoffier et al. 2005) (анализ на основе оценки длин аллелей как качественных признаков) и программу STRUCTURE 2.2 (Pritchard et al. 2000) для выяснения популяционной структуры (оценка частот аллелей в каждом локусе).

Выявлено, что совокупная выборка очень четко разделяется на две группы. При большем заданном числе групп (анализ с использованием Structure 2.2) была видна искусственность выделения дополнительных групп на гистограммах распределения экземпляров (рис. 1 Б, В). Распределение на две группы, выделенных апостериорно, происходит следующим образом: к одной из них с вероятностью более 90% оказываются отнесены лесные куницы из Восточной Европы, ко второй также с вероятностью более 90% – соболи из Якутии. Уральские представители соболей и лесных куниц большей частью оказываются отнесенными к соответствующей группе из зоны аллопатрии. Кидасы с равной вероятностью могут быть отнесены к той или иной группе (табл. 2).

Единичные особи в группах уральских соболей и куниц, относимые к другому виду (рис.1, А) – видимо являются неправильно определенными при добыче. Видимо некоторая вероятность принадлежности лесных куниц к группе соболей и наоборот, соболей к группе куниц связана с наличием в некоторых локусах таких аллелей, которые представлены и у соболей, и у лесных куниц, и являются общими для обоих видов. Но небольшое число особей имеет часть аллелей соболя и часть аллелей лесной куницы в разных соотношениях. Среди представителей из аллопатричных частей ареала только для одного якутского соболя наблюдается наличие значительной вероятности принадлежности к куньему кластеру, что

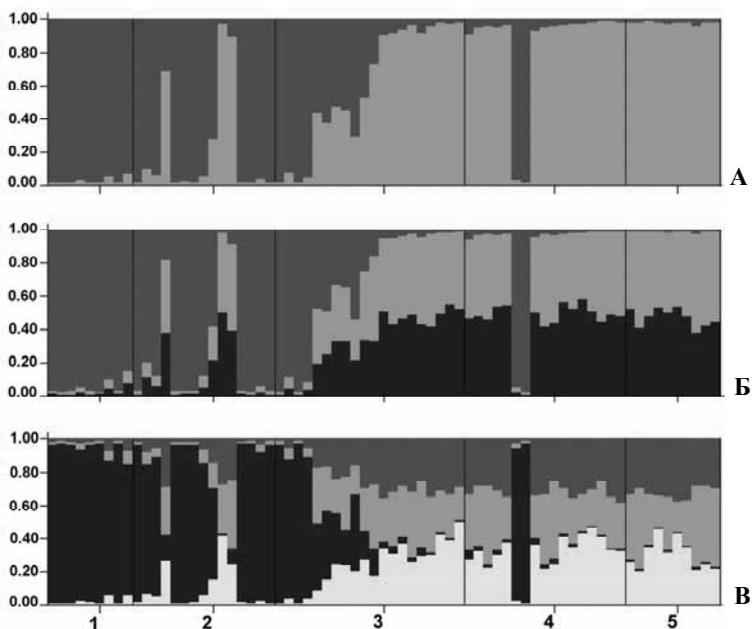


Рис.1. Вероятности принадлежности к разным генетическим группам в соответствии с исходно заданным числом таких групп (K) для 71 представителя рода *Martes* по частотам аллелей 3 микросателлитных локусов, где: 1 – куницы Европа, 2 – куницы Урал, 3 – кидас Урал, 4 – соболь Урал, 5 – соболь Якутия. А–K=2, Б–K=3, В–K=4.

возможно является лишь следствием вероятностного характера анализа данных.

На рис. 1, А представлены соотношения вероятностей принадлежности к группам в соответствии с исходно заданными группами для 71 представителя рода *Martes* (3 локуса).

Р-значения FST-критерия (Arlequin 3.11) для 71 особей, проанализированных по 3м микросателлитным локусам (Ma 1, Ma18, Mel 10), показали недостоверность отличий между куницами Урала и куницами Европы, куницами Урала – кидасами. Остальные группы по результатам данного анализа достоверно различаются. Куницы Урала высокодостоверно отличается от соболей Урала, а кидасы достоверно отличаются от соболя Урала.

В анализируемых группах распределение частот аллелей выбранных локусов соответствовало закону Харди-Вайнберга за исключением куниц Европы и куниц Урала по локусу Ma 18. Однако Европейские куницы (выборка включает Кавказских, Польских

Таблица 3. P-значения FST-критерия по трем локусам (Arlequin 3.11)

Вид	Куница Европа	Куница Урал	Соболь Урал	кидас
Куница Европа	*	*	*	*
Куница Урал	<u>0,85</u>	*	*	*
Соболь Урал	0,00	0,00	*	*
кидас	0,001	<u>0,08</u>	0,02	*
Соболь Якутия Китай	0,00	0,00	0,00	0,00

куниц, а также экземпляры из Тверской и Московской областей) – однозначно неоднородная группа, поэтому несоответствие закону Харди-Вайнберга неудивительно. А в группе куниц Урала вероятно присутствие неверно определенных особей. В остальных случаях частоты соответствовали закону Харди-Вайнберга, поэтому локус был использован. Но, видимо в нашем случае трех локусов все же недостаточно для анализа, необходимо привлекать большее их число.

Таким образом, анализ трех микросателлитных локусов позволил выявить, что по этим локусам существуют видоспецифичные аллели как для соболя, так и для лесной куницы. С помощью микросателлитных маркеров удастся выявить различия между этими видами даже в зоне симпатрии. Различия между лесной куницей и соболем с Северного Урала по краниометрическим признакам в сериях подтверждаются и проведенным нами морфометрическим анализом (Пищулина и др. 2009). Тем не менее, отдельных особей кидасов, а также некоторых соболей и лесных куниц не удастся достоверно определить как соболя или как лесную куницу с помощью генетического анализа. Таким образом, не исключено наличие в настоящее время процесса гибридизации соболя и лесной куницы в зоне симпатрии на Северном Урале. Привлечение к анализу большего числа микросателлитных локусов позволит окончательно прояснить этот вопрос.

Автор выражает глубокую признательность И.Г. Мещерскому, В.В. Рожнову, Л.В. Симакину и М. Вользану (M. Wolsan) за помощь в выполнении работы.

Работа выполнена в рамках Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие», ОБН РАН “Биологические ресурсы России: Оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга” и ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (проект №2009-1.1-221-007).

Литература

- Граков Н.Н. 1974. О видовой самостоятельности лесной куницы и соболя // Сб. научно-технической информации ВНИИОЗ. Вып. 46. С. 11-14.
- Павлинин В.Н. 1963. Тобольский соболь. Ареал, очерк морфологии, проблема межвидовой гибридизации // Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 34. 112 с.
- Пищулина С.Л., Мецгерский И.Г., Рожнов В.В. 2009. Сравнительно-краниометрическая характеристика соболя, лесной куницы и кидаса Северного Урала. Животный мир горных территорий. Материалы конференции. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 412-416.
- Рожнов В.В., Мецгерский И.Г., Пищулина С.Л., Симакин Л.В. 2010. Генетический анализ популяций соболя и лесной куницы в районах совместного обитания на Северном Урале // Генетика. Т.46 №4. С. 488-492.
- Юргенсон П.Б. 1947. Кидас – гибрид соболя и куницы // Тр. Печоро-Илычск. запов. Вып. 5. С. 145–179.
- Язан Ю.М. 1962. О морфологии и экологии куницы, соболя и кидаса Печорской тайги // Зоол. журн. Т. 41. № 8. С. 1241-1245.
- Davis C., Strobeck C., 1998. Isolation, variability and cross-species amplification of polymorphic microsatellite loci in the family Mustelidae. // Mol. Ecol. 7. P. 1776-1778.
- Domingo-Roura X. 2002. Genetic distinction of marten species by fixation of a microsatellite region. // J. Mamm. 83. № 3. P. 907-912.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. V. 1. P. 47-50.
- Kyle C.J., Davison A., Strobeck C. 2003. Genetic structure of European pine marten (*Martes martes*), and evidence for introgression with *M. americana* in England // Conserv. Genetics. 4. P. 179-188.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. P. 945-959.
- Pilot M., Gralak B., Goszczynski J., Posluszny M., 2007. A method of genetic identification of pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) and its application for faecal samples. // J. Zool. 271. P. 140-147.
- Wolsan M. 1989. Dental Polymorphism in the genus *Martes* (Carnivora: Mustelidae) and Its evolutionary significance // Acta Theriologica. V. 34. No 40. P. 545-593.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПИТАНИЯ РОТАНА *PERCCOTTUS GLENNI* DYBOWSKI, 1877 (ODONTOBUTIDAE, PISCES)

О.В. Плюснина

Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий

E-mail: ribke@yandex.ru

Несмотря на стремительное распространение ротана по водоемам Евразии, многие аспекты его образа жизни еще не достаточно изучены. Одним из таких аспектов является сезонная динамика питания ротана в различных типах водоемов. Есть лишь несколько работ, в которых отображена данная проблема (Дгебуадзе, Скомоухов, 2005; Вечканов и др, 2007; Kosco et al, 2008). Основной целью настоящего исследования было изучение сезонной динамики питания ротана в водоеме – наиболее типичном для ротана – карьере.

Материалом для работы послужили пробы ротана из карьера в черте г. Саранска, Мордовия, собранные в мае-августе 2006 года. Всего в данной работе было изучено 185 экземпляров ротана.

Карьер в г. Саранске представлял собой эвтрофированный, сильнозаросший водоем средних размеров — с шириной 10 и длиной 110 метров. Наибольшая глубина карьера была 1,7 м. Ротан — единственный представитель ихтиофауны в данном водоеме.

Для отлова ротана использовались бредень, мальковая волокуша и крючковая снасть. Для остановки процесса переваривания, весь материал фиксировался в 4% формалине сразу после поимки.

Обработка материала проводилась согласно следующим методикам (Методическое пособие ..., 1974). Все отловленные экземпляры измерялись с точностью до 0,1 см и взвешивались с точностью до 0,1 г. Устанавливалась общая фактическая масса содержимого всего желудочно-кишечного тракта и отдельных компонентов пищи. Значения отдельных видов и групп кормовых организмов в питании ротана оценивались в процентах по массе и по частоте встречаемости.

Учитывая то, что спектр питания ротана больше зависит от размеров особи, нежели от его возраста, все исследованные экземпляры были разделены на размерные группы 31–60 мм и 61–103 мм.

По частоте встречаемости в питании ротана всех размерных групп в мае преобладали планктонные организмы, они встречались у всех особей, независимо от размеров. Среди планктона встречались представители ветвистоусых (род *Bosmina*) и веслоногих

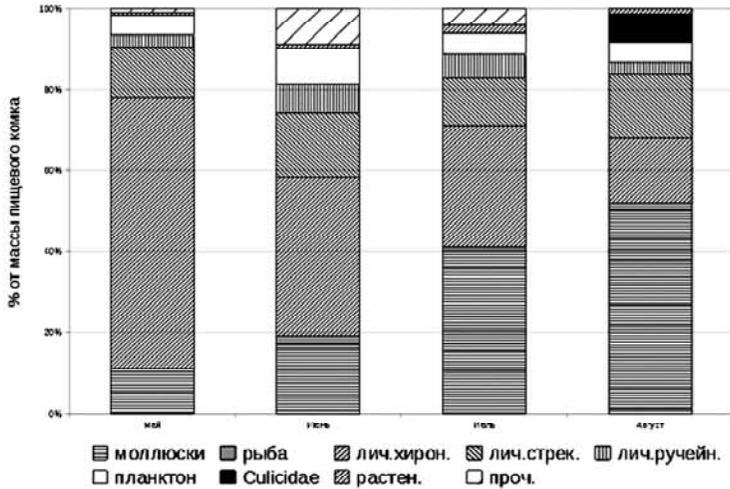


Рис.1. Спектр питания ротана размерной группы 31–60 мм в карьере г. Саранска, % по массе.

(Cyclopoidea). Так же часто в пище встречались моллюски. В июне чаще всего встречались планктонные организмы и личинки ручейников и хирономид. В июле по частоте встречаемости преобладали личинки хирономид. В августе – моллюски.

В карьере в г. Саранске в мае ротан размером 31-60 мм по массе потреблял в основном личинок хирономид (гр. *Limnochironomus* и представителей подсемейства Tanypodinae), кроме того, в состав пищи в меньших количествах входили личинки других насекомых (стрекоз, поденок) и моллюски (сем. Planorbidae) (Рис.1).

В июне и июле в карьере в размерной группе 31-60 мм происходит увеличение доли моллюсков и снижение количества личинок хирономид и ручейников.

В августе в питании ротана первой размерной группы в карьере наблюдается следующая картина: происходит увеличение доли моллюсков и снижение доли личинок хирономид.

На рисунке 2 видно, что у ротана средней размерной группы (61–103 мм из карьера на протяжении всего времени исследования с мая по август не происходит каких-либо принципиальных изменений в спектре питания. Основу пищевого комка ротана этой размерной группы по массе составляли моллюски (сем. Planorbidae, Limneidae, Valvatidae). Помимо этого, немалую роль в питании ротана из данной размерной группы играет собственная молодь.

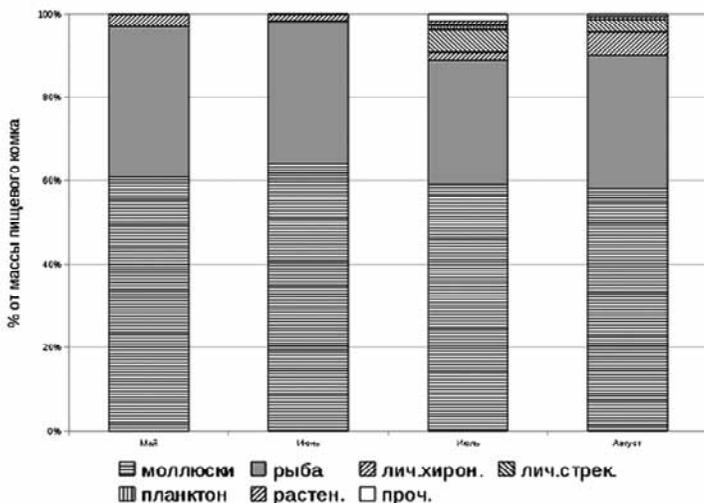


Рис.2. Спектр питания ротана размерной группы 61–103 мм в карьере г. Саранска, % по массе.

Подобные изменения в сезонном питании можно наблюдать и в системе дренажных каналов в Восточной Словакии (Kosco et al, 2008). В мае-июне наибольшую роль в питании играют личинки хирономид, в августе же их доля снижается, одновременно с этим — увеличивается доля личинок поденок. При этом авторы отмечают, что даже крупные особи почти не используют в своем питании собственную молодь.

Такая же ситуация наблюдается в Московской области — в озере Глубокое и в одном из близлежащих прудов (Дгебуадзе, Скорморохов, 2005). В начале лета в питании ротана большую роль играют личинки хирономид, а также личинки поденок, головастики, жуки. В августе в пруду начинают доминировать в питании личинки поденок, в более крупном водоеме, озере, рыба и моллюски.

В целом, сезонные изменения в питании ротана достаточно схожи даже в различных типах водоемов, в том числе и таких неспецифичных для ротана крупных водоемах, как участок водохранилища и озеро.

Таким образом, в заключение, можно сказать, что в большей степени сезонные изменения в питании ротана отмечены у особей размерами 31–60 мм. У них происходит снижение доли личинок хирономид в пище и увеличение доли моллюсков, а так же измене-

ние группового состава личинок хирономид. У более крупных особей значительных изменений в питании не наблюдается.

Исключительно широкий спектр питания ротана, изменение в составе питания в разные месяцы года, а так же быстрая приспособляемость к новым видам кормов безусловно является одной из главных причин широкого распространения ротана по территории России и других стран. Более детальное изучение питания ротана *Percottus glenii* в дальнейшем поможет спрогнозировать его дальнейшее распространение и разработать меры борьбы с ним в хозяйственнозначимых водоемах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (08-04-00679а) и Проекта № 5.2.1. программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

Литература

- Вечканов В.С., Ручин А.Б., Семенов Д.Ю., Михеев В.А. 2007 К экологии и распространению ротана *Percottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) в водоемах правобережья Средней Волги // Вестник Мордовского университета. № 4. С. 36-49.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О. 2005. Некоторые данные по образу жизни ротана *Percottus glenii* Dyb. (Odontobutidae, Pisces) озерной и прудовой популяций // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 9. М.: Тов-во научных изданий КМК. С.212-231.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 254 с.
- Kosco J., Manko P., Miklisova D., Kosuthova L. 2008. Feeding ecology of invasive *Percottus glenii* (Perciformes, Odontobutidae) in Slovakia // Czech J. Anim. Sci. № 53. P. 479-486.

**ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ С И О В СКОРЛУПЕ ЯИЦ
БЕЛОШЁКИХ КАЗАРОВ *BRANTA LEUCOPSIS*: НОВЫЕ
ДАННЫЕ ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ РЕСУРСОВ У
ГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ**

О.Б. Покровская¹, К.Е. Литвин¹, Б.Г. Покровский²

¹Научно-информационный центр кольцевания птиц

²Лаборатория геохимии изотопов и геохронологии ГИН РАН

E-mail: olga.b.pokrovskaya@gmail.com

Одним из наиболее интересных вопросов изучения мигрирующих птиц является вопрос о происхождении ресурсов, используемых птицами для размножения. Принято выделять две принципиально разные стратегии размножения: стратегия «капитала» (“capital” breeders) и стратегия «заработка» (“income” breeders). Стратегия «капитала» предполагает, что энергетические затраты, связанные с размножением (откладка яиц и др.), покрываются за счёт ресурсов, накопленных на зимовке и во время миграции. Птицы, придерживающиеся стратегии «заработка», получают необходимую для размножения энергию непосредственно на местах гнездования (Drent, Daan, 1980). Значительная часть видов, по всей вероятности, использует смешанную стратегию.

В последнее десятилетие для изучения происхождения ресурсов, используемых птицами при размножении, всё чаще используется метод стабильных изотопов. В большинстве случаев предметом изучения становится изотопный состав углерода и азота в различных составляющих яйца птицы (Schmutz et al., 2006). Мы решили выяснить, какие результаты может дать анализ изотопов углерода и кислорода в скорлупе яиц белошёких казарок. Такой выбор материала для нашего исследования обусловлен тем, что сбор скорлупы может проводиться уже после того, как птицы покинули гнёзда, что значительно сокращает или полностью исключает негативное влияние работ на отдельных птиц и колонию в целом, чего естественно невозможно избежать при заборе для анализа «живых» яиц (Gauthier et al., 2003; Schmutz et al., 2006).

Материал и методы. Сбор материала проводился в 2008 г. на крупной колонии белошёких казарок, расположенной в окрестностях пос. Тобседа (Колоколкова губа Баренцева моря, Ненецкий автономный округ). В начале периода размножения все яйца в гнёздах казарок были помечены разными цветами в соответствии с поряд-

ком откладки. После вылупления птенцов фрагменты скорлупы были собраны и проанализированы в лаборатории. Всего было обработано 111 образцов скорлупы из 28 гнезд. Количество яиц в одной кладке колебалось от 3 до 5.

Для определения изотопного состава углерода и кислорода в кальците скорлупы был использован комплекс аппаратуры корпорации Thermoelectron, включающий в себя масс-спектрометр Delta V Advantage и установку Gas-Bench-II. Разложение проб и стандартов КН-2, NBS-19 и IAEA CO-1 проводилось с помощью H_3PO_4 при 50°C . Значения $d^{13}\text{C}$ приводятся в промилле (‰) относительно стандарта V-PDB, значения $d^{18}\text{O}$ – в промилле относительно стандарта V-SMOW. Точность (воспроизводимость) определения $d^{18}\text{O}$ и $d^{13}\text{C}$ находится в пределах $\pm 0,2\%$.

Результаты и обсуждение. Общий разброс величин $d^{13}\text{C}$ находится в интервале от $-19,0$ до $-14,6\%$ ($d^{13}\text{C}$ средн. = $-17,0 \pm 0,8\%$) и $d^{18}\text{O}$ – от $17,7$ до $22,9$ ($d^{18}\text{O}_{\text{средн.}} = 19,9 \pm 1,4\%$). Обнаружены значительные вариации изотопного состава углерода и кислорода как внутри отдельных кладок, так и между кладками.

С точки зрения вопроса о происхождении ресурсов, наибольший интерес представляют тренды величин $d^{18}\text{O}$ и $d^{13}\text{C}$ внутри кладок.

Из 28 проанализированных кладок в 8 наблюдается непрерывный тренд обогащения тяжёлым изотопом ^{18}O (в скорлупе каждого последующего яйца величина $d^{18}\text{O}$ выше, чем в скорлупе предыдущего), а в 10 кладках только одно яйцо «выбивается» из тренда. Положительная разница между последним и первым яйцом обнаружена в 23 кладках (82%) при средней разнице $d^{18}\text{O}$ последнее - $d^{18}\text{O}$ первое = $0,95 \pm 0,19\%$. По углероду наблюдается обратная ситуация, т. е. обеднение скорлупы тяжёлым изотопом ^{13}C от первого яйца к последнему (рис.1). В 9 кладках из 28 тренд непрерывный, в 5 – с одним нарушением. Отрицательный сдвиг наблюдается в 71% кладок (20 из 28), при средней разнице $d^{13}\text{C}$ последнее - $d^{13}\text{C}$ первое = $-0,74 \pm 0,21\%$.

Для $d^{13}\text{C}$ подобные тренды были обнаружены американскими исследователями (Schmutz et al., 2006) при исследовании безжировой фракции желтка в яйцах ряда арктических гусей, гнездящихся в районе рек Юкон и Кускоквим на Аляске. При этом обеднение яиц от первого к последнему изотопом ^{13}C связывается со сменой питания: первые, более «тяжёлые» по изотопному составу углерода, яйца откладываются с использованием ресурсов, накопленных

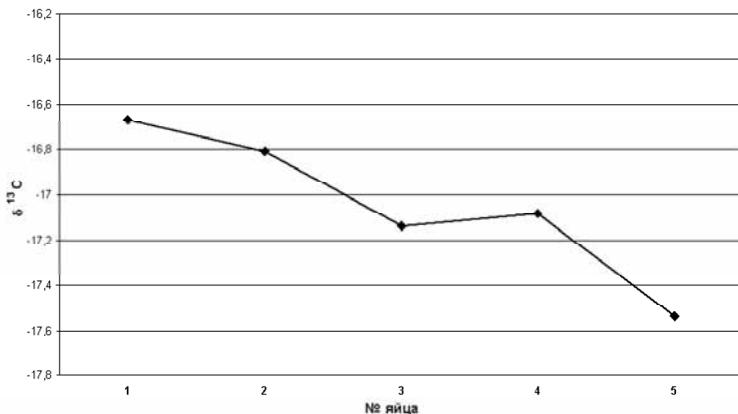


Рис. 1. Изменение изотопного состава углерода в скорлупе последовательно отложенных яиц белошёртых казарок ($n_{\text{кладок}} = 28$, $n_{\text{яйц}} = 111$).

во время миграции в процессе питания приморскими растениями, которые несколько обогащены ^{13}C по сравнению с континентальными. В свою очередь, более поздние яйца формируются за счёт использования относительно более «лёгких» по содержанию ^{13}C местных кормовых ресурсов, с чем и связана описанная выше динамика $d^{13}\text{C}$ внутри кладок.

Однако такая «диетическая» теория слабо применима к белошёртым казаркам, у которых на всём протяжении миграционного пути как правило не происходит смены питания, а в ряде случаев даже происходит обратная смена (с более «лёгких» сельскохозяйственных культур на местах зимовок и миграционных остановках в Европе к обогащённым ^{13}C растениям приморских маршей на местах гнездования). Кроме того, диетической теории противоречат и полученные тренды $d^{18}\text{O}$. Следовательно, необходимо искать другие причины полученной динамики $d^{13}\text{C}$ внутри кладок.

Многочисленные суточные наблюдения за гнездящимися самками белошёртых казарок, проведённые в Тобседе в 2004 г. Е. Н. Гуртовой (не опубликовано), показали, что с момента начала гнездования начинает сокращаться время, которое самка проводит вне гнезда. И если на момент откладки первого яйца самка проводит на гнезде в среднем не более 45% времени, то к завершению кладки этот показатель достигает 77% (рис. 2). Следовательно, в процессе откладки яиц значительно сокращается время, затрачиваемое птицей на кормёжку, а значит, и объём потребляемой пищи.

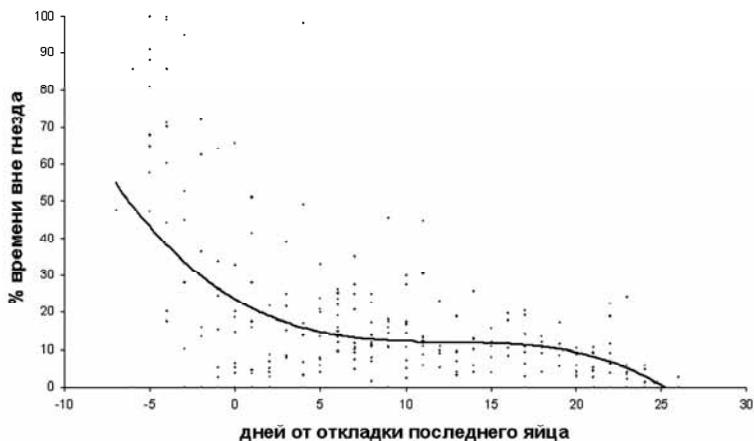


Рис. 2. Динамика среднесуточной продолжительности отлучек с гнезда самок белощёких казарок.

Учитывая тот факт, что жиры, как растительные, так и животные, сильно обеднены изотопом ^{13}C по сравнению с белками и углеводами (Галимов, 1981; Gautier et. al., 2003), мы предполагаем, что полученные тренды $d^{13}\text{C}$ обусловлены сменой используемых ресурсов. В начале гнездования, пока самка кормится достаточно длительное время, для формирования яиц ей хватает энергии, полученной непосредственно из пищи. Чем больше времени птица проводит на гнезде и чем меньше она кормится, тем больше ей приходится расходовать обеднённых ^{13}C жировых запасов, что, вероятно, и отражается на изотопном составе углерода в скорлупе яиц, отложенных позднее.

Выводы

Исходя из полученных результатов, мы предполагаем, что белощёкие казарки Баренцевоморского региона придерживаются смешанной стратегии размножения. В начале гнездового периода основным источником энергии для откладки первых яиц являются местные корма. Однако, постепенное изменение кормового поведения самки в период откладки яиц, приводит к частичной смене источника энергии и всё более интенсивному использованию внутренних ресурсов организма птицы.

Литература

- Галимов Э.М. 1981. Природа биологического фракционирования изотопов. М.: Наука. 247 с.
- Drent R.H., Daan S. 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding // *Ardea*. V. 68. P. 225-252.
- Gauthier G., Bety J., Hobson K. 2003. Are greater snow geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model // *Ecology*. V. 84. No 12. P. 3250-3264
- Schmutz J.A., Hobson K.A., Morse J.A. 2006. An isotopic assessment of protein from diet and endogenous stores: effect on egg production and incubation behaviour of geese // *Ardea*. V. 94. No 3. P. 385-398.

МОНИТОРИНГ ЗИМНЕЙ ОРНИТОФАУНЫ ЗИЛАЙРСКОГО РАЙОНА РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН (2007–2010 гг.)

П.Г. Полежанкина

Лаборатория экологии и управления поведением птиц

E-mail: IPEE.PP@gmail.com

В данной работе мы сделали попытку проследить четырёхгодичные зимние изменения обилия орнитофауны Зилайрского района Республики Башкортостан.

Приведён список видов птиц, отмеченных на территории Зилайрского района Республики Башкортостан в первую половину января 2007–2010 гг.; приведены суммарные показатели населения птиц и их изменения по годам.

Для статьи использованы данные, полученные в ходе проведения маршрутных учётов птиц в первой половине января 2007-2010 гг. Учёт относительной численности птиц проводился по методике Ю.С. Равкина (1967) с применением понижающего коэффициента В.А. Валуева (2004). Количественная характеристика обилия дана по А.П. Кузякину (1962).

Общий учётный километраж составил 94 км. Учёты проводились преимущественно в окрестностях п. Зилаир и д. Сосновка на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах. С местами и датами проведения маршрутов можно ознакомиться на сайте Башкирского республиканского орнитологического общества <http://broo.bashkiria.ru>.

Список видов приводится по Л.С. Степаняну (2003). Обилие вида приводится в экз./км² Всего в естественных ландшафтах отмечено 20 видов птиц.*

В таблице приведено сравнение обилия по годам зимующих видов птиц Зилайрского района. Прочерк означает, что в исследуемый период данный вид не был отмечен.

По итогам 2007-2010 гг. зимняя орнитофауна исследуемого района представлена птицами, относящимися к четырём отрядам: куро-, сово-, дятло- и воробьеобразные.

В 2007 г. было отмечено 13 видов, в 2008 и 2010 гг. – по 9, в 2009 г. – 14 видов. К постоянно встречающимся видам относятся

* – в числителе – цифра получена при проведении учётов по Ю.С. Равкину, в знаменателе – с использованием понижающего коэффициента В.А. Валуева.

Οαάεεα. Ιάεεα (έε./έι²) έιόβ έε άεά ία έεό έεεέέέίά έ-ά (2007–2010 ά)

№	Вид	2007	2008	2009	2010
1	Γεόαδ	0,063/0,016*	1/1	0,333/0,222	-
2	Рячэ	-	-	0,593/0,198	-
3	Μίβίίίάέί пыч	-	-	0,540/0,18	-
4	Сяэй аядэ	-	-	-	0,64/0,64
5	Жаé га	0,018/0,004	-	0,2/0,133	-
6	В'ельшй і ёпдый аядэ	1,865/1,865	7,5/7,5	3,173/2,116	2,45/2,45
7	С'іа	0,403/0,302	-	0,54/0,18	2,13/2,13
8	С'д'а	0,175/0,044	0,165/0,083	0,323/0,108	-
9	Гаéа	4,413/1,103	-	-	-
10	В'д'і	0,483/0,483	1,165/0,583	1,643/0,548	0,32/0,32
11	Рячэ ітэ	-	-	-	21,32/21,32
12	Дэé і'оáíпдэя нэ і'еá	1,173/0,293	20,555/10,278	14,65/14,65	8,53/8,53
13	Ча'д'і'аі'аэя аэчэа	-	-	0,54/0,18	-
14	Б'д'аі'аэя аэчэа	4,713/3,534	44,445/44,445	31,59/31,59	17,06/17,06
15	В'ельшэя нэ і'еá	0,150/0,038	-	-	-
16	І'аыéí'аáí'гыи	-	-	2,153/0,718	2,13/2,13
17	Ш'еáаíи á'оíáаи	-	-	22,617/7,539	-
18	Чэж	3,53/0,883	32,5/16,25	-	-
19	І'аыéí'аáí'га чэчэа	11,425/8,569	35,165/35,165	34,467/22,978	-
20	І'аыéí'аáí'гыи с'іáаэб	1,365/0,683	27/27	4,873/4,873	7,465/7,465
Γάάá ίάεεα		29,733/17,815	169,495/142,303	118,237/86,212	62,045/62,045

* - á-εεεεεá - εεεá ί'εó-áíá ί'εé ί'δé ί'δ'áááááεε ó-, óíá ίί Β.Ν. Δαάεéí, á έίáίáíáεáá - η έñί'εúέ'ίááéá ί ί'έεáβ úááί έίýóóεéáíáá. Á. Áεóááá.

большой пёстрый дятел, ворон, длиннохвостая синица, буроголовая гаичка и обыкновенный снегирь.

При использовании понижающего коэффициента, практически постоянным многочисленным видом (за исключением 2007 г.) являлась буроголовая гаичка. Во все года обычным видом являлся большой пёстрый дятел, редким – ворон. Обилие остальных видов изменялось по годам.

Литература

- Валуев В.А.* 2004. Экстраполяционный коэффициент как дополнение к учёту численности птиц по методике Ю.С. Равкина (1967) для территорий со значительной ландшафтной дифференциацией // Вестник охотоведения. М.: Т. 1. № 3. С. 291–293.
- Кузякин А.П.* 1962. Зоогеография СССР // Учён. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской. М.: Т. 109. С. 3–182.
- Равкин Ю.С.* 1967. К методике учёта птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66–75.
- Степанян Л.С.* 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: ИКЦ «Академкнига». 808 с.

РЕОРЕАКЦИЯ СЕГОЛЕТОК ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ (*SALMO TRUTTA LABRAX L.*) И ЕЁ СВЯЗЬ С ЖИЗНЕННЫМИ СТРАТЕГИЯМИ

В.Ю. Пономарева

Лаборатория поведения низших позвоночных

E-mail: ponomareva_ipee@mail.ru

Способность к активному движению – одна из главных адаптаций, направленная на обеспечение жизнедеятельности животных и позволяющая адекватно реагировать на постоянно меняющиеся условия среды обитания. У рыб, как обитателей подвижной среды, основной поведенческой реакцией, связанной с обитанием в потоке воды, является реореакция. Все другие поведенческие реакции в потоке (миграции, питание, размножение, защита от хищников и др.) осуществляются на фоне ее проявления (Павлов, 1979).

В пределах каждой популяции при реализации адаптивных норм происходит дифференциация особей по тем или иным признакам. Она наблюдается в разные периоды онтогенеза и может быть связана с расселением, освоением разных пищевых ниш, размножением и социальными отношениями. Такая дифференциация носит адаптивный характер. В данной работе мы рассматриваем дифференциацию потомства лососевых рыб в связи разделением молоди на группировки с разными стратегиями поведения – на мигрантов и резидентов, и сопровождающуюся смолтификацией и скатом в море. У лососевых, как и у других рыб, обитающих в реках, такое разделение на мигрантов и резидентов тесно связано с различиями в их отношении к течению – реореакции (Павлов и др., 1998, 2007a). Для пестряток, ведущих обычно территориальный образ жизни, важнейшей причиной начала процесса разделения на мигрантов и резидентов является недостаток ресурсов – пищи и свободной (не занятой другими особями) территории. Дифференциация на мигрантов и резидентов, как физиолого-биохимическая, так и поведенческая, начинается до появления первых визуальных признаков смолтификации. (Thorpe, 1986; Нечаев и др., 2007; Павлов и др. 2007б, 2008). Однако до сих пор остаётся неясным вопрос, когда в онтогенезе начинается процесс дифференциации и как он протекает. Объект исследования – молодь черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*, выращенная на рыбоводном заводе при высоких плотностях посадки. В этих условиях сеголетки кумжи в возрасте 5–6 мес. (за 9–10 мес. до начала смолтификации) разделяются на 2 простран-

ственные группировки – придонную и пелагическую, что обусловлено недостатком территории (площади дна): меньшая часть рыб ведёт территориальный образ жизни на дне и вытесняет большую часть особей в толщу воды. Если наблюдаемое разделение связано с последующей дифференциацией на мигрантов и резидентов, то рыбы из этих группировок должны различаться и по их отношению к течению (Павлов и др., 1998, 2007а).

Цель работы – исследование дифференциации по отношению к течению заводской молоди черноморской кумжи за год до разделения на мигрантов и резидентов. В задачи работы входило: сравнение типов реореакции, двигательной активности в реоградиенте и критических скоростей течения у молоди из придонной и пелагической группировок; а также изменение этих показателей при голодании.

Материал и методика. Исследования проводили на Племенном форелеводческом заводе “Адлер” в августе–сентябре 2008 г. Сеголеток черноморской кумжи содержали в бассейнах (7,5x0,6 м, глубина воды до 0,5 м) при плотности посадки 5000–7000 экз./м². Возраст исследуемых рыб – 5–6 мес. (стадия пестрятки); стандартная длина (от начала рыла до конца чешуйного покрова, SL) – 32–69 мм.

В работе использованы следующие показатели реореакции: критические скорости течения, тип реореакции и двигательная активность в реоградиенте (Павлов и др., 2010). Критическая скорость течения – это минимальная величина скорости, которой рыба не может сопротивляться и сносится потоком. Измерение этой скорости проводили индивидуально по стандартной методике (Павлов, 1979).

Тип реореакции показывает направление движения рыб в потоке воды относительно неподвижных ориентиров. Тип реореакции определяли в установке “рыбоход”, представлявшей собой лоток, разделённый поперечными перегородками на 13 отсеков. Особей, поднявшихся против течения в отсеки 1–6, считали показавшими положительный динамический тип реореакции (ПДТР); оставшихся в стартовом отсеке (№ 7) рыб – статический тип реореакции (СТР); а особей, сместившихся по течению в отсеки 8–13, – отрицательный динамический тип реореакции (ОДТР).

Определение двигательной активности рыб в реоградиенте проводили на установке “реоклин”, в которой создавался продольный градиент скорости течения от критического значения для исследу-

емых рыб в головной части лотка до 0,1 этой величины в конце лотка. В установку помещали группу из рыб с одинаковым типом реореакции. Показатель двигательной активности в реоградиенте представляет собой среднее число скоростных зон в установке, в которых побывала одна рыба за время наблюдения.

Результаты и обсуждение. Установлено, что для рыб придонной группировки по сравнению с рыбами пелагической группировки характерны: более высокие критические скорости течения (рис. 1); пониженная двигательная активность в реоградиенте; среди них доля особей со статическим типом реореакции выше (рис. 2), что соответствует территориальному образу жизни пестряток в есте-

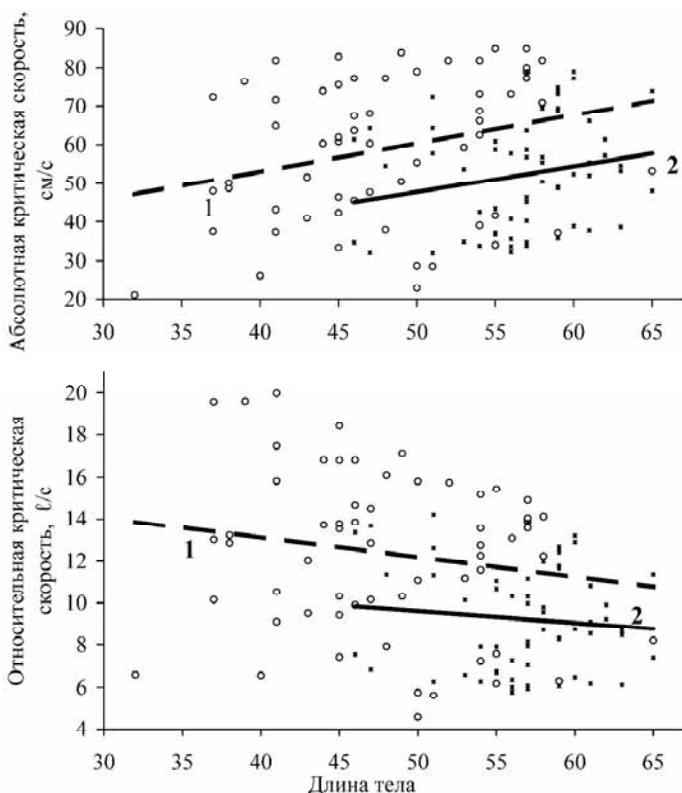


Рис. 1. Абсолютные (а) и относительные (б) критические скорости течения у сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из разных группировок. Группировки: 1 – придонная, 2 – пелагическая. Линиями показаны графики линейной аппроксимации (тренды).

ственной среде. Как было уже указано, основной причиной разделения на мигрантов и резидентов у лососевых, в том числе и у черноморской кумжи, является недостаток ресурсов в местах обитания – пищи и свободной территории. При заводском содержании у сеголеток черноморской кумжи в возрасте 5–6 мес. наблюдается разделение по поведению на 2 группировки, вызванное недостат-

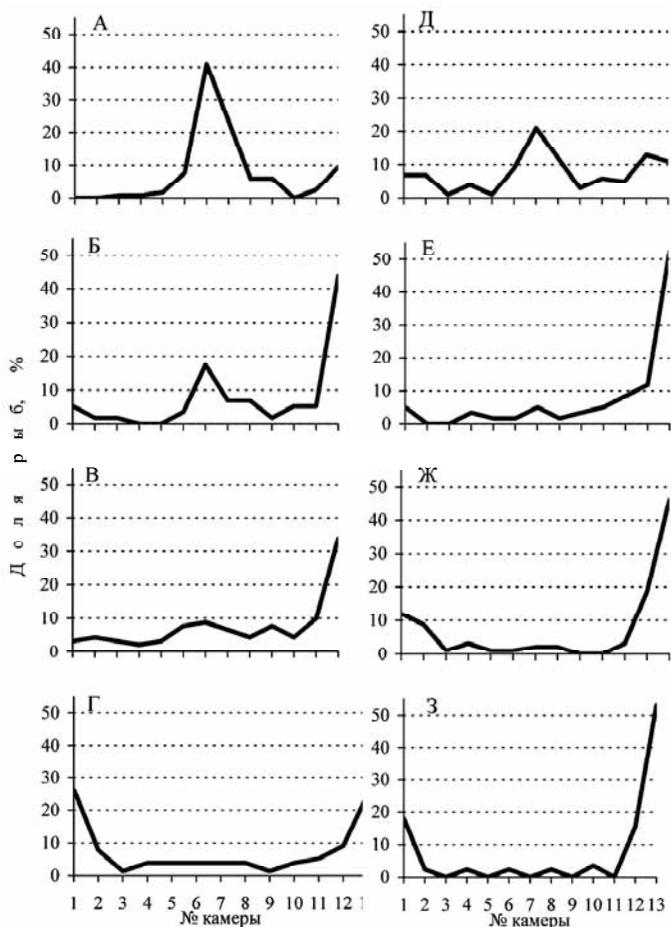


Рис. 2. Распределение сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* по отсекам установки «рыбоход» в зависимости от продолжительности голодания: а-г – придонная группировка, д-з – пелагическая группировка; а, д – сытые рыбы; б, е – 2-е сут. голодания; в, ж – 5-е сут. голодания; г, з – 10-е сут. голодания.

ком территории. У сытых рыб из пространственно разделённых группировок наблюдается различие в отношении к течению по всем проанализированным показателям реореакции.

Это может быть связано как с их образом жизни (в толще воды или у дна), так и с будущим разделением на мигрантов и резидентов. Есть ли у молоди черноморской кумжи в этом возрасте признаки такого разделения позволили установить эксперименты, проведённые на голодающих рыбах. Голодание изменило отношение к потоку как у придонной, так и у пелагической молоди черноморского лосося. На вторые сутки голодания, при сниженной двигательной активности, они начали скатываться вниз по течению – уменьшилось число рыб со статическим типом реореакции, выросло, особенно у придонных, число рыб в нижних камерах рыбохода. Такое поведение направлено на экономию энергетических затрат при плавании. На 5-е сутки голодания рыбы начинали искать новое место обитания – их двигательная активность превзошла тот уровень, который наблюдался у сытой молоди, увеличилось число особей, перемещавшихся против течения. К десятым суткам двигательная активность в реоградиенте у рыб обеих группировок достигла максимума в эксперименте. Практически не осталось рыб, проявляющих статический тип реореакции (рис. 2). Длительное отсутствие пищи – мощный стимул к изменению места обитания, то есть отказа от территориального поведения. Однако направление расселения рыб из разных группировок оказалось разным. Рыбы из придонной группировки разделялись на 2 равные части: одни двигались по течению, другие – против. Такое поведение в естественной среде приведёт к тому, что, как минимум, половина рыб этой группировки останется в реке. У пелагической группировки подавляющее большинство рыб уходило из непригодного для обитания места вниз по течению, что существенно увеличивает вероятность их миграции в море. Следовательно, особи из пелагической группировки, находившиеся в условиях недостатка такого ресурса, как места обитания (территория), в большей степени проявляют поведение, характерное для будущих мигрантов; а особи из придонной группировки, обеспеченные необходимыми ресурсами (пищей и территорией), в большей степени, чем пелагические рыбы, проявляют поведение, характерное для будущих резидентов.

Таким образом, длительное обитание в условиях разной обеспеченности ресурсами (в частности, территории) уже в возрасте 5–6 мес., то есть задолго (за 9–10 мес.) до начала смолтификации изменяет отношение молоди кумжи к течению и вероятность проявления той или иной жизненной стратегии.

Благодарности. Работа выполнена при участии академика Д.С. Павлова и В.В. Костина. Автор также выражают благодарность сотрудникам форелеводческого завода “Адлер” – В.А. Янковской, Е.В. Моисеевой и Я.В. Кондратенко за содействие в проведении исследований, а также всем коллегам, принявшим участие в обсуждении рукописи данной работы.

Литература

- Нечаев И.В., Павлов Д.С., Никандров В.Я. 2007. Развитие этолого-физиологической дифференциации между пестрятками и серебрянками атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 6. С. 799-818.
- Павлов Д.С. 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М.: Наука. 319 с.
- Павлов Д.С., Нечаев И.В., Лунандин А.И. и др. 1998. Гормональные механизмы покатной миграции личинок плотвы *Rutilus rutilus* // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 2. С. 257-266.
- Павлов Д.С., Костин В.В., Пономарева В.Ю. 2010. Поведенческая дифференциация сеголеток черноморской кумжи *Salmo trutta labrax*: реорекция в год, предшествующий смолтификации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 2. С. 1-11.
- Павлов Д.С., Лунандин А.И., Костин В.В. 2007а. Механизмы покатной миграции молоди речных рыб. М.: Наука. 211 с.
- Павлов Д.С., Немова Н.Н., Кириллов П.И. и др. 2007б. Липидный статус и характер питания молоди лососевых (Salmonidae) в год, предшествующий миграции в море, как факторы, определяющие их будущую смолтификацию // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 2. С. 247-252.
- Павлов Д.С., Нечаев И. В., Костин В.В. и др. 2008. Влияние укрытий и пищевых ресурсов на смолтификацию молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 5. С. 634-638.
- Thorpe J.E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting // Salmonid age at maturity. D. Meerburg (ed.). Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. № 89. P. 7-14.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ САМОК БЕЛОШЕКОЙ КАЗАРКИ (*BRANTA LEUCOPSIS*) В ПЕРИОД ИНКУБАЦИИ НА ЛАЙДОВЫХ ПРИМОРСКИХ ЛУГАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

С.Б. Розенфельд¹, Ю.В. Карагичева²

¹ Лаборатория сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов

² МГУ им. М.В. Ломоносова
E-mail: rozenfeldbro@mail.ru

Пассивная охрана и прогрессивные методы ведения сельского хозяйства на зимовках в Западной Европе привели к увеличению численности западнопалеарктических популяций некоторых видов арктических гусей. На сегодняшний день белошекая казарка (*Branta leucopsis*) – вид с наиболее быстро растущей численностью. По данным Вандер Югда (van der Jeugd, 2009) популяция белошекой казарки достигла 800 тыс. особей. Высокой скорости роста, по-видимому, способствовало расширение гнездового ареала этого исконно высокоарктического вида. В свою очередь, стремительная экспансия белошекой казарки была возможна в связи с ее экологической лабильностью. Особенности белошекой казарки, обусловившие эту пластичность, представляют особый научный интерес. Множество вопросов вызывает также реакция субарктических приморских сообществ на внедрение этого нового для них вида. Относительно молодая колония, образовавшаяся около 30 лет назад в западной части полуострова Канин, недалеко от поселка Шойна (Фильчагов, 1995), представляет большой интерес для понимания особенностей экологии белошекой казарки в недавно освоенных местообитаниях в субарктике. Мы проанализировали рацион самок белошекой казарки, использующих разные типы биотопов, основанный на пропорции потребляемых групп кормов в экскрементах. Состав рациона затем сравнили с составом растительности каждого типа местообитаний. Показали, что виды растений, обнаруженные в экскрементах, по большей части, соответствуют видам растений, встречающихся в гнездовом микробиотопе, т.е. совмещение гнездового и кормового участков.

Лайдовые приморские луга в дельте реки Шойна представляют собой заболоченную равнину, прорезанную протоками, узкими ручьями и речками с илистым дном и берегами. Тамповые пониже-

ния, заливаемые нагонными морскими водами во время больших штормов и высоких приливов, характеризуются доминированием маршевых галофитных лугов и тундр с множеством котловин и луж, образующихся при отступании приливных вод. Эрозия, вызванная приливными водами, создает озерки лагунного и тампового типа, канавы устьевых частей ручьев и глубокие рытвины. Встречаются участки с заметным количеством плавника. Лайда отграничена галечно-песчаными косами, возвышенностями торфяных бугров с тундровой растительностью, переходящих в дюнные гряды. Морское побережье в районе отлогое, зона литорали не выражена, береговая полоса представляет собой обширную песчаную зону, лишенную водной растительности. Лайдовые луга в приустьевых частях речных долин, куда достигают соленые воды приливов, характеризуются низким травостоем, образованным в основном галофильными осоками и бескильницей.

Материал и методика. Полевые исследования проводили в период с 5 июня по 30 июля 2009 года. Краткие геоботанические описания составили на трех трансектных модельных участках: лайде, в кустарниковой тундре и в районе перехода от бугристой тундры к лайде. При определении растений использовали справочник Раменской и Андреевой (1982). Для анализа последние два ландшафтных типа были объединены в один, а в лайде выделены три подтипа: сухие гривы, часто заливаемая низкая лайда и осоково-бескильничевые коврики со сплошным проективным покрытием, так называемый, оптимум. Пробы экскрементов от населяющих самок из 100 гнезд в четырех типах местообитаний: «Низкий марш», «Оптимум», «Тундровая/дюнная часть», «Сухие гривы»; стандартизировали по весу минимальной пробы (3 г) и обрабатывали методом кутикулярного анализа (Розенфельд, 2009). В районе работ выделили 15 групп растительных кормов, используемых с разной интенсивностью:

1. *Puccinellia sp.*; 2. *Puccinellia sp.*, прикорневая часть; 3. *Carex aquatilis*; 4. *Carex subspathacea*; 5. Poaceae (*Alopecurus*, *Festuca*, *Poa*, *Calamagrostis*, *Agrostis*, *Deschampsia*, *Leymus*, *Trisetum*); 6. Cyperaceae+Juncaceae (*Luzula sp.*, *Juncus jerardii*, *Eleocharis sp.*, *Carex sp.*, (кроме *C. aquatilis* и *C. subspathacea*), *Eriophorum sp.*); 7. Старые, прошлогодние (включая генеративные) части осок и злаков; 8. Генеративные части осок и злаков; 9. Разнотравье (*Potentilla sp.*, *Rumex sp.*, *Polygonum sp.*, *Senecio sp.*, *Astragalus sp.*, *Draba sp.*); 10. Dicotyledonae (*Plantago shrenkii*, *Stellaria humifusa*, *Triglochin maritima*); 11. Algae+Hippuris tetraphylla; 12. Bryophy-

ta; 13. Insecta; 14. Equisetaceae; 15. Salicaceae. Не определенные растения выделили в отдельную группу.

Статистический анализ был выполнен в программе R.8 (R Development Core Team, 2008), в пакетах *vegan* (Oxanen et al., 2009) и *pscl* (Jackman, 2009). Для выявления различий в составе экскрементов, собранных в разных ландшафтных типах была рассчитана матрица дистанций на основе коэффициента различия хи-квадрат и произведен анализ сходства (ANOSIM). Достоверность различий между экскрементами из разных ландшафтных типов по представленности каждой из групп кормов была проанализирована с помощью, так называемой, модели преодоления барьеров (*hurdle model*) (Zeileis et al., 2008; Zuur et al., 2009), рассчитывающая по-отдельности вероятность нулевых и ненулевых значений зависимой переменной (числа обнаруженных в пробе частиц растений). Отрицательное биномиальное распределение (*negative binomial*) позволило решить возникшую проблему сверхрассеивания. Только растения из групп 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9 и 10 были представлены в экскрементах в количестве, достаточном для статистического сравнения. Для сравнения представленности групп растений в пробах из каждого ландшафтного типа со усредненной представленностью в трех других группах использовались априорные контрасты. Медианы, квартильный размах и 1,5 квартильных размаха для доли в пробах из каждого ландшафтного типа каждой из групп растений приведены для сопоставления с результатами моделирования (рис.1).

Результаты и обсуждение. Анализ сходства с высокой достоверностью ($P=0,01$) показал, что различия в составе экскрементов между ландшафтными типами были больше, чем различия внутри

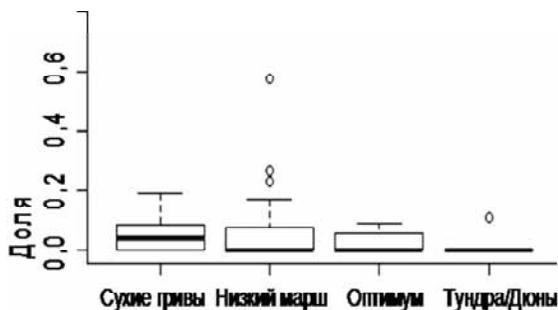


Рис.1. Доля частиц *Carex subspathacea* в пробах экскрементов белощекой казарки в четырех типах местообитаний.

ландшафтных типов ($R=0,13$). Модель преодоления барьеров показала, что в экскрементах из «Тундровой» и «Дюнной» части, по сравнению с экскрементами из других ландшафтных типов, число найденных частиц наиболее часто, равнялось нулю для *Puccinellia sp.* (свободный член $-0,98$, $P=0,02$) и *Carex subspathacea* (свободный член $-2,3$, $P=0,007$), а *Carex aquatilis*, а также другие осоковые и ситники и двудольные из группы 9 были представлены в наибольшей доле (свободный член $0,21$, $P=0,014$; свободный член $0,34$, $P=0,001$ и свободный член $0,35$, $P=0,002$, соответственно). В относительно меньшей доле в пробах из «Тундровой» и «Дюнной» части встречались злаки (свободный член $-0,18$, $P=0,04$). В экскрементах из ландшафтного типа «Низкий Марш» в наибольшей доле, по сравнению с экскрементами из других ландшафтных типов, встречались частицы прикорневой части *Puccinellia sp.* (свободный член $0,25$, $P=0,001$). В пробах с «Низкого марша» относительно чаще, чем в пробах из других ландшафтных типов отсутствовали злаки (свободный член $-0,28$, $P=0,03$) и частицы из группы 6 (свободный член $-0,27$, $P=0,02$). Частицы из группы 6 также присутствовали в относительно меньших долях в пробах с «Низкого марша», чем в пробах из других ландшафтных типов (свободный член $-0,2$, $P=0,02$). В пробах из ландшафтного типа «Оптимум» относительно чаще, чем в пробах из других ландшафтных типов число частиц *Carex aquatilis* равнялось нулю (свободный член $-0,39$, $P=0,02$). Доля двудольных растений из группы 10 была относительно большей в пробах из «Оптимама». Таким образом, состав рациона в значительной мере отражает состав растительности в гнездовом

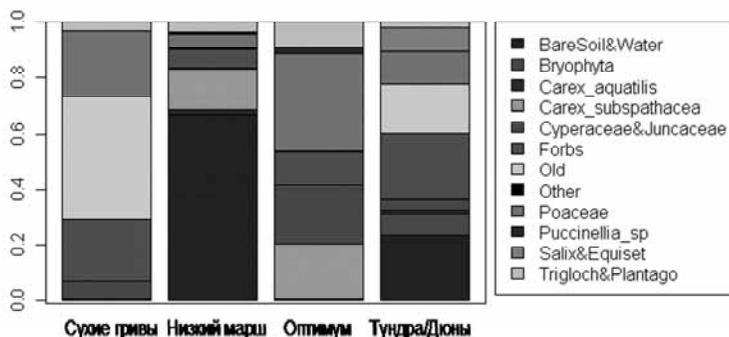


Рис.2. Различия в составе экскрементов в зависимости от биотопа. Bare soil & water – голый грунт и вода. Forbs – разнотравье. Old – старые стебли осоковых и злаков. Other – генеративные части осок и злаков.

ландшафтном типе. При этом, наблюдается избирательность в кормах, и предпочтения варьируют, в зависимости от видов растений, находящихся в доступе (рис.2).

Появление колонии белошекой казарки в дельте реки Шойна в значительной мере определено наличием обширной лайды в данном районе. Исторически, шойнинская лайда является важнейшим местом весенней остановки казарок на пути к острову Вайгач и острову Колгуев. Хотя основная часть колонии располагается на лайде, значительное число казарок гнездится на возвышенностях с тундровой растительностью и в дюнах. Поскольку лайдовая растительность отличается высокой питательной ценностью, гнездящиеся в этом биотопе птицы оказываются в выгодном положении, получая возможность кормиться на предпочитаемых видах растений непосредственно у гнезда. При этом гнездящиеся на приморских лугах птицы продолжают использовать в пищу практически те же виды растений, что и после прилета и во время вождения выводков. Это возможно, благодаря высокой возобновляемости кормовых ресурсов на лайде, позволяющей использовать кормовые участки интенсивно, перемещаясь недалеко (Кречмар, Кондратьев, 2006). Между тем, при гнездовании вне лайды: в дюнах, междюнных понижениях и на участках с тундровой растительностью; спектр питания населяющих самок белошекой казарки существенно отличается от наблюдаемого в период прилета и отражает состав растительного сообщества в гнездовом биотопе. Таким образом, показали, что, гнездящиеся в субоптимальных кормовых биотопах самки белошекой казарки тоже предпочитают совмещать, а не разносить гнездовой и кормовой участки. Исторически, при гнездовании на каменистых островах и на скальных выходах на острове Вайгач и на Шпицбергене казарки демонстрируют полное разделение гнездового и кормового участков. Адаптацией к такой стратегии служит поведение самца, который остается у гнезда и не сопровождает самку на кормежку. При этом самка может улетать на расстояние до 4-х км, т.е. между партнерами полностью исчезает акустический и визуальный контакт. В субарктике условия позволяют совмещать гнездовой и кормовой участки в пределах гнездовой территории. Сходные результаты получены (Fox et al., 2007) для шпицбергенской популяции белошеких казарок, населяющей речные долины. Таким образом, самки белошекой казарки предпочитают кормиться поблизости от гнезда, даже в ущерб качеству корма, что дает возможность лучше контактировать с самцом, контролировать ситуацию у гнезда и, возможно, избегать дополнитель-

ных энергетических затрат на частые кормовые перелеты. Подобная лабильность в питании повышает шансы населяющих самок на успешное гнездование. Несмотря на то, что казаркам свойствен «шиплющий» тип кормодобывания, в отличие от гусей рода *Anser*, которые зачастую вырывают растения с корнем (Prop et al., 1984, Fox et al., 2009), найденные в экскрементах населяющих самок остатки прикорневой части бескильницы и некоторых двухдольных дают основания предполагать, что интенсивное использование лайды белошекой казаркой на протяжении всего сезона размножения может привести к деградации и существенным перестройкам растительного покрова.

Литература

- Кожевникова А.Д.* 2000. Кутикулярная методика анализа состава кормов птиц-фитофагов // Heritage of the Russian Arctic. Willem Barents mem. Arctic conserv. Symp. Moscow: P. 357-362.
- Кречмар А.В., Кондратьев А.В.* 2006. Пластинчатоклювые птицы Северо-востока Азии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 458 с.
- Раменская М.Л., Андреева В.Н.* 1982. Определитель сосудистых растений Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 128 с.
- Розенфельд С.Б.* 2009. Питание казарок и гусей в российской Арктике. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2009. 236 с.
- Фильчагов А.В.* 1995. К изучению гусей и лебедей на полуострове Канин // Бюллетень Рабочей группы по гусям и лебедям Восточной Европы и Северной Азии “Казарка” (Bulletin of Goose Study Group of Eastern Europe and Northern Asia “Casarca”). No 1. С. 170-173.
- Khomenko S., Rozenfeld S., Dyluk S.* 1999. Birds of Medusa bay, NW Taimyr, in 1997/ WIWO-report 66. P. 50.
- Fox A., Bergersen E., Tombre I., Madsen J.* 2007. Minimal intra-seasonal dietary overlap of barnacle and pink-footed geese on their breeding grounds in Svalbard // Polar Biol. V. 30. P. 759–768.
- Fox A.D., Eide N.E., Bergersen E., Madsen J.* 2009. Resource partitioning in sympatric arctic-breeding geese: summer habitat use, spatial and dietary overlap of Barnacle and Pink-footed Geese in Svalbard // Ibis. V. 151. P. 122- 133.
- Jackman S.* 2009. pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political science computational laboratory, Stanford University. Department of Political Science, Stanford University. Stanford, California. R package version 1.03.2. // URL <http://pscl.stanford.edu/>.
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H.* 2009. vegan: Community Ecology Package. R package version 1.15-4 // <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

- R Development Core Team.* 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, // URL <http://www.R-project.org>.
- Van der Jeugd.* 2009. Abstract of Goose specialist group meeting, Holviken, Sweden. 9-13 Oct. 2009.
- A. Zeileis, C. Kleiber, S. Jackman* 2008. Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software* 27(8) // URL <http://www.jstatsoft.org/v27/i08/>.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A., Smith G.M.* 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer. 574 pp.

ВАРЬИРОВАНИЕ ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СВОЙСТВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Р.Б. Сандлерский

Лаборатория биогеоценологии и исторической экологии

им. В. Н. Сукачева

E-mail: srobert_landy@mail.ru

Введение

Оценка средообразующих и климаторегулирующих функций биогеоценозов, выражающиеся в интенсивности транспирации и масштабе изменения температуры – одна из основных задач биогеоценологии. Оценить их на основе локальных наземных измерений практически невозможно. Анализ данных дистанционного зондирования на основе термодинамического подхода дает возможность осуществлять подобные оценки в широком диапазоне масштабов. Спутниковые мультиспектральные измерения отраженной солнечной радиации и теплового потока деятельной поверхности позволяют рассчитать термодинамические характеристики преобразования солнечной энергии биогеоценозом: приходящую и поглощенную радиацию; затраты энергии на производство биологической продукции, эвапотранспирацию; аккумуляцию энергии биогеоценозом; тепловое рассеяние энергии в среду, температуру деятельной поверхности. Локальные полевые измерения свойств биогеоценоза (состав древостоя, возраст, состав травяно-кустарникового яруса, сумма площадей сечений и т.д.) позволяют оценить зависимость термодинамических характеристик биогеоценоза от состава и возраста его древостоя (сукцессионной стадии), а использование трехмерной цифровой модели рельефа – оценить их зависимость от положения в рельефе (Сандлерский, 2009). Целью настоящего сообщения является демонстрация возможностей использования мультиспектральной дистанционной информации и термодинамического подхода для оценки основных параметров функционирования лесных биогеоценозов в зависимости от их свойств.

Материал и методика

Для расчета термодинамических характеристик биогеоценозов использовалась многоканальная съемка Landsat TM и ETM+ с пространственным разрешением 28,5x28,5 м. Было использовано 16 сцен сроки (приведены в таблице). Для каждой элементарной ячейки территории (пиксель) были рассчитаны следующие термодинами-

Таблица. Параметры сцен Landsat

Дата снимка		Время съемки	Съемочная система	Высота солнца, градусы
Год	Число			
1987	4 февраля	11:07	Landsat 5, TM	13.96
2007	11 февраля	11:42	Landsat 5, TM	18.09
1986	21 марта	11:13	Landsat 5, TM	30.67
2001	28 марта	11:38	Landsat 7, ETM +	32.72
2003	28 марта	11:36	Landsat 7, ETM +	34.86
2002	10 апреля	11:36	Landsat 7, ETM +	39.99
2000	27 апреля	11:45	Landsat 7, ETM +	46.28
1990	3 мая	10:28	Landsat 5, TM	45.00
1988	6 июня	11:15	Landsat 4, TM	52.90
1992	1 июня	10:53	Landsat 4, TM	50.54
1995	2 июня	10:54	Landsat 5, TM	50.59
2002	21 июня	11:23	Landsat 5, TM	54.00
2002	20 июня	11:41	Landsat 7, ETM +	53.87
2007	3 июня	11:46	Landsat 5, TM	54.42
2007	22 августа	11:40	Landsat 5, TM	43.97
2000	27 сентября	11:38	Landsat 7, ETM +	31.02
2006	20 сентября	11:41	Landsat 5, TM	33.91
1986	15 ноября	11:07	Landsat 5, TM	23.25

Примечание: облачность – 0% для всех сцен.

ческие характеристики: приходящая и отраженная солнечная энергия ($\text{Вт}/\text{м}^2$), поглощенная энергия ($\text{Вт}/\text{м}^2$), неравновесность преобразования солнечной энергии (энтропия Кульбака, nit), энтропии потока приходящей и отраженной энергии (nit), эксергия солнечной радиации ($\text{Вт}/\text{м}^2$) – затраты энергии на эвапотранспирацию, тепловой поток от деятельной поверхности ($\text{Вт}/\text{м}^2$), температура деятельной поверхности ($^{\circ}\text{C}$), связанная энергия ($\text{Вт}/\text{м}^2 \cdot \text{nit}$) – переход поступающей энергии в тепловой поток и энтропию, приращение внутренней энергии ($\text{Вт}/\text{м}^2$) – аккумуляция энергии системой, индекс продуктивности (вегетационный индекс, $\text{Вт}/\text{м}^2$). Термодинамические характеристики рассчитывались по методике Йогансена и Свирежева (S.E. Jorgensen, Y.M. Svirezhev, 2004).

Для основных термодинамических характеристик – эксергии и температуры деятельной поверхности осуществлена оценка вклада в их варьирование характеристик растительного покрова территории: общего запаса древостоя, запаса лиственных пород, запаса хвойных пород и возраста древостоя.

Исследование проведено для территории Центрально-Лесного заповедника и его охранный зоны ($32^{\circ}53' \text{ В.Д.}$, $56^{\circ}46' \text{ С.Ш.}$, юг Валдайской возвышенности, Тверская область). Ландшафт заповедника представляет собой морено-грядовую возвышенность с темно-

хвойными неморальными и бореальными естественными лесами, в сочетании с лесными и верховыми болотами, ветровалами, вырубками, разновозрастными вторичными лесами и по большей части заброшенными полями и лугами. Территория заповедника, в силу большого разнообразия и ненарушенности, создает уникальную возможность для тестирования различных методик исследования лесных биогеоценозов. На территории заповедника выполнено более 1500 комплексных описаний растительности и почвы, которые позволяют охватить все разнообразие состояний биогеоценотического покрова. Определение возрастов сообществ было осуществлено для точек комплексных описаний по сумме площадей сечений, средним высоте и диаметру, которые позволяют оценить бонитет и по таблицам хода роста возраст и запас стволовой древесины. В связи с тем, что не на каждой точке описания определялся диаметр древостоя, возраст (А) рассчитывался как функция высоты древостоя (Н) по эмпирической зависимости, полученной путем регрессионного анализа всей выборки полевых описаний:

$$A = (-1166.36) + (1166.36) * \exp((0.002788) * H).$$

Далее для каждого срока съемки и каждой характеристики древостоя рассчитывался коэффициент ранговой корреляции Спирмена, показывающий долю их совместного варьирования, чем ближе коэффициент к единице, тем больше совместное варьирование энергетической переменной и характеристики растительности. Для наиболее характерного срока съемки вегетационного периода – 3 июня 2007 г. были оценены прямые зависимости между энергетическими переменными и характеристиками растительности.

Результаты и обсуждение

Анализ прямых зависимостей затрат поглощенной солнечной энергии на эвапотранспирацию (эксергия) от характеристик древостоя для вегетационного периода, и, в частности для 3 июля 2007 года дает вполне однозначные результаты: варьирование эксергии слабо связано с запасом листовых, и в значительной степени определяется запасом ели и возрастом древостоя. Чем больше общий запас древостоя тем больше затраты на эвапотранспирацию, на уровне тенденции отмечается снижение эксергии с возрастом от 650 м³/га. Аналогичным образом зависит эксергия от запаса ели, однако, в целом тенденция уменьшения эксергии для максимальных запасов выражена слабее, чем для запаса в целом. С возрастом древостоя эксергия повышается, достигая максимума в 80 – 100 лет, после чего отчетливо прослеживается тенденция к снижению эксергии. В

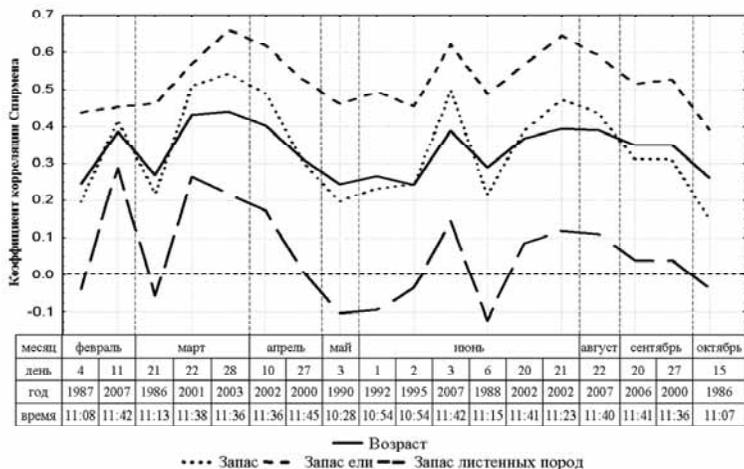


Рис. 1. Сезонное варьирование коэффициента ранговой корреляции Спирмена для эксергии и характеристик древостоя.

целом зависимости эксергии от характеристик древостоя носят логарифмический характер. Температура деятельной поверхности в целом отрицательно связана с запасом и возрастом. Как и в случае эксергии, зависимости носят логарифмический характер. В целом чем больше общий запас древостоя, запас ели и возраст древостоя, тем меньше температура. В среднем, температура старого леса 1°C ниже температуры молодых лесов на месте вывалов 20 летней давности, а температура на зарастающих лугах, на 2°C выше, чем в старом лесу.

На рис. 1 показан сезонный ход сопряженности между характеристиками древостоя и затратами энергии на эвапотранспирацию. Из графика видно, что максимальна во все сезоны сопряженность с запасом ели, а минимальна – с запасом лиственных. Явно прослеживается связь годом выполнения съемки – в целом, чем раньше выполнена съемка, тем меньше сопряженность, что свидетельствует о значительных изменениях в структуре древостоя произошедших за 15–20 лет между первыми съемками (1986–87 гг.) и полевыми описаниями (2000-е годы). Однако влияние года съемки не абсолютно: ранней весной и во второй половине лета зависимость эксергии от характеристик древостоя явно больше чем в остальные периоды.

Представленный на рис. 2 сезонный ход сопряженности температуры деятельной поверхности с характеристиками древостоя сви-

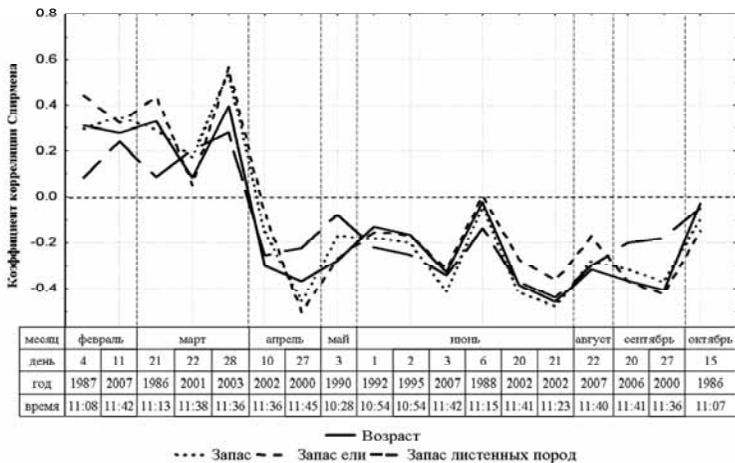


Рис. 2. Сезонное варьирование коэффициента ранговой корреляции Спирмена для температуры и характеристик древостоя.

детельствует о том, что температура в снежный и бесснежный (вегетационный) периоды принципиально различно связана с растительностью. В снежный период корреляция Спирмена температуры со всеми характеристиками древостоя – положительна, в бесснежный отрицательна. Таким образом, в зимний период чем выше запас и чем старше лес, тем выше температура, летом наоборот.

Проведенный анализ сопряженности затрат энергии на эвапотранспирацию и температуры деятельной поверхности с характеристиками растительности полученными в поле позволяет сделать следующие выводы. Эксергия положительно, а температура отрицательно связаны с возрастом и запасом древостоя, особенно с запасом ели. Чем старше лес, в целом, тем больше эвапотранспирация, ниже температуры летом и выше зимой. Открытые пространства (вырубки и заростающие луга) в среднем на 2 градуса теплее, чем лес.

Благодарности

Автор выражает признательность научному руководителю д.г.н., проф. Ю.Г. Пузаченко за постановку проблемы и общее руководство работой. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-05-00292-а).

Литература

- Jorgensen S.E., Svirezhev Y.M.* 2004. Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Oxford. Elsevier. 369 p.
- Сандлерский Р.Б.* 2009. Вклад рельефа в варьирование энергетических характеристик южно-таежных ландшафтов // География и геоэкология на современном этапе взаимодействия природы и общества: материалы Всероссийской научной конференции «Селиверстовские чтения» (Санкт-Петербург, 19-20 ноября 2009 г.). СПб: СПбГУ. ВВМ. С. 275-280.

**КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ НА ОСНОВЕ
ЗИМНИХ МАРШРУТНЫХ УЧЕТОВ, ДАННЫХ
ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ И ЦИФРОВОЙ
МОДЕЛИ РЕЛЬЕФА**

Р.Б. Сандлерский

Лаборатория биогеоценологии и исторической экологии
им. В. Н. Сукачева

E-mail: srobert_landy@mail.ru

Традиционно зимние маршрутные учеты (ЗМУ) используются для определения плотности населения и численности животных на конкретной территории. С развитием технологий оценки свойств биогеоценозов на основе дистанционной информации и цифровых моделей рельефа стало возможным использование данных ЗМУ для картографирования размещения видов по территории. Использование GPS при ЗМУ дает возможность определить географические координаты для каждой точки встречи следа, по которым, затем, привязать их к характеристикам биогеоценологического покрова, определенным по дистанционной информации и цифровой модели рельефа (характеристики среды). Современные методы статистического анализа (дискриминантный анализ, нейронные сети) позволяют осуществить интерполяцию данных ЗМУ по каждому виду на всю исследуемую территорию, оценить вероятность встречи (встречаемость) и оценить ошибку интерполяции.

Материал и методика. Исследование осуществлено на территории Центрально-Лесного заповедника и его охранной зоны (32°53' в.д. 56°46' с.ш., юг Валдайской возвышенности, Тверская область). Ландшафт заповедника представляет собой морено-грядовую возвышенность с темнохвойными неморальными и бореальными естественными лесами, в сочетании с лесными и верховыми болотами, ветровалами, вырубками, разновозрастными вторичными лесами и по большей части заброшенными полями и лугами. Территория заповедника, в силу большого разнообразия и ненарушенности, создает уникальную возможность для тестирования различных методик исследования лесных биогеоценозов. На территории заповедника выполнено более 1500 комплексных описаний растительности и почвы, которые позволяют охватить все разнообразие состояний биогеоценологического покрова.

Характеристики среды для элементарной территориальной единицы (пикселя) с разрешением 30x30 м в пикселе рассчитывались по цифровой модели рельефа – морфометрические характеристики рельефа и по мультиспектральной космической съемке Landsat за 4 срока. Цифровая модель рельефа позволяет для каждого пикселя рассчитать для разных масштабов значения морфометрических свойств рельефа (абсолютная и относительная высота, крутизна, форма, экспозиция, освещенность, часть склона, расстояние до водораздела или тальвега и т.п.). Эти переменные косвенно содержат информацию о гидротермическом режиме территории и соответственно о возможной растительности, животном населении кормовых условиях. При мультиспектральной съемке из космоса измеряется отражение солнечной радиации в шести спектральных каналах, а так же температура поверхности. Соотношение отраженной радиации в различных диапазонах содержит информацию о сомкнутости и составе растительного полога, продуктивности и запасе фитомассы, влажности и теплообеспеченности местообитаний. Сцены за разные сезоны года позволяют отражать еще более тонкие детали состояния среды. Эта информация в своей совокупности позволяет с определяемой точностью на основе полевых наблюдений в конкретных точках не только отображать пространственное варьирования любого свойства биогеоценоза, но и анализировать факторную природу его варьирования. В общем случае схема работы сводится к измерению в поле, в конкретной точке любых свойств (например, сумм площадей сечений различных деревьев) с определением географических координат в каждой точке. Далее все эти наблюдения совмещаются в ГИС со слоями, отражающими различные свойства рельефа и мультиспектральной съемки. В результате получаем обучающую выборку. На основе пошагового дискриминатного анализа, многомерной регрессии или нейронных сетей строится статистическая модель изменения состояния изучаемого свойства в зависимости от состояний среды, описываемых рельефом и мультиспектральной съемкой. Эта модель позволяет рассчитать значение состояний для любой точки всей изучаемой территории (интерполяция), выделить те свойства среды, которые имеют ведущее значение, оценить число независимо действующих факторов, ошибки интерполяции и т.п.

Применительно к задачам картографирования популяций, оценки численности и бонитировки угодий полевые наблюдения сводятся к маршрутам, которые проходит наблюдатель с включенным GPS. Наблюдатель фиксирует точки со следами жизнедеятельности

ти видов и дает их краткую характеристику. Множество таких маршрутов дает обучающую выборку, в которой есть точки (пиксели) с наличием следа (встречи) особей какого-либо вида и с их отсутствием. На основе обучающей выборки строится статистическую модель распространения следов (встреч) на всю территорию. Дискриминатный анализ позволяет построить две модели: размещения следов (встреч) в текущий момент и гипотетическую оценку качества местообитаний, соответствующую максимально возможной численности популяции (Желтухин и др., 2008).

Наличие полевых данных о свойствах растительности позволяет определить с какими именно свойствами растительного покрова связана вероятность встречи вида. Полученные в результате дискриминантного анализа вероятности встречи подвергаются дихотомической классификации, результатом которой являются классы вероятностей встречи. Для каждого класса рассчитываются среднее значения характеристик растительности измеренных в поле.

Результаты и обсуждение. В качестве примера на рисунке 1 представлены классы качества местообитаний для лося, а в таблице вероятности встречи на километр для каждого класса. Средняя вероятность встречи следа лося для всей исследуемой территории зимой – 0,46 следа на 1 км маршрута. Оценки получены на основе дискриминантного анализа данных ЗМУ 2006–2008 годов. Длина обработанных маршрутов 1100 км, количество встреч следов лося – 251.

В результате дискриминантного анализа получают не только вероятность встречи следа для каждого пикселя, но и так называемые дискриминантные оси – функции описывающие отношение между предсказываемым явлением (вероятность встречи) и характеристиками среды. Анализ связи осей с характеристиками среды и данными полевых описаний позволяет отобрать переменные наиболее статистически значимые переменные в предсказании вероятности встречи. Такими переменными для вероятности встречи следов лося зимой являются абсолютная высота рельефа на раз-

Таблица. Вероятности встречи следа лося для классов местообитаний (рис. 1) на 1 км маршрута

Класс местообитания	1	2	3	4	5	6	7	8
Вероятность встречи следа на километр маршрута	0	0,06	0,11	0,17	0,27	0,43	1,35	15

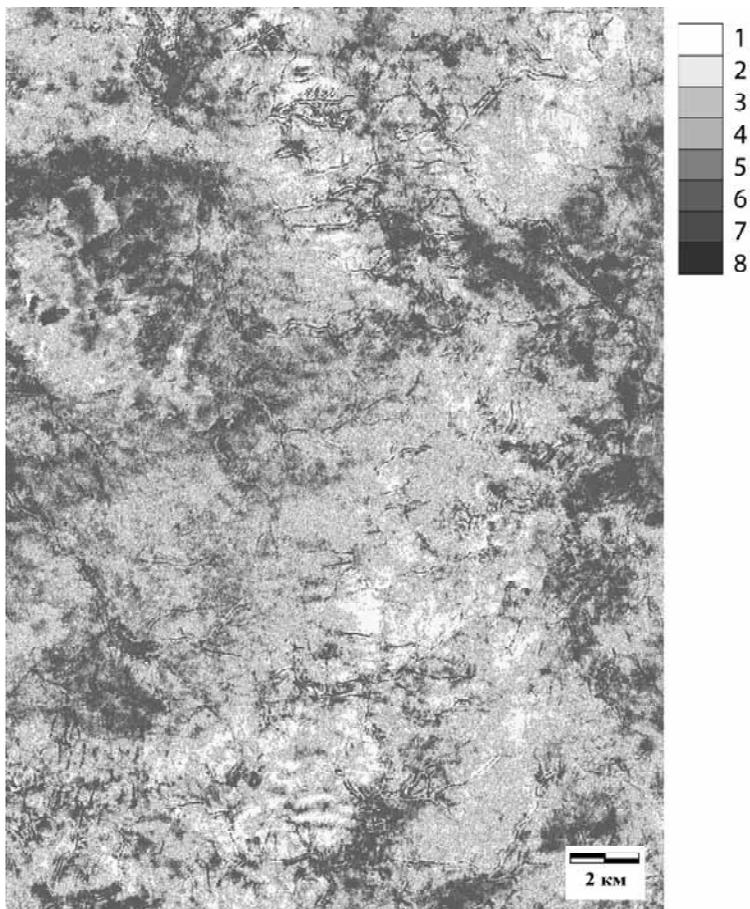


Рис. 1. Качество зимних местообитаний лося, 8 классов.

личных иерархических уровнях, экспозиция, сомкнутость и запас древостоя, проективное покрытие подлеска. В качестве примера на рисунке 2 приведены средние значения запасов ели и ольхи серой для классов местообитаний (а) и средние значения проективного покрытия ивы и ольхи серой в подлеске (б). Из графиков видно, что чем больше вероятность встречи, тем больше ивы и ольхи серой в древостое. В целом же для лося зимой оптимальны сероольховые среднесомкнутые молодые леса с подлеском из ивы в вогнутых формах мезорельефа с небольшой относительной высотой для макро- мезорельефа и с южной экспозицией.

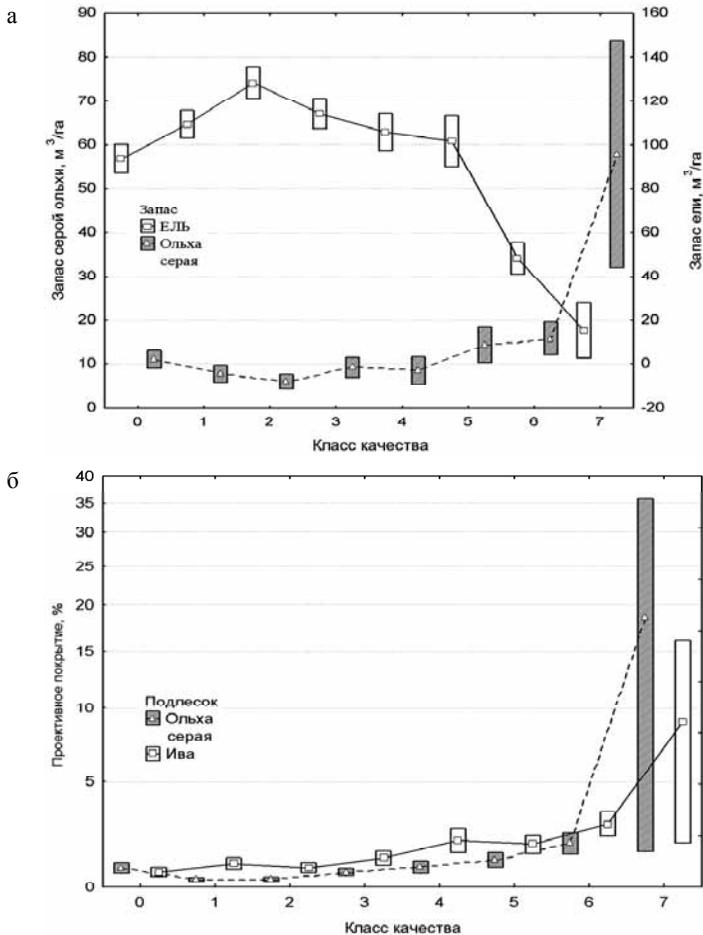


Рис. 2. Средние значения характеристик древостоя для классов качества местообитаний лося зимой: а – средние значения запасов древостоя ольхи серой и ели; б – средние значения проективного покрытия в подлеске ольхи серой и ивы.

В целом полученные оценки и карты, как по лосю, так и по другим видам животных (кабан, лиса, заяц-беляк, медведь, рысь, норка, куница) и птиц (глухарь, рябчик) представляются довольно правдоподобными. В настоящее время в Центрально-лесном заповеднике завершается отработка методики планирования и проведения ЗМУ на основе ГИС и с использованием GPS. При надлежащей

организации ЗМУ подобным образом могут быть обработаны учеты по любой территории и получены оценки и карты пригодности местообитаний.

Благодарности. Автор выражает признательность научному руководителю д.г.н., проф. Ю.Г. Пузаченко за постановку проблемы и общее руководство работой. В работе использованы материалы маршрутных учетов осуществлявшихся на территории Центрально-лесного заповедника под руководством зам. директора по науке А.С. Желтухина. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00460-а).

Литература

Желтухин А.С., Пузаченко Ю.Г., Козлов Д.Н., Кораблев Н.П., Сандлерский Р.Б. 2008. Оценка качества местообитаний животных на основе дистанционной информации и учетов следовой активности // Вестник охотоведения. Т. 5. № 1. С. 5-16.

УПРАВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНИЕМ ПТИЦ В УСЛОВИЯХ КОМПЛЕКСА ВЫСОКОВОЛЬТНОГО ОБОРУДОВАНИЯ, ПРОБЛЕМЫ ЗАЩИТЫ ОБЪЕКТОВ ЭЛЕКТРОЭНЕРГЕТИКИ ОТ ПТИЦ (НА ПРИМЕРЕ АЭС)

Н.Ю. Сапункова

Лаборатория экологии и управления поведением птиц

E-mail: bird-net@mail.ru

Эксплуатационная устойчивость работы атомных электростанций (АЭС) определяется не только надежностью оборудования технологического цикла производства электроэнергии, но и устойчивостью работы главной электрической схемы. Исключив из рассмотрения воздействия, вызывающие отклонения регулируемых параметров в проектных диапазонах, можно утверждать, что основной причиной возмущений служат отказы оборудования.

Причины отказов оборудования можно разделить на две основные группы: экзогенные и эндогенные. К эндогенным можно отнести причины, обусловленные самим фактом существования и эксплуатации оборудования. Что касается экзогенных причин, то их можно разделить на причины природного происхождения и умышленные. Умышленные причины оставим за рамками настоящего рассмотрения, работа по их предотвращению ведется постоянно соответствующими силами и средствами.

Природные воздействия в свою очередь можно разделить на два типа – это действие погодно-климатических факторов и воздействия биогенного происхождения. Устойчивость оборудования к воздействию погодно-климатических факторов закладывается еще на стадии проектирования и изготовления. В тоже время, факторы биогенного происхождения являются более многочисленными и подвержены быстрым изменениям.

В части работы электрооборудования АЭС основным биогенным воздействием являются биоповреждения оборудования открытых распределительных устройств (ОРУ) и воздушных линий (ВЛ) (рис. 1), вызванные жизнедеятельностью птиц. Известно достаточно большое количество событий, когда отказы оборудования открытых распределительных устройств приводили к разгрузкам и даже остановкам энергоблоков АЭС. Такие события в работе АЭС крайне нежелательны. Например «Регламент по безопасной эксплуатации» для энергоблоков с РУ ВВР-440 допускает при работе на номинальной мощности всего 200 случаев аварийных (быстрых) остановок энергоблока за



Рис. 1. Элементы открытых распределительных устройств (ОРУ).

весь срок эксплуатации! Столь ограниченный ресурс по количеству остановок обязывает принять всевозможные меры по исключению такого рода воздействий.

Проблема биоповреждений, вызываемых птицами, в электроэнергетике не нова. Достаточно давно известны случаи отключения воздушных линий 110–220 кВ. Однако в последние годы наметился рост количества отказов электрооборудования такого рода. Например, в 2008 году, впервые за 40 лет, на территории одной из АЭС центрально-черноземного района пара аистов пыталась устроить гнездо на опоре трансформатора энергоблока. Оброненный стебель, использовавшийся при строительстве гнезда, вызвал замыкание проводника на опору, что повлекло отключение трансформатора действием защит, и, как следствие, разгрузку энергоблока более чем на 50%. В дальнейшем аисты устроили гнездо в другом месте в непосредственной близости от АЭС.

Гнездостроительная деятельность, являясь одной из характерных черт птиц, одновременно делает их источником биоповреждений. Причем гнезда птицы стараются устраивать как можно ближе к легкодоступным источникам корма.

Кормовой режим и применяемые для поисков и добывания пищи приёмы и поведение различны у разных видов. Они меняются и по сезонам, и в зависимости от возраста. Поэтому, анализ суточного и сезонного распределения птичьего населения на обследуемой территории очень важен для прогнозирования орнитологической ситуации. С этой целью на исследуемых АЭС проводятся эколого-орнитологические обследования.

По результатам таких обследований выявляют численность и разнообразие видов птиц в том или ином местообитании, эти показатели используются как индикатор важности влияния видов на экологическую безопасность объекта. На основании полученных данных определяются наиболее эффективные методы, приборы и устройства, применяемые для защиты объекта от биоповреждений (Sapunkova, 2009).

Доказано, что биоповреждающая деятельность птиц является следствием не оптимально сложившихся отношений человека с птицами. Вторгаясь в местообитания птиц, заполняя их техникой и сооружениями, человек естественно сталкивается с активным противодействием птиц в самых различных формах (Ильичев, 1984).

Защита хозяйственного объекта от птиц может быть обеспечена одним из перечисленных ниже способов.

- Механическая изоляция объекта
- Создание дискомфорта для птиц среды
- Отпугивание отдельных особей или небольших групп с помощью репеллентов индивидуально-группового назначения
- Ситуативное обучение птиц путем демонстрации смертельно опасного для них фактора, воздействующего на одну из особей или немногих членов группы (например, раскладывание трупов птиц по охраняемой территории). К этому способу происходит привыкание, особенно это касается врановых. К тому же он совершенно не эффективен в случаях борьбы с гнездованиями.

В условиях АЭС оптимально применять репелленты следующих групп:

1. Биоакустическое оборудование. Электронные устройства этой группы воспроизводят с усилением крики “бедствия” и “тревоги”, записанные у особей, находящихся в крайне экстремальном, некомфортном положении или внезапно обнаруживших источник серьёзной опасности поблизости от себя, и чередующимися с этими криками, синтезированными репеллентными сигналами. Из акустических репеллентов наиболее перспективно применение программно-аппаратного комплекса (Zolotarev, Sapunkova, 2007), разработанного при участии сотрудников Лаборатории экологии и управления поведением птиц ИПЭЭ. В 2009 г. данный комплекс был установлен на одной из АЭС европейской части РФ.

2. Ультразвуковое оборудование. В основу работы этих приборов положена генерация переменных ультразвуковых сигналов в соответствии с задаваемой программой.

3. Приборы, создающие шумовой эффект высокой интенсивности. К ним относятся газовые пушки.

4. Оптические репелленты. Применяются в виде яркого света и световых вспышек, проблесковых маячков, вращающихся зеркальных и пластиковых шаров. Высокоэффективным средством для защиты объектов в темное время суток являются устройства, использующие лазерное излучение. Мощность излучения такова (50 мВт), что оно не вызывает повреждение птицы, у птицы возникает паническое ощущение страха и дискомфорта, вследствие чего она стремится покинуть место действия лазера. Лазерные устройства применяются для удаления птиц с мест отдыха, ночевки и гнездования.

5. Эколого-этологические средства. Использование этих средств основано на создании (реальной или мнимой) непривлекательности хозяйственных объектов. Изменение конструкции элементов ВЛ, используемых грачами и аистами в качестве основы для гнезда, затрудняет гнездостроительную деятельность птиц и уменьшает возможность аварий и отключения. Или, например, если территория объекта привлекает биоповреждающие виды птиц благодаря наличию свалки твердых бытовых отходов (ТБО), то ее уничтожение или изменение технологии складирования отходов значительно сокращает численность концентрирующихся поблизости птиц.

Так на порталах открытых распределительных устройств одной из обследованных АЭС располагается колония грачей и галок размером 270 гнезд. Одним из основных факторов существования данной колонии является наличие в непосредственной близости легкодоступной кормовой базы в виде муниципального полигона ТБО.

В различных отраслях народного хозяйства имеется опыт борьбы с повреждающей деятельностью птиц, однако, до настоящего времени он не был адаптирован для применения на АЭС.

Для исключения влияния биоповреждающей деятельности птиц на работу АЭС, требуется комплексный подход. Защитные меры следует закладывать еще на стадии проектирования оборудования (Сапункова, Золотарев, 2007).

Различные сезоны года характеризуются специфичным видовым составом птиц, изменяется и напряженность орнитологической ситуации, эти факторы выявляются в ходе эколого-орнитологического обследования.

Конструктивные особенности высоковольтного оборудования ОРУ и внутростанционных ЛЭП являются в разной степени привлекательными для птиц, поэтому для каждого вида оборудования



Рис. 2. Смешанная стая на полигоне ТБО, расположенном недалеко от реактора.

необходимо применение комбинированных репеллентов. При этом один из репеллентов обладает повышенной экологической значимостью для птиц и выполняет роль подкрепляющего фактора (Ильичев, 1984). Эффективно совместное применение оптических и акустических средств, акустических и механических, для каждого объекта набор этих средств будет отличаться. Эффективность любых репеллентов значительно снижается при наличии легкодоступной кормовой базы, в непосредственной близости от защищаемого объекта, поэтому первоочередной задачей для всех АЭС является обеспечение мер по ликвидации кормовой базы.

Литература

- Ильичёв В.Д.* 1984. Управление поведением птиц. М.: Наука. 304 с.
- Ильичёв В.Д.* 1984. Экологические аспекты защиты от биоповреждений, вызываемых птицами // Защита материалов и технических устройств от птиц. М.: Наука. С. 7-72.
- Сапункова Н.Ю., Золотарев С.С.* 2007. Современные тенденции развития средств защиты объектов энергетики от птиц // Материалы 4-й Всероссийской конференции по поведению животных. М.: С. 541-542.
- Zolotarev S.S., Sapunkova N.Y.* 2007. Modular hardware-software complex for protection of the factories against birds // Proceedings 3rd International Conference INTERNAS-2007. Kaluga, Russia. P.159-161.
- Sapunkova N.Y.* 2009. Birds – as a source of biodamages of electric equipment at the atomic power-plants // Materials of 4th International Young Scientists conference. Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution. Odesa. Ukraine. P. 108-109.

ПРИМЕНЕНИЕ РАДИОУПРАВЛЯЕМЫХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Н.Ю. Сапункова

Лаборатория экологии и управления поведением птиц

E-mail: bird-net@mail.ru

Существует много традиционных способов изучения жизнедеятельности птиц. Это основные способы, применяемые для орнитологического мониторинга: маршрутные и площадочные учеты птиц, учеты гнездовых колоний, наблюдения за миграциями птиц при помощи биноклей и подзорных труб, учеты на местах массовой кормежки птиц и другие. Также хорошо разработаны методики наблюдения за кормовым поведением птиц, их гнезδοстроительной деятельностью. Однако все эти способы требуют постоянного присутствия наблюдателя в непосредственной близости от изучаемого объекта (за исключением стационарных наблюдений при помощи оптических приборов, позволяющих многократно приблизить объект). Также частой проблемой, с которой сталкиваются орнитологи с проблемой труднодоступных с точки зрения человека биотопов. Например, при наблюдениях за водоплавающими птицами или хищниками, зачастую объект быстро исчезает из поля зрения, а добраться до него невозможно.

К тому же, птицы, особенно во время гнездового периода, очень настороженно относятся к вторжениям человека в пределы своей гнездовой территории.

В связи с этим очень перспективным является метод, фото- и видео регистрации птиц с помощью радиоуправляемых моделей. Это могут быть съемки с борта радиоуправляемых моделей самолетов, электропланеров, вертолетов, квадрокоптеров, автомобилей, катеров.

С радиоуправляемых моделей летательных аппаратов можно наблюдать за летящими птицами, осматривать водные объекты большой площади, проводить рекогносцировочные выделения биотопов (особенно при отсутствии карт). Птицы, как правило, не боятся моделей самолетов, а некоторые даже проявляют агрессию к таким нарушителям воздушного пространства, видимо, принимая самолеты за птиц. Наши модели самолетов неоднократно подвергались преследованиям со стороны врановых *Corvidae*, и даже деревенских ласточек *Hirundo rustica*, когда самолет приблизился к гнезду с птенцами. С радиоуправляемых моделей автомобилей



Рис. 1. Группа лебедей снята с помощью радиуправляемой модели самолета.

удобно снимать поведение птиц, кормящихся на земле, особенно в городских условиях. Существуют модели внедорожников, способные проехать и по пересеченной местности. Модели катеров применимы для съемок водоплавающих и околоводных птиц (см. рис. 1). С их помощью можно изучать растительность водоемов вдоль береговой линии, исследовать колонии водоплавающих, особенно, если к ним нельзя подойти по заболоченным берегам, а обзор закрывает густая и высокая береговая растительность (Сапунков, 2009).

Наиболее удобными и универсальными для осуществления орнитологических наблюдений являются радиуправляемые модели самолетов и вертолетов.

Любая радиуправляемая модель состоит из аппаратуры радиуправления и силовой уставки.

В состав аппаратуры радиуправления входят:

- Корпус, который может быть выполнен из бальзы, или синтетических материалов (пенопласт, полистирол). Предпочтительнее выбирать модели из пенопласта, так как в случае удара о землю, они, в отличие от бальзовых, поддаются восстановлению.
- Приемник радиосигнала. Обеспечивает управляемость самолета, путем передачи сигнала с пульта управления на элементы управления самолетом.
- Сервоприводы (рулевые машинки). Механизмы, обеспечивающие управление элементами самолета.

- Регулятор хода. Имеется только у моделей с электромотором. Регулирует интенсивность работы двигателя.
- Аккумуляторы (бортовой и ходовой). Источник питания для электромотора и аппаратуры радиоуправления. Как наиболее тяжёлый элемент, часто используется для корректировки центра тяжести модели самолета.
- Гироскоп. На модели, совсем нелишней является установка гироскопа (устройство, способное измерять изменение углов ориентации связанного с ним тела относительно инерциальной системы координат) – для получения наилучших по резкости снимков/кадров.

Силовая установка состоит из двигателя. Существуют модели с двигателями внутреннего сгорания, либо с электромоторами. Для съемки предпочтительнее выбрать электромотор, ввиду более низкого уровня вибрации, что положительно отразится на качестве отснятого материала.

Управление моделью осуществляется с помощью пульта (передатчика). Он представляет собой прямоугольную коробку с рычагами управления и кнопками, есть модели передатчиков, снабженные небольшим монитором, отображающим текущие параметры настройки.

Для осуществления фото- или видеосъемки модель необходимо снабдить регистрирующим устройством. При выборе камеры, нужно исходить из грузоподъёмности модели. На сегодняшний день существуют не только малогабаритные и легкие фотоаппараты, но и видеокамеры со вполне приемлемыми габаритно-весовыми характеристиками. Очень серьезно разработкой комплексов для съемки занимаются в Израиле, где они уже сейчас используются для патрулирования дорог вместо традиционных вертолетов. Основные проблемы при подготовке к аэрофотосъемке – это выбор типа модели и самой фотокамеры, а также ее размещение на модели. Модель должна, во-первых, нести полезный груз в виде фотокамеры. Во-вторых, модель должна лететь достаточно ровно и стабильно, чтобы получить резкие снимки, и в-третьих, она должна быть относительно велика, чтобы ею удобно было управлять на большой высоте или расстоянии. Для съемки лучше использовать учебно-тренировочные модели самолетов, построенные по высокопланной схеме (крыло расположено в верхней части фюзеляжа), с выраженным углом V между крыльями, для обеспечения горизонтальной устойчивости (Следюк, 2008).

Кроме моделей с моторами, хорошо подходят модели планеров с размахом крыльев более 2 м. Наиболее удобным для съемки явля-

ется моторный планер, так как взлетает практически с любой поверхности при наличии восходящих потоков воздуха, способен находиться в воздухе долгое время, в том числе парить при выключенном моторе, а следовательно в этот период полностью будет отсутствовать вибрация. Далее следует подобрать регистрирующее устройство. Для того, чтобы получить снимки местности с высоты, не предъявляя к их качеству особых требований, вполне подойдет недорогая любительская “мыльница”. Но если требуется получить высококачественные фотографии или слайды, например, для просмотра их на большом экране, следует установить на модели дорожную профессиональную или полупрофессиональную камеру.

Следующий этап – установка регистрирующего устройства на модель. Есть несколько способов и мест установки фотокамеры на модели. Можно установить камеру в том месте, где традиционно находится кабина летчика, направив объектив по курсу. Способ хорош, так как на качество снимка почти не влияют неизбежные в полете колебания модели по крену – ось этих колебаний проходит как раз через центр объектива, зато влияют колебания по высоте. Кроме того, фотоаппарат или видеокамера, установленные вблизи центра тяжести модели, мало влияют на ее полет, и управляемость. Другой способ – размещение камеры на консоли крыла – в этом случае ось объектива направлена вверх крыла, на котором закреплена камера, вверх фюзеляжа и вверх противоположного крыла. Способ интересен тем, что при достаточно широкоугольном объективе позволяет видеть почти всю модель, как бы на фоне снимаемого пейзажа (Следюк, 2008).

С точки зрения облегчения общего веса модели, наиболее удачно использовать мини-видеокамеры без записывающего устройства. Сигнал с таких камер через транслятор передается на наземную приёмную часть, включающую в себя антенну, приёмник, записывающее устройство. Для управления камерой устанавливаются сервоприводы, которые позволяют вращать и наклонять камеру, как в автоматическом режиме, так и при помощи обычного радиоуправления. Очень удобно использовать видео-очки, с помощью которых можно видеть все, что снимается камерой и одновременно корректировать траекторию полёта. Существует очень интересный прибор-трекер, крепящийся к видео-очкам, он улавливает наклоны головы авиалюбителя и это позволяет управлять сервоприводами видеокамеры. В качестве записывающего устройства используют ноутбук с ТВ-тюнером или медиаплеер, снабженный видеовходом. После получения изображения его можно обработать с помощью



Рис. 2. Модель вертолета, оснащенная мини-видеокамерой.

специальной компьютерной программы, например, наложить звук или комментарии.

Отдельно хочется сказать о съёмке с радиоуправляемых моделей вертолётов (см. рис. 2). Во-первых, можно осуществлять съёмку в ограниченном пространстве. Например, для поиска гнезд птиц в авиа ангарах или больших складских помещениях. Во-вторых, модель вертолета может неподвижно висеть над определенной точкой на местности (в помещении) или двигаться с ничтожно малой скоростью. Вертолет способен мгновенно менять направление полета, а также лететь назад. Это удобно для изучения кормодобывания околородных птиц, поиска гнезд. Недостатком радиоуправляемых вертолётов является относительно высокая стоимость и более сложное управление, по-сравнению с самолётами.

Поводя итоги, стоит подчеркнуть, что применение радиоуправляемых моделей для орнитологических исследований очень перспективно и в будущем планируется совершенствовать методики съёмки и создавать новые.

Литература

- Сапунков Н.Э., Синицын Г.В., Сапункова Н.Ю. 2009. О возможности применения радиоуправляемых моделей для орнитологических исследований // Материалы первой всероссийской научно-технической конференции «Проблемы авиационной орнитологии». М.: С. 63-68
- Следюк Д.С. 2008. Аэрофотосъемка с радиоуправляемых моделей. <http://www.rcdesign.ru/>.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* мтДНК КАК МАРКЕРА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ЛОСОСЕВЫЕ (SALMONIDAE)

М.-А.В. Свердлова

Кабинет молекулярной диагностики

E-mail: man-23@yandex.ru

В условиях снижения численности многих видов лососей и искусственного рыбозаведения особенно важно сохранение генетического разнообразия диких лососевых. Кроме того, актуальность исследований определяется важным экономическим значением этих рыб, поскольку большинство представителей семейства являются ценными промысловыми объектами. В то же время семейство лососевые является одной из самых сложных в таксономическом отношении групп костистых рыб. Систематическое положение многих представителей этого семейства неоднократно пересматривалось и до сих пор остается дискуссионным (Медников и др., 1999). Изучение филогенетических отношений внутри семейства Лососевых возможно лишь при наличии достаточно эффективных маркеров, позволяющих адекватно оценить генетическую дивергенцию близкородственных видов. Предыдущими работами было показано, что вариабельные участки мтДНК могут служить хорошими маркерами генетических отношений внутри семейства лососевых как на межвидовом (Гинатулина и др., 1988; Алтухов и др., 1997; Шедько, 2002), так и на межпопуляционном уровне (Павлов и др., 2004). В связи с этим представляет интерес изучение возможности использования гена цитохрома *b* (*Cytb*) мтДНК как маркера для оценки генетического разнообразия у ряда близкородственных видов семейства Salmonidae.

Материал и методы. Для изучения генетического полиморфизма Лососевых нами был проведен анализ изменчивости нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* (*Cytb*) мтДНК для 8 близкородственных видов семейства Salmonidae. Материалом для данного исследования послужили образцы заспиртованных кусочков плавников рыб. Объем каждой из исследованных выборок составлял 5 экземпляров. Образцы высушивали, затем измельчали. Экстракция ДНК проводилась на колонках с помощью набора реагентов «Qiagen DNeasy Blood&Tissue Kit» согласно протоколу «Purification of Total DNA from Animal Tissue (Spin-Column Protocol)»

Таблица. Географическая локализация исследованных образцов

Вид	Обозначение выборки на дендрограмме	№№ образца	Географическая локализация	Число образцов
<i>Oncorhynchus masou</i>	sima	A1-A3, B1-B2	Река Коль, Зап. Камчатка	5
<i>O.kisutch</i>	kisutch	26-30	Река Камчатка, Вост. Камчатка	5
<i>Parasalmo (O.) mykiss</i>	mykiss	21-25	Река Жупанова, Вост. Камчатка	5
<i>O.keta</i>	keta	40-44	Оз. Благодатное, Юж. Курилы	5
<i>O.gorbusha</i>	gorbusha	9-10, 16-18	Река Заботка, Курильские о-ва	5
<i>Salmo salar</i>	salmo	1.1-1.5	Река Домашняя, Кольский п-ов	5
<i>Salvelinus leucamaenis</i>	kundja	1-5	Оз. Благодатное, протока, Юж. Курилы	5
<i>Salvelinus malma</i>	malma	6-8, 11-12	Река Белая, о. Сахалин	5
<i>Coregonus lavaretus</i>	Coregonus	GB	GenBank (ID802358)	1

производителя. Амплифицировали ДНК посредством ПЦР с использованием специально подобранных праймеров M18 и FcybR2 (Павлов и др., 2004). Очистка ПЦР продукта проводилась путем осаждения раствором ацетата аммония в этаноле. Определение нуклеотидных последовательностей проводили методом автоматического секвенирования с использованием набора BigDye Terminator 3.1. на генном анализаторе AB 3130 (Applied Biosystems). Дополнительно в анализ были включены извлеченные из международной базы данных GenBank нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b*, приведенные в таблице. Все последовательности, полученные нами и извлеченные из международной базы данных, были выровнены с помощью программы Bioedit (Hall, 1999). Статистическая обработка полученного выравнивания нуклеотидных пос-

ледовательностей и построение филогенетического древа были проведены с помощью компьютерной филогенетической программы MEGA 4.1 (Tamura et al., 2007) с использованием индексов бутстреп-а. Список исследуемых и извлеченных из GenBank видов и районы сбора образцов приведены в таблице.

Результаты и обсуждение. В результате данной работы получена 41 нуклеотидная последовательность гена цитохрома *b* мтДНК длиной 407 н.п. При статистической обработке полученных последовательностей выявлено 281 консервативных, 126 переменных сайтов и 113 парсимониально-информативных замен (встречающихся в двух и более последовательностях). 13 одиночных замен выявлено у показавшего наибольший уровень расхождений вида *Coregonus lavaretus*. Всего получено 14 гаплотипов для семейства Salmonidae, из них 13 – для подсемейства Salmoninae. Внутри подсемейства Salmoninae выявлено 3 встречающихся в единичных образцах (уникальных) гаплотипа (23%) для видов *Salmo salar*, *Oncorhynchus gorbusha* и *O. keta*. Гаплотипов, встречающихся в двух образцах, выявлено 4 (30,8%), в трех – 2 (15,4%), в четырех – 2 (15,4%). Наименьший уровень генетического разнообразия обнаружили обе выборки рода *Oncorhynchus* – *Parasalmo (O.) mykiss* и *O. kisutch* из рек Восточной Камчатки. Для каждого из видов *S. salar*, *O. gorbusha* и *O. keta* выявлено по 2 гаплотипа. Наибольший уровень генетического разнообразия демонстрирует выборка горбуши (*O. gorbusha*) из реки Заботка (Курильские острова), для которой выявлено 3 гаплотипа. Дендрограмма филогенетических отношений между фрагментами последовательностей гена цитохрома *b* приводится на рис. 1. При анализе 41 исследованных нуклеотидных последовательностей мтДНК 8 близкородственных видов подсемейства Salmoninae и одного реперного вида из подсемейства Coregonidae получена четкая кластеризация по всем исследованным видам (рисунок). Все исследованные виды рода *Oncorhynchus* попадают в единый кластер. Такая кластеризация их в отдельную группу хорошо объясняется их систематической и географической близостью. Отдельные кластеры образуют виды родов *Salvelinus* и *Salmo*. Внутри группы *Oncorhynchus* наибольший уровень генетического сходства обнаруживают кижуч (*O. kisutch*), сима (*O. masou*) и микижа (*Parasalmo (O.) mykiss*) из рек полуострова Камчатка и наименьший – горбуша и кета с Курильских островов по отношению к сима и кижучу. Взятый из GenBank в качестве реперной группы вид *Coregonus lavaretus* из другого подсемейства Coregonidae

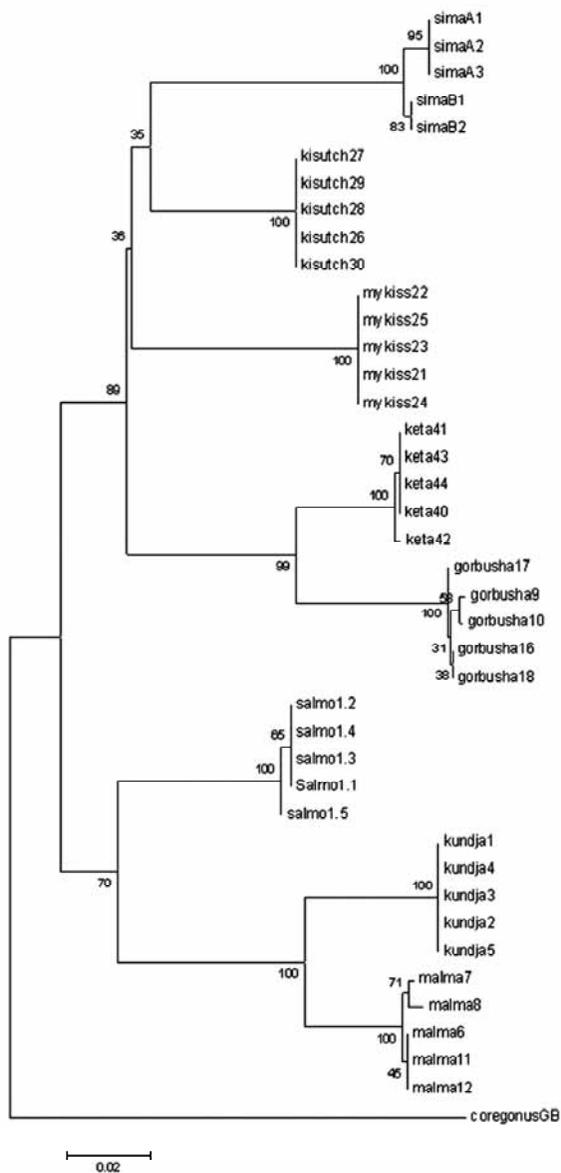


Рис. Дерево ближайшего связывания (N.-J.), построенное для последовательностей по фрагменту гена цитохрома *b* (407 н.п.) Лососевых рыб с использованием двухпараметрической модели Тимурь. В узлах ветвления – значения бутстрепной поддержки (1000 повторов).

хорошо ложится в полученную дендрограмму, показывая наиболее высокий уровень генетической дивергенции относительно всех исследованных видов подсемейства Salmoninae. Полученная кластеризация хорошо коррелирует с литературными данными (Гинатулина и др., 1988). Таким образом, можно утверждать, что по исследованному участку мтДНК внутри семейства Salmonidae существуют фиксированные для отдельных видов полиморфные варианты нуклеотидных последовательностей с высокой частотой встречаемости и низким уровнем внутривидовой дивергенции. Полученная кластеризация с 89% (для видов рода *Oncorhynchus*) и 70% (для видов родов *Salvelinus* и *Salmo*) бутстрепной нагрузкой внутри исследованной группы хорошо коррелирует с принятым на сегодняшний день таксономическим положением исследованных видов относительно друг друга. Полученные результаты свидетельствуют о правомочности использования гена цитохрома *b* мтДНК в качестве маркера для изучения генетических отношений на межвидовом уровне в семействе Salmonidae.

Вывод. Ген цитохрома *b* мтДНК является перспективным маркером для изучения генетических отношений внутри семейства Salmonidae.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность к.б.н. С.Д. Павлову и д.б.н. М.В. Холодовой за помощь в работе и чуткое руководство.

Литература

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 288 с.
- Гинатулина Л.К., Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Гинатулин А.А. 1988. Дивергенция последовательностей митохондриальной ДНК тихоокеанских лососей // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 24. №. 4. С. 477-482.
- Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н., Савватова К.А. 1999. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей. Геносистематический анализ // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 1. С. 14-21.
- Павлов С.Д., Колесников А.А., Мельникова М.Н., Ушакова М.В. 2004. Генетическая дивергенция камчатской микижи (*Parasalmo (O.) mykiss*) на ареале по результатам рестрикционного анализа и секвенирования гена цитохрома *b* мтДНК // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1695-1701.

- Шедько С.В.* 2002. Филогения митохондриальной ДНК лососевых рыб подсемейства Salmonidae: анализ последовательности гена цитохрома b // Генетика. Т. 38. № 3. С. 357-367.
- Hall T.A.* 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids. Symp. Ser. 41. P. 95-98.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S.* 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. V. 24. P. 1596-1599.

ПИЩЕВАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ У КОЛЛЕМБОЛ СНИЖАЕТСЯ В ПРИСУТСТВИИ КОНКУРЕНТОВ

Е.Э. Семенина

Лаборатория почвенной зоологии и общей энтомологии

E-mail: sz-85@mail.ru

Детритные пищевые цепи отличаются высоким разнообразием организмов, которые связаны между собой сложной сетью трофических отношений. Исследование этих связей встречает значительные технические трудности, но, судя по всему, почвенные беспозвоночные, в частности коллемболы и клещи, не имеют узкой трофической специализации (Scheu, 2002). Вопрос о пищевых предпочтениях коллембол всегда находился в центре внимания почвенных экологов, поскольку коллемболы давно стали основным объектом исследований межвидовых отношений в почвенном сообществе и других экологических вопросов. В лабораторных условиях установлено, что коллемболы потребляют широкий спектр пищевых объектов, в число которых входят бактерии, растительные корни, водоросли, различные группы почвенных микроорганизмов и также почвенные животные (Чернова и др., 2007; Lee, Widden, 1996; Rusek, 1998; Endlweber et al., 2009). Однако для большинства видов коллембол основу питания, по-видимому, составляют грибы (Scheu, Folger, 2004). Многочисленные лабораторные исследования показали, что коллемболы охотнее потребляют темноокрашенных ранних колонизаторов опада, таких как *Alternaria alternata* и *Cladosporium cladosporioides* (Maraun et al., 2003). В полевых исследованиях на примере *Protaphorura armata* было показано, что разнообразие грибов в окружающей почве, было в 33 раза выше, чем в кишечнике коллембол (Jorgensen et al., 2005). Данные изотопного анализа показали, что в естественных условиях разные виды коллембол и клещей имеют достаточно отличные пищевые ниши (Schneider et al., 2004; Chahartaghi et al., 2005) и занимают широкий спектр позиций в трофических цепях (от фитофагов и первичных деструкторов опада до хищников или некрофагов). Выбор пищевых объектов конкретного вида в естественном сообществе должен, по-видимому, в значительной степени определяться конкурентными взаимодействиями с другими видами, однако этот вопрос пока остается совершенно неисследованным.

Мы оценили влияние присутствия конкурентов на степень выбора пищевых объектов у коллембол. В лабораторном эксперименте четыре вида коллембол (*Folsomia candida* Willem, *Xenylla grisea*

Axelson, *Sinella sp.*, *Vertagopus pseudocinereus* Fjellberg) употребляли три вида сапротрофных подстилочных микромицетов (*Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries, *Mucor plumbeus* Bonord, *Chaetomium globosum* Kunzo), выращенных на агаризованной среде. Мицелий грибов был использован в качестве единственной пищи для экспериментальных популяций коллембол. Для оценки доли разных грибов в рационе экспериментальных популяций коллембол была использована изотопная метка (^{13}C и ^{15}N). Это позволило сравнить состав рационов коллембол при содержании в одновидовых культурах и при совместном содержании четырех видов.

Грибы существенно отличались по пищевой ценности для коллембол; максимальная скорость прироста популяций (в монокультурах) всех четырех видов коллембол достигалась при кормлении *C. cladosporioides*, или при кормлении всеми тремя видами грибов (Рис. 1). Минимальный прирост популяции наблюдался при питании коллембол *C. globosum*.

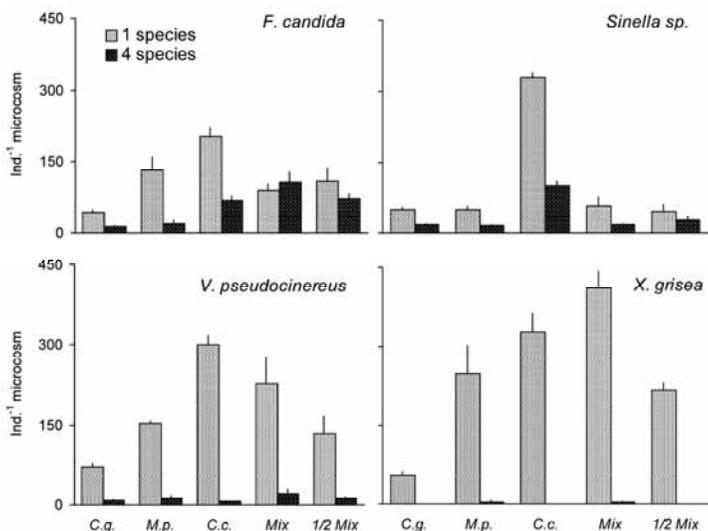


Рис. 1. Численность коллембол четырех видов через 8 недель после начала эксперимента (экз. на микрокосм, исходно 20-25 экз. на микрокосм) при кормлении тремя видами грибов (*Chaetomium globosum*: C.g., *Mucor plumbeus*: M.p., *Cladosporium cladosporioides*: C.c.) и смесью всех трех видов при полном (Mix) или половинном (1/2 Mix) рационе. Коллемболы содержались в монокультуре (светлые столбики) или в совместной культуре 4-х видов (темные столбики).

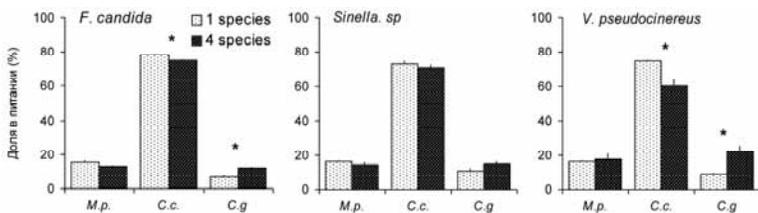


Рис. 2. Доля трех видов грибов в питании коллембол при содержании в монокультуре (светлые столбики) или в совместной культуре 4-х видов (темные столбики). Звездочки показывают достоверное отличие (t-test, $p < 0,05$). Виды грибов: *Chaetomium globosum*: C.g., *Mucor plumbeus*: M.p., *Cladosporium cladosporioides*: C.c.

Присутствие конкурентов существенно снижало популяционную плотность коллембол. При этом для двух видов (*F. candida* и *V. pseudocinereus*) было зафиксировано изменение относительной доли разных видов грибов в рационе. Доля наиболее предпочитаемого вида (в данном случае *C. cladosporioides*) снижалась, а доля менее предпочитаемого вида (*C. globosum*) повышалась (Рис. 2).

Таким образом, мы обнаружили, что конкурентные взаимодействия оказывают достоверное влияние на состав питания модельных видов коллембол. Спектр потенциальных пищевых ресурсов в почве чрезвычайно широк. Мы предполагаем, что лабильность пищевых предпочтений является одним из механизмов разделения трофических ниш в сообществе почвенных микроартропод – микофагов, который обеспечивает сосуществование большого числа видов.

Литература

- Чернова Н.М., Бокова А.И., Варшав Е.В., Голоцанова Н.П., Савенкова Ю.Ю. 2007. Зоофагия у коллембол // Зоологический журнал Т. 86. №8. С. 899-911.
- Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L. 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios // Soil Biology and Biochemistry. V. 37. P. 1718–1725.
- Endlweber K., Ruess L., Scheu S. 2009. Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores // Soil Biology and Biochemistry. V. 41. P. 1151-1154.
- Jorgensen H. B., Johansson T., Canback B., Hedlund K., Tunlid A. 2005. Selective foraging of fungi by collembolans in soil // Biology Letters. V. 1. P. 243-246.

- Lee, Q., Widden P. 1996. *Folsomia candida*, a fungivorous collembolan, feeds preferentially on nematodes rather than soil fungi // Soil Biology and Biochemistry. V. 28. P. 689–690.
- Maraun M., Martens H., Migge S., Theenhaus A., Scheu S. 2003. Adding to the enigma of soil animal diversity-fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates // European Journal of Soil Biology. V. 39. P. 85-95.
- Rusek J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem // Biodiversity and Conservation. V. 7. P.1207-1219.
- Scheu S. 2002. The soil food web: structure and perspectives // European Journal of soil Biology. V. 38. P. 11-20.
- Scheu S., Folger M. 2004. Single and mixed diets in Collembola: effects on reproduction and stable isotope fractionation // Functional Ecology. V. 18. P. 94-102.
- Schneider K., Migge S., Norton R.A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M. 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) // Soil Biology and Biochemistry. V. 36. P. 1769-1774.

**НАСЕЛЕНИЕ И ИЗОТОПНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ
ДИПЛОПОД ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА
(НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК КАТ-ТЬЕН, ЮЖНЫЙ ВЬЕТНАМ)**

И.И. Семенюк

Лаборатория почвенной зоологии и общей энтомологии

E-mail: free-cat@bk.ru

Почвенные сообщества сапрофагов, особенно в тропических областях, отличаются весьма высоким видовым разнообразием морфологически сходных видов. Можно предположить наличие нескольких механизмов, обеспечивающих сосуществование близких видов, в том числе разделение экологических ниш в пространстве или во времени, или использование разных видов или типов пищевых субстратов. До недавнего времени предполагалось, что для почвенных сапрофагов трофические механизмы разделения экологических ниш не играют решающей роли. В экспериментальных условиях почти все исследованные виды почвенных животных, даже относящихся к совершенно разным таксономическим группам (например дождевые черви и коллемболы), проявляют весьма сходные предпочтения при выборе пищевых объектов (Bonkowski et al., 2000; Maraun et al., 2003). С другой стороны, согласно полевым и лабораторным наблюдениям, почти все крупные почвенные сапрофаги и микробофаги могут питаться широким кругом пищевых объектов (Стриганова 1980). Таким образом, большая часть почвенных животных-сапрофагов являются полифагами, но при возможности выбора отдают предпочтение некоторым видам пищи (например субстратам, богатым подвижным углеродом или протеинами; темноокрашенным грибам).

Внедрение в последние годы новых методов и инструментов исследования трофических отношений в почве (прежде всего изотопного анализа) позволило показать, что изложенные выше представления не совсем соответствуют действительности. В пределах ряда групп почвенных сапрофагов и микробофагов (коллембол, панцирных клещей, дождевых червей) была показана отчетливая дифференциация трофических ниш отдельных видов (Shahartaghi et al., 2005; Schmidt et al., 1997; Schneider et al., 2004). Для других групп почвенных животных данных пока очень мало. Для исследования механизма разделения трофических ниш особый интерес представляют двупарноногие многоножки (диплоподы). Диплопод относят к первичным сапрофагам, способным использовать в пищу только что опавший растительный материал, что делает их важнейшим

компонентом деструкционного блока экосистем. Морфологическое и экологическое разнообразие диплопод относительно невелико (по сравнению, например, с насекомыми или клещами). В лесах умеренных широт, на фоне невысокого видового разнообразия, разные виды, по-видимому, занимают сходные позиции в трофической сети (Семенюк и Тиунов, рукопись). Однако в тропических лесах видовое разнообразие диплопод может быть очень велико. Мы предполагали, что высокое разнообразие локальных сообществ должно сопровождаться выраженным разделением трофических ниш отдельных видов.

Целью данной работы стало выявление трофической дифференциации видов в многовидовом сообществе диплопод с помощью изотопного анализа и данных сравнительной морфологии ротовых аппаратов.

Изотопный метод основан на феномене естественного фракционирования стабильных изотопов азота и углерода ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$; $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) в телах животных. В частности, содержание тяжелого азота закономерно увеличивается в трофической цепи от пищи к консументу. Таким образом, по изотопному составу животного можно приблизительно оценить его позицию в трофической цепи, а также круг его возможных пищевых ресурсов (Тиунов, 2007). Морфология ротового аппарата, а именно мандибул, по-видимому, должна отличаться у видов, адаптированных к потреблению разных видов пищи, и, наряду с изотопным анализом, может быть использована для оценки степени трофической специализации.

Сбор материала был проведен в мае-июне 2008 г. на территории национального парка Нам Кат-Тьен, расположенного в южном Вьетнаме ($11^{\circ}21' - 11^{\circ}48'$ с.ш., $107^{\circ}10' - 107^{\circ}34'$ в.д.). Исследования проводили на пяти модельных площадках, заложенных в 2003 г. и использовавшихся для долгосрочных исследований почвенного населения (Аничкин, 2008). Площадки представляют собой квадраты размером приблизительно 30 x 30 м, расположенные в лесных сообществах с доминированием *Lagerstroemia calyculata*, *Azelia xylocarpa*, *Dipterocarpus alatus*, *Ficus* spp., *Tetrameles nudiflora*. Кроме того, были проанализированы диплоподы, обнаруженные в естественной пещере, заселенной летучими мышами. На каждой площадке было взято по 8 проб подстилки и почвы (до глубины 20 см); собранные животные, образцы подстилки и почвы были высушены при температуре около 100°C . Собранный материал был проанализирован на изотопном масс-спектрометре Thermo-Finnigan Delta V Plus.

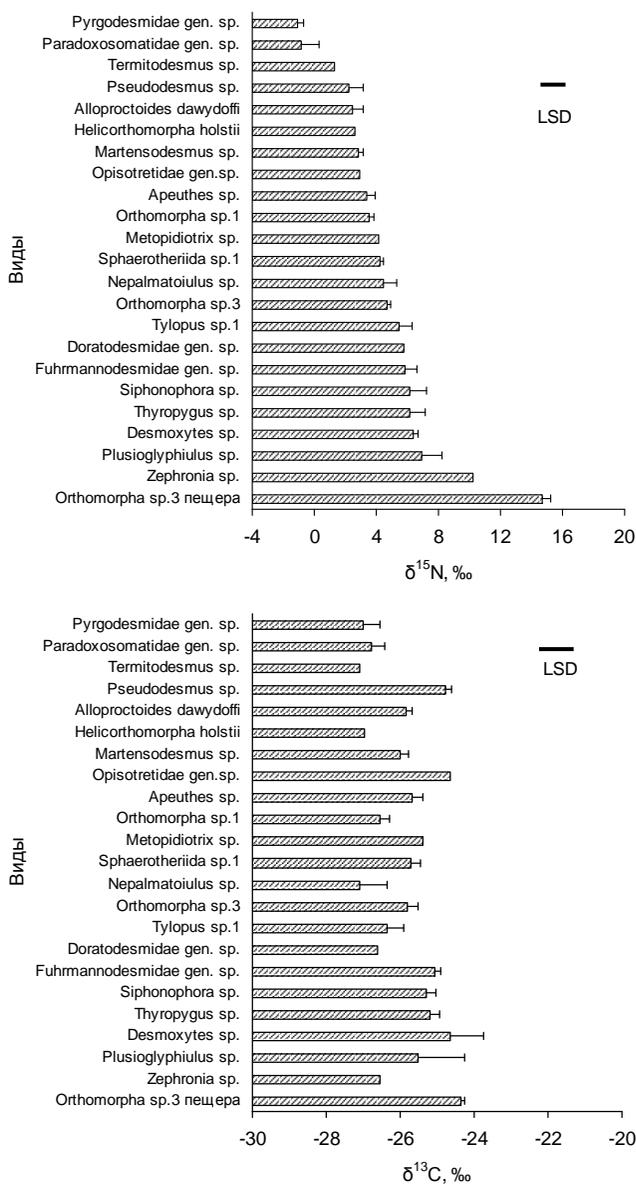


Рис. 1. Изотопный состав азота (слева) и углерода (справа) разных видов диплопод. Показаны средние значения и стандартное отклонение (n= 2–12). Линейкой LSD обозначена минимальная граница достоверности отличий (LSD-тест, LSD $\delta^{13}\text{C}$ = 1,00; LSD $\delta^{15}\text{N}$ = 1,78).

На обследованной территории было обнаружено 25 видов диплопод, принадлежащим к 16 семействам. Общее обилие диплопод на исследованных участках достигало 442 экз. на м². Животные встречались начиная от глубины 10 см в почве и до высоты 3 метров. Большинство видов было приурочено либо к почвенному, либо к подстилочному ярусу, а виды, присутствующие в обоих слоях, в почве были в основном представлены ювенильными особями, тогда как в подстилке – взрослыми.

Вариации изотопного состава азота и углерода ($\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) разных частей тела и тканей (мышцы, экзоскелет, жировое тело и т.д.) могут быть довольно велики. Мы специально исследовали этот вопрос на примере трех наиболее многочисленных видов – *Thyropigus* sp., *Orthomorpha* sp.1, *Sphaerotheriida* sp.1. У всех трех видов отличия изотопного состава C и N в разных тканях достигали 5-6‰. Наиболее обогащенным ¹³C у всех видов был карапакс за счет большого количества минерального углерода в составе карбоната кальция, который имеет повышенное содержание ¹³C. Яичники и жировое тело, напротив, были обеднены ¹³C (Post et al. 2006). Однако изотопный состав азота и углерода коррелировал с абсолютным содержанием C и N, а также с соотношением C/N. Это позволило рассчитать поправку, приводящую изотопную подпись целого животного к подписи его мышечных тканей. Такая поправка необходима, поскольку относительное содержание разных тканей в телах животных разных видов и возрастов различается.

Поправка была рассчитана с помощью линейной множественной регрессии:

$$\Delta\delta^{13}\text{C} = 0.997 + (-0.16*\%C) + (0.34*\%N) + (0.59*C/N), (r^2=0.83)$$

$$\Delta\delta^{15}\text{N} = 0.803 + (0.12*\%C) + (-0.26*\%N) + (-0.76*C/N), (r^2=0.87)$$

где Δ это поправочный коэффициент, %C – процентное содержание углерода в материале пробы (общее содержание углерода и азота определяется параллельно с изотопным анализом), %N – процентное содержание азота в пробе, C/N – соотношение предыдущих величин.

Различия в изотопном составе опада и зеленых листьев доминирующих пород на разных площадках были невелики, за исключением повышенного содержания ¹⁵N в листьях *Azelia xylocarpa* (Fabaceae).

Общий разброс изотопного состава разных видов диплопод составил около 3‰ по $\delta^{13}\text{C}$ и до 15‰ по $\delta^{15}\text{N}$ (Рис. 1). Сообщество отчетливо разделяется на несколько “изотопных групп”, которые можно расценивать как трофические ниши или гильдии (Newsome et al., 2007; Pollierer et al., 2009) (Рис. 2). Обогащение диплопод

Второго уровня тяжелым азотом относительно растительного материала соответствует принятым представлениям о величине накопления ^{15}N на один трофический уровень (2–3‰), и именно эти диплоподы занимают ожидаемую позицию первичных сапрофагов. Диплоподы из пещеры сильно обогащены тяжелым азотом, так как питаются остатками жизнедеятельности плотоядных рукокрылых. Животные Третьего уровня демонстрируют повышенное содержание ^{15}N , и сходны с модельной группой хищников, в составе которых были проанализированы представители хилопод – *Geophilomorpha*, *Lithobiomorpha* и *Scolopendromorpha*. Возможно, эти диплоподы являются факультативными хищниками или некрофагами, или предпочитают питаться обогащенными ^{15}N видами растительного опада (кроме афзелии, мы обнаружили высокие значения $\delta^{15}\text{N}$ у ряда растений нижних ярусов). Еще одним механизмом, объясняющим повышенное содержание тяжелого азота, может быть питание гумусированным органическим веществом почвы, которое обогащено ^{15}N примерно на 2‰ по сравнению с опадом. Однако факультативное хищничество или некрофагия представляется наиболее вероятной причиной высокого содержания ^{15}N у этих диплопод, поскольку известно, что большинство диплопод

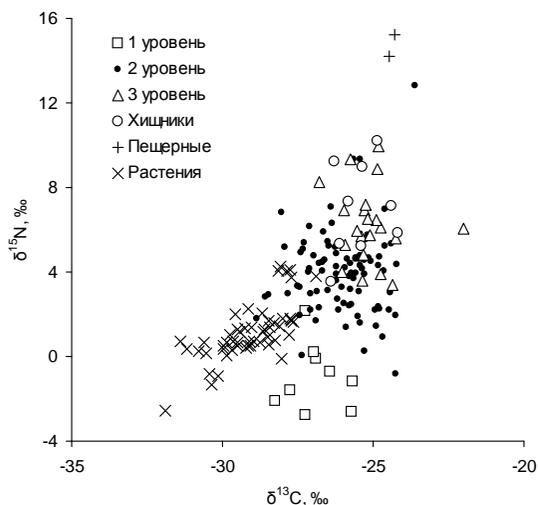


Рис. 2. Изотопные подписи животных и растительности на площадках, распределенные по группам, каждый символ – отдельный экземпляр. Выделение “трофических групп” диплопод проведено на основании анализа средних значений для каждого вида.

при наличии доступной животной органики предпочитают ее листовому опад (С.И. Головач, устное сообщение).

Представители Первого уровня, по всей видимости, в большей степени используют другие пищевые субстраты, нежели опад или зеленые листья растений, присутствующих на площадках; в частности эпифитные лишайники, мхи и водоросли обычно имеют очень низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ (Erdmann et al., 2007) *Termitodesmus sp.*, для которого характерно питание жидкими субстратами, обитает в термитниках, где растут «грибные сады», и, скорее всего, питается именно ими (Read, Hopkin, 1992).

В телах животных отмечено весьма заметное увеличение $\delta^{13}\text{C}$ по сравнению с растительными материалами; однозначного объяснения этому факту пока нет, хотя он наблюдался ранее другими авторами (Ponsard, Arditi, 2000; Pollierer et al., 2009). Мы предполагаем, что высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ в телах диплопод могут служить свидетельством питания не непосредственно растительными тканями, а развивающимися на опад сапротрофными грибами, для мицелия которых характерно накопление ^{13}C (Mayor et al., 2009).

Строение ротового аппарата животного, вероятно, должно отражать его пищевую специализацию. Были обследованы мандибулы 11 видов, относящихся к разным «изотопным трофическим уровням». Закономерных межвидовых различий выявить не удалось, однако было обнаружено множество вариаций в морфологии мандибул. Мандибулы Siphonophoridae (Третья изотопная группа) обладают режуще-протыкающим краем при отсутствии жующих частей, что согласуется с предположениями о сосущем типе питания. Возможно, эти диплоподы высасывают гифы подстилочных грибов, или используют в пищу продукты гниения, микроорганизмы, синезеленые водоросли (Read and Hopkin 1992). *Plusioglyphiulus sp.* отличается большим острым передним зубом, при этом он входит в Третий изотопный уровень диплопод, что позволяет сделать предположение о его плотоядности.

Таким образом, изотопный анализ выявил существенную трофическую дифференциацию в сообществе диплопод муссонного леса. Мы выделили три условные группы видов, которые могут быть отнесены к разным трофическим гильдиям. Весьма вероятно, что представители этих групп потребляют разные типы пищевых субстратов – от эпифитных растений до животной пищи. В то же время основная часть видов представлена потребителями растительного опада. Взаимоотношения видов внутри групп и точный состав рациона отдельных видов пока неизвестны.

Литература

- Аничкин А.Е.* 2008. Структура и функциональная роль животного населения почв муссонного тропического леса Вьетнама. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 26 стр.
- Стриганова Б.П.* 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 244 с.
- Туинов А.В.* 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Сер. Биол. №4. С. 475-489.
- Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L.* 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios // *Soil Biology and Biochemistry*. V. 37. P. 1718-1725.
- Maraun M., Martens H., Migge S., Theenhaus A., Scheu S.* 2003. Adding to 'the enigma of soil animal diversity': fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates // *European Journal of Soil Biology*. V. 39. P. 85-95.
- Newsome S. D., Rio C. M., Bearhop S., Phillips D. L.* 2007. A niche for isotopic ecology // *Front Ecol Environ* 2007; 5(8): 429-436.
- Pollierer M.M., Langel R., Scheu S., Maraun M.* 2009. Compartmentalization of the soil animal food web as indicated by dual analysis of stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) // *Soil Biology and Biochemistry*. V. 41. P. 1221-1226.
- Ponsard S., Arditi R.* What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? // *Ecology*. 2000. V. 81. P. 852-864.
- Post D.M., Layman C.A., Arrington D.A., Takimoto G., Quattrochi J., Montana C.G.* 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses // *Oecologia*. V. 152. P. 179-189.
- Read H.J., Hopkin S.P.* 1992. The biology of millipedes. Oxford University Press, Oxford.
- Schmidt O., Scrimgeour C.M., Handley L.L.* 1997. Natural abundance of ^{15}N and ^{13}C in earthworms from a wheat and a wheat-clover field // *Soil Biology and Biochemistry*. V. 29. P. 1301-1308.
- Schneider K., Migge S., Norton R.A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M.* 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry*. V. 36. P. 1769-1774.

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ВИБРОЧУВСТВИТЕЛЬНОГО КОМПЛЕКСА В НОГАХ
У ИМАГО РУЧЕЙНИКОВ (INSECTA, TRICHOPTERA)**

А.В. Сидоров

Лаборатория почвенной энтомологии

E-mail: max.faradei@mail.ru

Вибрационные сигналы встречаются у насекомых достаточно часто и у представителей практически всех отрядов. Сигналы издаются с помощью фрикционных, тимбальных, ударных механизмов и тремуляции. Одни виды создают вибросигналы мандибулами, другие движениями головы или трением одной поверхности членика о другую. Наиболее изучена вибрационная коммуникация у прямокрылых и тараканов, в этих отрядах органы, воспринимающие вибрации, совмещают и функции слуха. Что касается ручейников (Trichoptera), Многие виды из разных семейств имеют особые стернальные выросты на брюшке, благодаря которым они осуществляют вибрационную коммуникацию. Вибрационные сигналы обнаружены в следующих семействах ручейников: Hydropsychidae, Psychomiidae, Philopotamidae, Clossosomatidae, Hidroptilida, Hidrobiosidae, Rhyaciphilidae, Goeridae, Limnophilida, Unoidae, Brachycentridae, Lepidostomatidae, Phryganeidae, Beraeidae, Sericostomatidae.

Хордотональная сенсилла представляют собой довольно сложный комплекс из нескольких клеток. Его основу представляет биполярный нейрон, от дендрита которого отходит сравнительно длинная ресничка (цилия). В дендрите удаётся обнаружить корешки и корешковый аппарат, а в цилии 9 пар фибрилл и цилиальное тельце. Почти на всём своём протяжении цилия окружена сколопсом, являющимся интерацеллюлярным продуктом обкладочной клетки. Дистальный конец цилии входит в канал шапочки, которая окружена шапочковой клеткой. Хордотональные сенсиллы обычно связаны с кутикулой и трахеей, причём сам орган омывается гемолимфой. Из за разницы проведения колебаний в каждой из сред, возникают силы, действующие в направлении оси сенсиллы. Под действием этих сил шапочка, по-видимому, смещается относительно реснички (цилии), в результате чего происходит изгибание последней или сжатие её в продольном направлении, вызывающее возбуждение нейрона. Виброчувствительные органы в основном располагаются в ногах. Выделяют бедренный, суб-

генуальный, тибигарзальный хордотональные органы. Отдельные хордотональные сенсиллы отмечены и в других члениках ноги, вплоть до коготкового (Kent, Griffin, 1990). Основное различие между ними состоит в количестве хордотональных сенсилл. У веснянок, поденок, бабочек от 1 до 5 сенсилл в субгенуальном органе (SGO). До 10 сенсилл у некоторых бабочек и разнокрылых стрекоз. Более 10 отмечено для тараканов и прямокрылых. Прежде, чем механический стимул достигает участков механо-электрической трансдукции, он должен быть передан через структуры ноги и органа; различно устроенный субгенуальный орган может использовать различные механизмы для передачи стимула на сенсиллу. Завихрения гемолимфы около субгенуального органа, вызванные движением, либо вибрацией ноги, могут вызывать ее смещение и, таким образом изгиб или натяжение сенсилл. Воздушные мешочки, найденные в голени, могли облегчать движения гемолимфы. Однако в маленьких ногах вязкость гемолимфы могла бы уменьшить такие завихрения. Второй предложенный механизм – субгенуальный орган, действует как акселерометр, а гемолимфа – средой демпфирования (Schnorbus, 1971). В отрядах Orthoptera, Blattoptera, Phasmatodea у которых есть тимпанальные органы, существует так называемая акустическая трахея. В голени трахейный ствол разделён перегородкой из трахейного эпителия на большую и малую акустические трахеи, а со свободных сторон они контактируют с атмосферой в виде барабанной перепонки. Колебания воздуха вызывают вибрации перепонки, что в свою очередь передается сколопидиальным клеткам тимпанального органа. Хордотональные органы настроены на восприятие частот определённого диапазона эта особенность выработалась у них в ходе эволюции.

Анатомическое строение передней ноги ручейника на примере *Hydropsyche angustipennis*. Передняя нога насекомого состоит из тазика (соха), вертлуга (trochanter), бедра (femur), голени (tibia) и 5-члениковой лапки (tarsus). Бедро удлинённой цилиндрической формы, покрыто большим количеством волосков (рис. 1). На поверхности суставов располагаются кампаниформные сенсиллы (рис. 2). Голень удлинённой цилиндрической формы, немного расширяющаяся к концу, в дистальной части вооружена шпорами (рис. 1). Лапка 5-члениковая, конечный членик несёт два серповидно изогнутых коготка, аролий и парные пульвиллы (рис. 3). Внутреннее строение ноги было изучено с помощью трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов, а также на полутонких срезах с последующей трехмерной реконструкцией. В бедре находят-

ся две крупные мышцы: сгибатель (*musculus flexor tibiae*) и разгибатель (*musculus extensor tibiae*), занимающие большую часть внутреннего пространства (рис. 4). Кроме того, от мышцы разгибателя

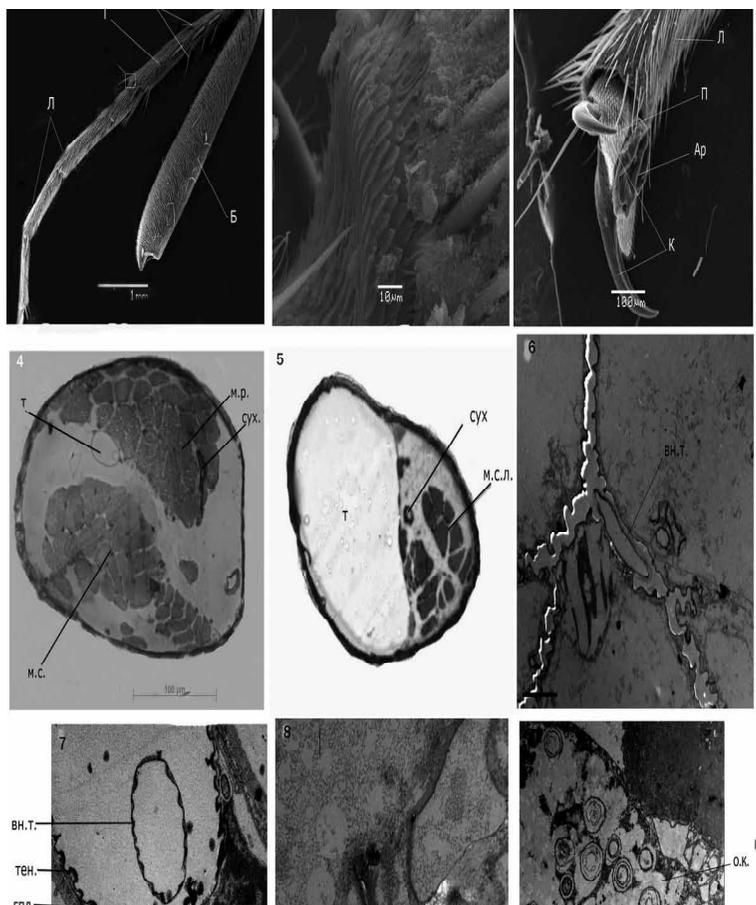


Рис. 1–9. 1 – внешний вид конечности; 2 – компаниформные сенсиллы; 3 – коготковый членик; 4 – поперечный срез бедра; 5 – поперечный срез голени; 6 – ультраструктура трахеи в лапке; 7 – трахея; 8 – соединения трахей; 9 – бедренный орган.

Л. – лапка; Г. – голень; Ш. – шпоры; Б. – бедро; П. – пульвиллы; Ар. – аролий; К. – коготки; Т. – трахеи; М.р. – мышца-разгибатель; М.с. – мышца-сгибатель; Сух. – сухожилие; М.с.л. – мышца-сгибатель лапки; Вн.т. – внутренняя трахея; Тен. – теноний; Гд. – гиподерма; О.к. – обкладочная клетка; Скл. – сколопс; Р. – ресничка.

(m.ex.t.) отходит толстое сухожилие (*tendon pretarsi*) (рис. 5), которое, пройдя всю ногу, крепится в последнем членике лапки. Мускулатура голени менее развита, в проксимальной её части располагается мышца-сгибатель предлапки (*musculus flexor pretarsi*), прикреплённая одним концом к кутикуле коленного сустава, а другим - к сухожилию (*tendon pretarsi*) (рис. 5). В нижней части голени находится мышца-сгибатель лапки (*musculus flexor tarsi*).

На полутонких срезах была изучена трахейная система и виброчувствительные органы голени и бедра. В бедре ножная трахея представляет собой в сечении круглую трубку (рис. 4), но может быть слегка сдавлена с боков. Кроме того, она подвешена с боков специальными мембранами (лигаментами), растянутыми от трахеи до кутикулы. Продолжаясь в голени, трахея резко увеличивает свой диаметр и от верхней трети занимает почти всё внутреннее пространство (рис. 5). В местах перехода в членики лапки она сужается, а затем снова расширяется. В последнем членике лапки трахея уплощается, так что стенки её практически соприкасаются (рис. 6). При вскрытии трахеи было установлено, что она имеет несёт внутри себя дополнительную структуру (рис. 7). Её детальное изучение показало, что это образование – тонкая трахея, лишённая гиподермы и соединенная с главной трахеей с помощью десмосомообразного контакта (рис. 8). Виброчувствительные органы имеются в бедре, голени и в месте сочленения голени и лапки. Бедренный орган состоит из группы сенсилл, количеством не менее двадцати. Они расположены на разных уровнях относительно друг друга, на (рис. 9) видны перерезанные на разных уровнях сколопсы с дистальным отделом дендрита- ресничкой.

В дистальную части голени располагается подколенный орган, который состоит не менее чем из семи сенсилл.

Тибιο-тарзальный орган занимает дистальное положение в голени, на поперечных срезах видно, что он представляет собой скопление сенсилл, прилежащих к лигаменту трахеи. По всей видимости, тибιο-тарзальный орган представлен не более чем парой сенсилл. Ручейники имеют типичные ходильные ноги. Мышечная система включает все характерные для насекомых мышцы. Особого внимания заслуживает расширение ножной трахеи в голени и члениках лапки, не описанное у других насекомых. Возможно, что это образование выполняет функцию резонатора, и компенсирует слабое развитие хордотональных органов, рецепторы которых у ручейников, не образуют крупных скоплений. Предположение, что расширенная трахея служит для увеличения дыхательной поверх-

ности, маловероятно, так как дыхательные мешки обычно располагаются в теле, а не в ногах. Кроме того, дыхательные мешки теряют тенIIDии. Функции, которые могут быть связаны с таким усложнением строения трахейной системы, видимо, обусловлены особенностями газообмена. Активная вентиляция трахеи происходит только на небольшом удалении от дыхальца, дальше газообмен осуществляется только за счёт диффузии, причём чем дальше от дыхальца, тем трахея уже. У ручейников сначала трахея тонкая, а потом расширяется, по-видимому, это затрудняет газообмен в следующие сегменты пассивно не идёт. Необходим механизм компенсации недостатка кислорода, эту функцию, возможно, и выполняет дополнительная трахея. Внутренняя трахея не может быть остатком личиночных покровов, так как ручейники и бабочки – насекомые с полным превращением, и их ткани полностью лизируются на стадии куколки.

Литература

- Kent K.S., Griffin L.M. 1990. Sensory organs of the thoracic legs of the moth *Manduca sexta* // Cell Tissue Res. V. 259. P. 209-223.
- Ivanov V.D., Rupprecht R. 1992. Vibrational signals in the behaviour of adult caddisflies (Trichoptera) // 7th Int. Sympos. on Trichoptera, Umea, Sweden. Abstracts. P. 16. Substrate vibration for communication in adult *Agapetus fusipes* (Trichoptera: Glossosomatidae) // Proc. 7th Int. Sympos. on Trichoptera. Ch. Otto (ed.). Leiden: Backhuys Publ. P. 273-278.
- Schnorbus H. 1971. Die subgenualen Sinnesorgane von *Periplaneta americana*: Histologie und Vibrationsschwellen // Z. vergl. Physiologie. V.71. P.14-48.

**ПРИМЕНЕНИЕ ФОТОЛОВУШЕК ПРИ ИЗУЧЕНИИ
СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ ЕВРОПЕЙСКОГО БАРСУКА
MELES MELES НА ПОСЕЛЕНИЯХ**

Н.В. Сидорчук, В.В. Рожнов

Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

E-mail: barsykova_n@mail.ru

Большинство млекопитающих ведет скрытный образ жизни, поэтому наблюдения за их поведением в естественной среде обитания очень затруднительны. Особенно сложны в изучении виды с сумеречно-ночной активностью. Одним из таких сложных объектов является европейский барсук. Наиболее полно поведение, суточная активность барсука и факторы, ее определяющие, изучены в Европе благодаря использованию современных методов исследований (например, радиослежение). В отечественных работах этот аспект экологии барсука обычно описывают на основании встреч животных или наблюдений около поселений, число которых, как правило, не велико (Горшков, 1997; Соловьев, 2008).

В наших исследованиях суточной активности европейского барсука в Дарвинском заповеднике (ДЗ) мы пытались использовать разные методы регистрации входа и выхода животных из поселений. В частности, заметая следы и взрыхляя почву около входа в поселение и регистрируя появление свежих следов. Второй способ состоял в использовании пластинки, с нанесенным слоем древесного угля (который брали непосредственно с выбросов поселений) и установленной перед входом. Однако при использовании данных методов мы можем определить посещение поселения животным только с точностью до дня, тогда как точное время события установить практически невозможно. Кроме того, результаты сильно зависят от погодных условий. Например, угольное покрытие пластинок размывается дождем, и следы животных не фиксируются. Также мы проводили прямые наблюдения за животными у поселений. Однако, этот метод довольно трудоемок и, к тому же, присутствие наблюдателя около норы может отпугивать животное и менять характер его суточной активности.

Наилучшие результаты для характеристики суточной активности барсука дало использование фотоловушек (модели Wild view Xtreme II, Leaf River DC-2BU и Leaf River DC-3BU, Reconix RapidFire RC55), которые были установлены на поселениях (Си-

дорчук и др., 2007). В 2006–2009 гг. наблюдения проводили на 9 постоянных и временных поселениях барсука в период с 20 апреля по 10 ноября. Фотоловушки крепили на стволы деревьев около входов. Поселения обследовали один раз в 14–20 дней и при необходимости перемещали ловушки по поселению. За этот период в ДЗ отработано 2547 фотоловушко-суток. С помощью 6 фотоловушек получено 748 снимков барсука.

За одну регистрацию принимали один фотоснимок, на котором можно было точно определить видовую принадлежность животного. В случае получения серии снимков (нескольких последовательных кадров через небольшие промежутки времени в несколько минут) при продолжительной активности барсука всю серию принимали за одну регистрацию, а время этой регистрации определяли по данным «средней» по времени фотографии. Случаи продолжительной активности барсука у входов поселения (груминг, игровые взаимодействия, чистка поселения, подготовка подстилки и др.) описывали отдельно. Всего выделено 290 регистраций.

Для дальнейшего анализа связи суточной активности барсука у входов поселения с условиями освещенности время каждой регистрации перевели с декретного на местное среднее солнечное время (Новиков, 1953). Далее подсчитывали количество регистраций в разное время суток (утро, день, вечер и ночь). Продолжительность выделенных периодов варьирует в течение года, соответственно условия освещенности также сильно различаются на протяжении периода наших наблюдений. Для расчета продолжительности дня и ночи использовали данные о местном солнечном времени восхода и заката. Длительность утренних и вечерних сумерек рассчитали в процентах от продолжительности дня (для широты ДЗ она составила по 15 % от продолжительности дня).

Так как мы не обнаружили межгодовых различий в характере суточной активности европейского барсука у входов поселений на территории ДЗ ($\chi^2_{2007-2008} = 5,3$, $df = 3$, $p = 0,15$; $\chi^2_{2007-2009} = 3,7$, $df = 3$, $p = 0,29$; $\chi^2_{2008-2009} = 3,1$, $df = 3$, $p = 0,37$), то данные разных лет при дальнейшем анализе объединили.

Полученные нами результаты показывают, что барсук в ДЗ может появляться на поверхности в любое время суток, причем 44 % всех регистраций приходится на дневные часы. Как правило, на большей части ареала для барсука характерна сумеречно-ночная активность (Kowalczyk et al., 2003; Goszczyński et al., 2005; Rosalino et al., 2005), хотя в некоторых популяциях отмечены случаи и дневных выходов на поверхность (Горшков, 1997; Данилов, Туманов,

1976; Соловьев 2008; *Rodríguez et al.*, 1996). Например, в северных участках ареала в летний период при уменьшении продолжительности ночи, а соответственно и времени на поиск кормов, барсук выходит из поселений засветло (*Kowalczyk et al.*, 2003). В некоторых популяциях ночная активность барсука не связана с условиями освещенности, а обусловлена особенностями климата. Так, в Португалии дневная температура воздуха может достигать 40°C и, соответственно, ночная активность барсука здесь – результат выбора им наиболее оптимальной температуры (*Rosalino et al.*, 2005).

Таким образом, среди факторов, определяющих активность барсука, обычно рассматривают условия освещенности и погодные условия (*Neal*, 1948; *Fowler, Racey*, 1988). Кроме того, большое влияние на вероятность появления барсука на поверхности земли в дневные часы оказывает отсутствие беспокойства со стороны человека (*Tuytens et al.*, 2001). Так *Гоцински* с соавторами (*Goszczyński et al.*, 2005) считают, что ночная активность барсука в центральной Польше обусловлена именно беспокойством со стороны человека, тогда как на охраняемой территории Беловежского национального парка (восточная Польша) случаи дневной активности барсука нередки (*Goszczyński et al.*, 2005).

Вероятно, заповедный режим района нашего исследования наряду с особенностями климата (а именно невысокие дневные температуры) также может играть определенную роль в формировании характера суточной активности барсука.

Активность барсука на поселении в течение суток распределена неравномерно. Наиболее часто животных регистрировали у входов поселений с 4 до 6 ч, и с 18 ч до 22 ч что, по-видимому, соответствует времени выхода и возвращения животных с кормежки. Наличие регистраций животных на поселениях в сумеречное и ночное время позволяет предположить, что в ДЗ во время поиска корма барсук может возвращаться к поселению или посещать временные убежища. Подобный характер активности отмечен для барсука в Испании, что, по мнению иностранных авторов (*Rodríguez et al.*, 1996), может быть показателем обильной кормовой базы.

Как и в других популяциях (*Rodríguez et al.*, 1996; *Goszczyński et al.*, 2005), характер активности европейского барсука у входов поселений в Дарвинском заповеднике изменяется в течение периода наблюдений. Весной животные чаще попадали в поле зрения фотокамер в утренние и дневные часы (27% и 45% регистраций соответственно). В летний период животные гораздо чаще появляются на поверхности поселения днем (78% регистраций). Осенью

барсук регистрировался у входов поселений реже, наибольшая активность в этот сезон отмечена в ночные часы (47% регистраций). Отмеченные различия в распределении активности барсука у входов поселений в разные сезоны года получили статистическое подтверждение ($\chi^2_{\text{весна-лето}} = 17,0$, $p = 0.001$; $\chi^2_{\text{весна-осень}} = 13,9$, $p = 0,003$; $\chi^2_{\text{лето-осень}} = 62,9$, $p = 0.001$).

Тот факт, что осенью барсук реже регистрируется на поселении днем, связан, по-видимому, с подготовкой животных к зимнему сну. Ряд исследователей (Данилов, Туманов, 1976; Горшков, 1997) отмечает, что в это время животные активно кормятся, накапливая жировые запасы, и нередко ищут корм и днем, достаточно далеко отходя от убежищ, и соответственно не фиксируются фотоловушками на поселении.

При всех своих достоинствах (отсутствие постоянного беспокойства со стороны наблюдателя, меньшая трудоемкость по сравнению с длительными визуальными наблюдениями) использование фотоловушек имеет и некоторые недостатки. В частности, с помощью фотоловушек можно описать активность животного только на очень ограниченном пространстве поселений. Тогда как для выявления всех факторов, определяющих характер суточной активности, ее продолжительность и сезонные изменения, необходимы сведения об активности барсука не только на поселениях, но и в пределах всего участка обитания (что возможно при радио- или GPS-трекинге).

Литература

- Горшков П.К. 1997. Барсук в биоценозах Республики Татарстан. Казань: Изд-во Табигать. 176 с.
- Данилов П.И., Туманов И.Л. 1976. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 256 с.
- Новиков Г.А. 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. Издание второе. М.: Советская наука. 520 с.
- Сидорчук Н.В., Волченко А.Е., Рожнов В.В. 2007. Опыт использования фотоловушек при изучении поведенческой экологии барсука *Meles meles* // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. VIII съезда Териологич. об-ва. М.: С. 455.
- Соловьев В.А. 2008. Биология и хозяйственное значение барсуков Вятско-Камского междуречья. Автореферат дисс. канд.биол.наук. Балашиха: 23 с.
- Fowler P.A., Racey P.A. 1988. Overwintering strategies of the badger, *Meles meles*, at 57°N // Journal of Zoology. V. 214. P. 635-651.

- Goszczyński J., Juszek S., Pacia A., Skoczyńska J. 2005. Activity of badgers (*Meles meles*) in Central Poland // Mammalian Biology. V. 70. P. 1-11.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A. 2003. Annual and circadian activity patterns of badgers (*Meles meles*) in Białowieża Primal Forest (eastern Poland) compared with other Palaearctic populations // Journal of Biogeography. V. 30. P. 463-472.
- Neal E. 1948. The badger // Collins, London.
- Rodrigues A., Martun R., Delibes M. 1996. Space use and activity in a Mediterranean population of badgers *Meles meles* // Acta Theriologica. V. 41. P. 59-72.
- Rosalino L.M., Macdonald D.W., Santos-Reis M. 2005. Activity rhythms, movements and patterns of sett use by badgers, *Meles meles*, in a Mediterranean woodland // Mammalia. V. 69. P. 395-408.
- Tuytens F.A.M., Stapley N., Steward P.D., Macdonald D.W. 2001. Vigilance in badgers *Meles meles*: the effects of group size and human persecution // Acta Theriologica. V. 46. P. 79-86.

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ

А.А. Соктин

Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих.

E-mail: clethr@mail.ru

Данная работа является частью комплексного исследования по межвидовой гибридизации в роде лесных полевок (*Clethrionomys*).

Как известно у близких видов в зоне симпатрии формируются механизмы репродуктивной изоляции, которые хорошо работают при оптимальных для видов условиях. Ранее для красной (*Cl. rutilus* Pallas, 1779) и рыжей (*Cl. glareolus* Schreber, 1780) полевок (КП и РП), было показано, что при низкой численности одного из видов, возможна межвидовая гибридизация (Осипова, Соктин, 2008). Результаты молекулярно-генетических исследований также подтверждают наличие как древней, так и современной гибридизации между этими видами (Абрамсон и др., 2009). Поэтому можно предположить, что механизмы репродуктивной изоляции при определенных условиях перестают работать либо работают ограниченно.

Целью данной работы было провести сравнительный анализ интенсивности размножения самок и оценить репродуктивный успех в различных вариантах скрещиваний.

Изначально нами была принята гипотеза, что гибридизация происходит при низкой численности одного из видов и имеет направленный характер, т.е. в дальнейшем гибридные самки ссаживались с самцами “отцовского” вида.

Материал и методика. Работу проводили с 2004 по 2009 гг. на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ им А.Н. Северцова РАН.

Для работы использовали животных, которые являлись 2–4 поколением от полевок привезенных с юга Западной Сибири, из зоны истинной симпатрии красной и рыжей полевок. Из половозрелых особей составляли пары как внутривидовые, так и межвидовые, которые расформировывались через 5–6 месяцев при отсутствии потомства. Для оценки интенсивности размножения использовали количество самок приступивших к размножению, а также среднее количество детенышей в выводке. Математическую обработку данных производили с использованием электронных таблиц MS Excel

7.0 и Statistica 6.0. При сравнении количества детенышей в выводках использовали критерий Манна-Уитни (U-критерий), а количество самок приступивших к размножению сравнивали при помощи выборочных долей (Лакин, 1980).

Результаты и обсуждение. Во внутривидовых скрещиваниях к размножению приступили: КП – 70,3% самок, РП – 75%, среднее кол-во детенышей – $3,46 \pm 0,25$ и $3,74 \pm 0,21$ соответственно, при сравнении этих показателей значимых различий не выявлено. В межвидовых скрещиваниях к размножению приступили: ♀КП×♂РП – 47,4%, ♀РП×♂КП – 17,2%, среднее кол-во детенышей – $3,67 \pm 0,3$ и $3,0 \pm 0,55$, самки КП более успешно скрещиваются с самцами РП, чем наоборот $P < 0,01$, $t = 2,81$, по кол-ву детенышей различий не найдено. При сравнении с внутривидовыми скрещиваниями самки обоих видов предпочитают самцов конспецификов (КП – $P < 0,05$, $t = 2,07$; РП – $P < 0,001$, $t = 5,74$). При скрещивании гибридных самок F1 с самцами родительских видов получены следующие данные: ♀(КП×РП)×♂РП – приступили к размножению 46,2%, ♀(РП×КП)×♂КП – было получено всего 2 самки и обе размножались, среднее кол-во детенышей – $2,82 \pm 0,22$ и $3,9 \pm 0,64$, при сравнении этих данных с предыдущим и с внутривидовыми скрещиваниями, значительные отличия найдены в меньшей величине выводка у ♀F1 от ♂РП, $P < 0,05$. При скрещивании самок беккроссов получены следующие данные: ♀((КП×РП)×РП)×♂РП – приступили к раз-

Таблица 1. Интенсивность размножения самок при различных вариантах скрещивания

Вариант скрещивания	Кол-во посаженных пар	Из них размножилось		Кол-во детенышей в выводке		Кол-во выводков
		абс.	%	ср. кол-во	пределы	
♀КП×♂КП	37	26	70,3	$3,46 \pm 0,25$	1 – 8	50
♀РП×♂РП	36	27	75	$3,74 \pm 0,21$	1 – 8	50
♀КП×♂РП	38	18	47,4	$3,67 \pm 0,3$	1 – 9	39
♀РП×♂КП	29	5	17,2	$3,0 \pm 0,55$	1 – 4	5
♀(КП×РП)×♂РП	26	12	46,2	$2,82 \pm 0,22$	1 – 7	44
♀(РП×КП)×♂КП	2	2	–	$3,9 \pm 0,64$	1 – 8	10
♀((КП×РП)×РП)×♂РП	12	7	58,3	$3,0 \pm 0,42$	1 – 6	13
♀((РП×КП)×КП)×♂КП	10	6	60	$3,15 \pm 0,5$	1 – 7	13

Таблица 2. Сравнительная характеристика успешности размножения

Вариант сравнения	по кол-ву детенышей (U-критерий)	по кол-ву размножающихся самок (по долям)
$\text{♀КП} \times \text{♂КП} - \text{♀РП} \times \text{♂РП}$	нет различий	нет различий, $t=0,45$
$\text{♀КП} \times \text{♂КП} - \text{♀КП} \times \text{♂РП}$	нет различий	$P<0,05$, $t=2,07$
$\text{♀КП} \times \text{♂РП} - \text{♀(КП} \times \text{РП)} \times \text{♂РП}$	$P<0,05$	нет различий, $t=0,09$
$\text{♀КП} \times \text{♂КП} - \text{♀((РП} \times \text{КП)} \times \text{КП)} \times \text{♂КП}$	нет различий	нет различий, $t=0,59$
$\text{♀РП} \times \text{♂РП} - \text{♀РП} \times \text{♂КП}$	нет различий	$P<0,001$, $t=5,74$
$\text{♀РП} \times \text{♂КП} - \text{♀(РП} \times \text{КП)} \times \text{♂КП}$	нет различий	Маленькая выборка $\text{♀(РП} \times \text{КП)}$ - 2шт.
$\text{♀РП} \times \text{♂РП} - \text{♀((КП} \times \text{РП)} \times \text{РП)} \times \text{♂РП}$	нет различий	нет различий, $t=1,04$
$\text{♀(КП} \times \text{РП)} \times \text{♂РП} - \text{♀((КП} \times \text{РП)} \times \text{РП)} \times \text{♂РП}$	нет различий	нет различий, $t=0,7$
$\text{♀(РП} \times \text{КП)} \times \text{♂КП} - \text{♀((РП} \times \text{КП)} \times \text{КП)} \times \text{♂КП}$	нет различий	Маленькая выборка $\text{♀(РП} \times \text{КП)}$ - 2шт.
$\text{♀РП} \times \text{♂РП} - \text{♀(КП} \times \text{РП)} \times \text{♂РП}$	$P<0,05$	$P<0,05$, $t=2,37$
$\text{♀КП} \times \text{♂КП} - \text{♀(РП} \times \text{КП)} \times \text{♂КП}$	нет различий	Маленькая выборка $\text{♀(РП} \times \text{КП)}$ - 2шт.

множению 58,3%, $\text{♀((РП} \times \text{КП)} \times \text{КП)} \times \text{♂КП}$ – 60%, среднее кол-во детенышей – $3,0 \pm 0,42$ и $3,15 \pm 0,5$, при сравнении полученных данных с внутривидовыми скрещиваниями значимых различий не найдено. Подробнее полученные данные приведены в таблицах.

Проанализировав полученные результаты можно выдвинуть следующее предположение: в зоне симпатрии у КП и РП выработались изолирующие механизмы, которые включаются в каждом случае на определенной стадии. Так при низкой численности РП, небольшой процент самок РП спаривается с самцами КП, что блокирует массовую гибридизацию на этой стадии. Если же численность РП долгое время не восстановится, то возможна интрогрессия рп-генов в генотип КП, т.к. в последующих поколениях размножение проходит аналогично внутривидовому. При низкой численности КП самки этого вида более охотно спариваются с самцами РП, хотя интенсивность размножения несколько ниже внутривидового. Барьер возникает при размножении гибридных самок F1, у которых интенсивность размножения и среднее количество детенышей несколько ниже, чем в предыдущем поколении, со следующего поколения эти показатели достигают внутривидового уровня. Как показывают молекулярно-генетические исследования, в последне-

вый период произошла интрогрессия кп-генов в геном РП, что можно объяснить низкой численностью КП в месте гибридизации продолжительное время.

Литература

- Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Фокин М. В., Ракитин С. Б., Гилёва Э. А.* 2009. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной и рыжей полевками // Докл. РАН. Т. 425. №3. С. 415-418.
- Громов И.М., Поляков И.Я.* 1977. Полевки. // Фауна СССР Млекопитающие. Т. 3. В. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Лакин Г.Ф.* 1980. Биометрия: Учеб. пособие для биологич. спец. вузов. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. школа. 293 с.
- Орлов В.Н.* 1968. Становление изолирующих механизмов у полевок рода *Clethrionomys* // Проблемы эволюции. Т. 1. Новосибирск: Наука. С. 184-194.
- Осипова О.В., Соктин А.А.* 2008. Моделирование процесса древней гибридизации рыжих и красных полевок в эксперименте // Докл. РАН. Т. 420. №1. С. 139-141.

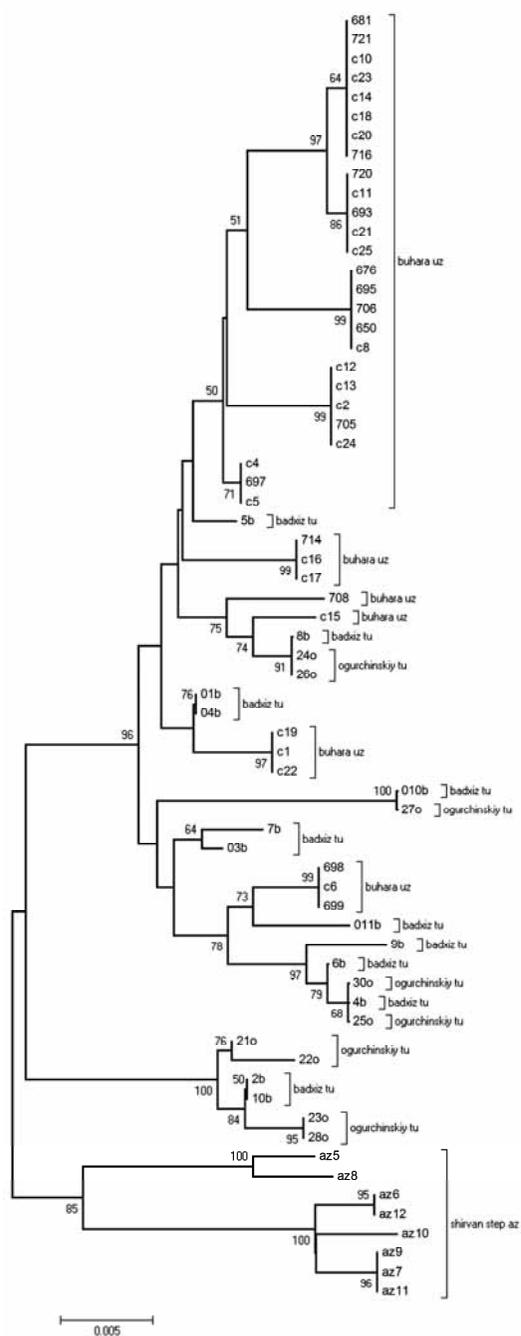
**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ ГРУППИРОВОК ДЖЕЙРАНА (*GAZELLA
SUBGUTTUROSA SUBGUTTUROSA*) В УЗБЕКИСТАНЕ,
ТУРКМЕНИИ И АЗЕРБАЙДЖАНЕ**

П.А. Сорокин

E-mail: sorokin-p@yandex.ru

Среди азиатских видов антилоп джейран имеет самое широкое распространение. Подвид *Gazella subgutturosa subgutturosa* встречается в Иране, Ираке, Туркменистане. Находится под угрозой исчезновения в Узбекистане, Азербайджане, Грузии, Таджикистане и Турции. Он, вероятно, исчез в Армении, Киргизстане и Пакистане. К концу прошлого века значительно сократилась численность, и сильно фрагментировался ареал данного подвида. Так как огромное значение для сохранения джейрана в настоящее время имеют заповедники и центры по разведению животных, нами проведена работа по анализу генетической изменчивости группировок джейранов на таких модельных территориях. Это популяция джейранов в экоцентре “Джейран” в Бухарской области республики Узбекистан, группировки животных с территории острова Огурчинского и Бадхыза из Туркменистана и заповедника Ширванская степь Азербайджана. Численность узбекской группировки за время существования выросла от 55 особей в 1977 г. до 549 особей в 2008 г. (Сорокин и др., 2009). Группировка джейранов острова Огурчинский произошла от 16 особей пойманных в Бадхызе в 1983–1984 гг. Ее численность в настоящее время составляет примерно 1500 особей. Основная часть популяции в Бадхызе сосредоточена в Бадхызском заповеднике, ее численность не менее 4,5–5 тыс. особей. В отличие от других исследованных группировок она всегда имела связь с другими популяциями животных в Каракумах и даже в Карабиле (Лукаревский, личное сообщение). Группировка джейранов в заповеднике Ширванская степь самая большая и наиболее стабильная

Рис. 1. Дендрограмма филогенетических отношений между гаплотипами исследованных группировок джейранов, построенная на основании фрагмента d-петли (985 п.н.) методом ближайшего связывания (Neighbor-Joining) с использованием модели Тамура-Нея. В узлах - результаты бутстреп-анализа (1000 реплик). Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами. Обозначения: В – Бадхыз Туркмения, о – Огурчинский, Туркмения, аз – Ширванская степь, Азербайджан, без букв и с буквой с – Бухарский питомник, Узбекистан.



(90% животных) в Азербайджане. Ее численность составляла 11400 в 1989 г., 8900 в 1990 г. и упала до 4500 в 1994 г (Antelopes, 2001).

Для молекулярно-генетического анализа использовали нуклеотидную последовательность полной D-петли митохондриальной ДНК. Нами использовались как пробы костной ткани от погибших животных из коллекции экоцентра “Джейран”, так и крови и кусочков кожи, взятых у отловленных джейранов. Образцы кожи консервировали в 96% этиловом спирте. Пробы крови собирали в пробирки с добавлением КЗЕДТА. Последующее выделение ДНК из крови и кожи проводили с использованием наборов QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen, США) и Diatom DNA Prep 200 (Изоген, Россия). Амплификация фрагментов ДНК проводилась с использованием наборов (Диалат, Россия). Для работы с джейранами были специально разработаны праймеры на полную D-петлю мтДНК. FDL 5'-ССАСТАТСААСАСССАААГСТГ-3' и REWDL 5' GСАТТТТСАГТГССТТГСТ-3'. Амплификацию проводили в следующем режиме: I - 3 мин при 94 °С, II - 1 мин при 94°С, 1 мин при 60°С, 1 мин при 72°С (35 циклов), III - 72°С – 6 мин. Результаты амплификации ДНК анализировали с помощью электрофореза в 1,5 % агарозном геле и буфере ТВЕ с добавлением этидиума бромида. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводили на секвенаторе ABI 3130 (Applied Biosystems, США). Выравнивание полученных последовательностей осуществляли с помощью программы BioEdit 7 (Hall, 1999). Генетические дистанции между группировками (net distance), значения π и H рассчитывались в программе Mega 4.0.1 (Tamura et al., 2007) и Arlequin 3.11 (Excoffier et al., 2005). Коэффициент a , равный 0,863, гамма распределения для выборки фрагмента гена D-петли оценивался из данных полученных с помощью программы modeltest 3.7 (Possada, Crandall, 2001). Выбранная оптимальная модель TrN+I+G (Hasegawa et al., 1985). Построение филогенетических деревьев осуществляли методом ближайшего связывания (Neighbor-Joining) с использованием модели Тамура-Нея (Tamura, Nei, 1983).

Получены и проанализированы нуклеотидные последовательности длиной 985 п.н. от 67 животных. Из них из заповедника Ширванская степь Азербайджана 8, из Бадхызского заповедника Туркменистана – 13, с острова Огурчинский Туркменистана 9, и из бухарского питомника Узбекистана 37. Наши данные говорят о родственности популяций из Туркмении и Узбекистана (Рисунок 1). Популяции острова Огурчинский и Бадхыза генетически не изолированы (Таблица 1, 2). Значение P критерия для F_{st} , меньше 0,05

Таблица 1. Генетические дистанции между популяциями (Net distance), над диагональю значение стандартной ошибки

	Ширванская степь	Бадхыз	Огурчинский	Бухара
Ширванская степь		0,0037	0,0035	0,0044
Бадхыз	0,0182		0,0003	0,0012
Огурчинский	0,0163	0,0003		0,0015
Бухара	0,0220	0,0040	0,0067	

Таблица 2. Значение Fst для исследованных популяций.

	Ширванская степь	Бадхыз	Огурчинский	Бухара
Ширванская степь				
Бадхыз	0,38			
Огурчинский	0,32	0,01		
Бухара	0,58	0,24	0,33	

(генетически изолированы) для всех популяций кроме Огурчинского и Бадхыза, что подтверждается историей формирования популяции острова Огурчинского. Популяция заповедника Ширванская степь из Азербайджана наоборот уникальна и наиболее сильно изолирована от остальных (Рисунок 1, Таблица 1, 2). Все популяции имеют высокое гаплотипическое разнообразие и сравнительно низкое нуклеотидное разнообразие по исследуемому фрагменту мтДНК, что вероятно объясняется происхождением популяций из небольшого числа особей основателей.

За помощь в организации и проведении полевых работ в республике Узбекистан автор признателен сотрудникам экоцентра “Джейран” и лично Солдатовой Н. В. и Юлдашеву Э. Т., а также Лукаревскому В. С. за сбор материала из Туркмении и Азербайджана.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (07-04-01240а) и программы ФЦП Научные и научно-педагогические кадры инновационной России (2009-1.1-141-063-021)

Литература

- Сорокин П.А., Солдатова Н.В., Холодова М.В. 2009. Использование данных о нуклеотидной изменчивости d-петли митохондриальной днк джейрана (*Gazella subgutturosa*) для мониторинга генетического разнообразия искусственно созданной изолированной популяции // Мат. Конференции Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. 15-20 мая. Пенза: с 92.
- Antelopes*. 2001. Part 4: North Africa, the Middle East, and Asia. Global Survey and regional Action plans. IUSN. Gland, Switzerland and Cambridge, UK. P. 168-177.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium. V. 41. P. 95-98.
- Tamura K., Dudley J., Nei M. et al. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0 // Molecular Biology and Evolution. V. 24. P. 1596-1599.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics Online. V. 1. P. 47-50.
- Possada D., Crandall K. 2001. Selecting the best fit model of the nucleotide substitution // Systematic Biology. V. 50. P. 580-601.
- Hasegawa M., Kishino H., Yano T. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA // Journal of Molecular Evolution. V. 22. P. 160-174
- Tamura K., Nei M. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Molecular Biology and Evolution. V. 10. P. 512-526.

ЭВОЛЮЦИЯ МЕХАНИЗМОВ ЗВУКОПРОВЕДЕНИЯ У ЗУБАТЫХ КИТООБРАЗНЫХ (ODONTOCETI)

Е.В. Сысуева

Лаборатория сенсорных систем позвоночных

E-mail: evgeniasysueva@gmail.com

Возникновение китообразных, уникальной группы млекопитающих – один из наиболее ярких примеров макроэволюционных изменений позвоночных животных. Глубокие и разносторонние приспособления к водному образу жизни, которые мы наблюдаем у современных китообразных, развились за относительно короткий промежуток времени – менее чем за 10 миллионов лет – с начала третичного периода (Nummela et al., 2004).

Для биологов эволюционная история китов представлялась неполной даже в XX в. Лишь серия палеонтологических находок 70–90-х гг. прошлого столетия позволила проследить основные этапы эволюционного становления китообразных на их пути от наземных к исключительно водным животным.

Чрезвычайно интересным представляется вопрос эволюции слуха у зубатых китообразных. Эта тема долгое время оставалась недостаточно разработанной. Только в последние годы был осуществлен прорыв в представлениях об эволюции слуха у китообразных, в частности, об эволюции звукопроводения к структурам внутреннего уха, улитке (Thewissen et al., 2007; Hemilä et al., 2008).

Согласно последним представлениям, на современном этапе у зубатых китов существует, скорее всего, несколько каналов проведения звука к структурам улитки, кардинально отличающихся от путей звукопроводения у наземных млекопитающих: нижнечелюстной - высокочастотный, латеральный – низкочастотный и, возможно, глоточный. Каким образом у китообразных сформировалась столь необычная система передачи звука?

Предкам зубатых китов для полноценного существования в водной среде предстояло решить ряд важнейших задач: обеспечить проведение звуковых колебаний к структурам улитки, восстановить бинауральный слух, создать систему ориентации и поиска пищи.

Адаптация к водной среде обитания привела к значительным преобразованиям наружного и среднего уха с возникновением в них новых дополнительных структур (Ketten, 1994; Hemilä et al., 2010). Ушная раковина и наружный слуховой проход функциональ-

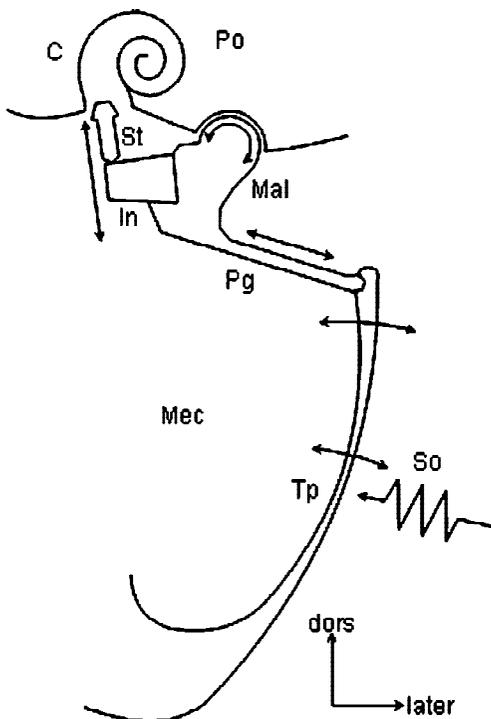


Рис. 1. Схематичная модель функционирования механизмов звукопроводения среднего уха у зубатых китов (в основе рисунок из Hemilä et al., 2010). Po – околушная кость, Mec – полость среднего уха, C – улитка, St – стремечко, In – наковальня, Mal – молоточек, Pg – *processus gracilis*, Tp – барабанная пластинка, So – звуковые вибрации. Стрелки демонстрируют направления вибрации барабанной пластинки и слуховых косточек; увеличивающаяся длина стрелок от барабанной пластинки к стремечку показывает увеличения амплитуды вибрации.

Так пакицетус (*Pakicetus*), найденный в 1977–1979 годах экспедицией американского палеонтолога Филиппа Джинджерриша (P.Gingerish) в Пакистане, на суше использовал путь звукопроводения, характерный для всех наземных млекопитающих, в то время как под водой воспринимал звуки с помощью костного механизма

но были замещены нижней челюстью и мандибулярным жировым тяжом, который в своей каудальной части соприкасается с барабанной пластинкой, функционально заменившей барабанную перепонку наземных млекопитающих (рис.1). Изменения в ухе китообразных включили в себя также утолщение медиальной части буллы (*involucrum*), изолирование тимпано-перитического комплекса от костей черепа посредством воздушных пазух. Изменилась форма и положение цепи ушных косточек среднего уха. Лишь улитка осталась относительно неизменной.

Каждая новая перестройка, каждое новое морфообразование влекли за собой и изменение ведущего способа звукопроводения.

проведения. Пакицетус, наиболее древнее китообразное, жил около 50 млн. лет назад и был похож скорее на волка (рис. 2). Он уже перешел к полуводному образу жизни и имел некоторые адаптации к подводному слуху.

Так, барабанная кость пакицетид (Pakicetidae) росто – медиально не соединялась с околоушной, в то время как у всех наземных животных эти две кости сращены. В булле пакицетуса, как и всех китообразных, имела утолщенная медиальная часть (involucrum), которая способна вибрировать независимо от околоушной кости. Латеральная же стенка буллы, в сравнении с другими наземными эоценовыми млекопитающими, была достаточно тонкая – был запущен процесс формирования барабанной пластинки. В то же время, костная пластинка на нижней челюсти была относительно толстой и не могла служить в качестве звукопринимающей поверхности. Мандибулярное отверстие оставалось маленьким. Нижнечелюстной тяж в альвеолярном канале еще отсутствовал. Все это свидетельствует о том, что механизм нижнечелюстного звукопроведения еще не работал.

Можно предполагать, что пакицетус имел обычную функциональную барабанную перепонку, позволяющую воспринимать звуки, передающиеся по воздуху. Слуховые косточки пакицетид были



Рис. 2. Реконструкции представителей китообразных эоцена. Сверху по часовой стрелке: дорудон (*Dorudontidae*), амбулоцетус (*Ambulocetidae*), пакицетус (*Pakicetidae*), кутхицетус (*Remingtonocetidae*) и родоцетус (*Protocetidae*). Иллюстрация Carl Buell.

устроены по типу наземных зверей. Барабанная кость сочленялась с околушной, а та, в свою очередь, непосредственно контактировала с костями черепа, что характерно для наземных млекопитающих (Thewissen et al., 2007).

Очень важное открытие было сделано в 1992 году. Команда специалистов под руководством Ганса Тьюиссена (Hans Thewissen) открыла в Северном Пакистане, в слоях возрастом около 48 млн. лет, почти полный скелет «переходного звена» между современными китами и их наземными предками.

«Переходное звено» получило название амбулоцетуса (*Ambulocetus natans*), «ходящего и плавающего кита» (рис. 2). Амбулоцетус усовершенствовал костное звукопроводение, подключив к нему глоточное (Cranford et al., 2008).

Так, амбулоцетус, в челюсти которого уже имелось начало характерного для китов нижнечелюстного жирового канала, будучи засадным хищником, поджидающим жертву в воде, мог контролировать передвижение своей потенциальной добычи по берегу, положив нижнюю челюсть на грунт, как это делают крокодилы. Наиболее вероятно, что при этом зверь слышал в низкочастотном диапазоне (Thewissen et al., 2007).

Позже Тьюиссену, Джиндеришу и другим палеонтологам удалось найти окаменелости, позволявшие восстановить последовательные стадии перехода китов от полуводного к океаническому образу жизни. Были найдены остатки длинномордых ремингтоноцетид (*Remingtonocetidae*, например кутхицетуса – *Kutchicetus*) и протоцетид (*Protocetidae*, например – *Maiacetus*), также произошедших от «пакицетоподобных» предков на берегах моря Тетис. Эти вымершие предки китообразных населяли Южную Азию примерно 49-43 млн. лет назад. От протоцетид произошли уже вполне «дельфинообразные» дорудонодонтиды (*Dorudontinae*) – возможные предки базилозаврид (*Basilosauridae*) и современных китов, постепенно расселившихся по всем морям земного шара (рис. 2).

Более поздние археоцеты, ремингтоноцетиды и протоцетиды, перешли к использованию преимущественно нижнечелюстного механизма, осуществляемого посредством жирового тяжа, барабанной пластинки и косточек среднего уха.

На суше эти животные все еще слышали – за счет наличия незаросшего наружного слухового прохода и функциональной барабанной перепонки. В воде же ремингтоноцетиды и протоцетиды использовали механизм звукопередачи, схожий уже с тем, что имеется у современных китообразных.

Ушные косточки данных археоцетов в морфологическом отношении схожи с таковыми у современных китообразных. Мандибулярное отверстие у этих животных было больше, чем у ныне живущих китообразных. Латеральная нижнечелюстная стенка тоньше, чем у пакицетуса и амбулацетуса. Барабанная кость имела толстую медиальную часть (*involutum*) и тонкую латеральную – барабанную пластинку (Thewissen et al., 2007). Появляются воздушные пазухи вокруг тимпано-периотического комплекса, но связь с костями черепа все еще остается (что пока препятствует полному развитию дирекционального слуха под водой).

Базилозавры же и дорудоны, которые вели полностью водный образ жизни и обитали в морях примерно 35–40 млн. лет назад, для различения звуков под водой пользовались, по всей видимости, уже сформированной системой звукопроводения, характерной для современных китообразных. Изолирование тимпано-периотического комплекса от костей черепа и превращение барабанной перепонки в вытянутый конический лигамент предполагают, что на данном этапе «подводный слух» начинает полностью доминировать (Luo, Gingerich, 1999).

Таким образом, в течение эоцена произошли радикальные изменения в слуховой системе зубатых китообразных. Механизмы звукопроводения также сменяли друг друга на пути приспособления к водному образу жизни. Так, если пакицетус пользовался преимущественно классическим путем проведения звука к улитке (через слуховой проход и барабанную перепонку), амбулацетус активно использовал костное проведение, а, возможно, и плоточное, то у китообразных, начиная с ремингтоноцетид, доминирует механизм нижнечелюстного звукопроводения.

Эволюция слуховой системы при переходе к подводному слуху – интереснейшая загадка природы. Проанализировав все собранные здесь данные, становится понятным, насколько интересными и актуальными являются исследования слуха китообразных, полностью водных млекопитающих, с одной из самых впечатляющих историй эволюционного успеха.

Литература

- Cranford T.W., Krysl P., Hildebrand J.A.* 2008. Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) // *Bioinspiration and Biomimetics*. V. No 3. P. 1-10.
- Ketten D.R.* 1994. Functional analyses of whale ears: Adaptations for underwater hearing // *IEEE Proc. Underwater Acoustics*. V. 1. P. 264-270.

- Luo Z., Gingerich P.D.* 1999. Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. *University of Michigan Papers on Paleontology*. V. 31. P. 1-98.
- Nummela S., Thewissen J. G. M., Bajpai S., Hussain S. T., and Kumar K.* 2004. Eocene evolution of whale hearing // *Nature*. V. 430. P. 776-778.
- Hemilä S., Nummela S., Reuter T.* 2010. Anatomy and physics of the exceptional sensitivity of dolphin hearing (Odontoceti: Cetacea) // *J. Comp. Physiol. A*. V. 196. P. 165-179.
- Thewissen J.G.M., Nummela S., Bajpai S., Hussain T. and Kumar K.* 2007. Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing // *Anatomical Record*. V. 290. P. 716-733.

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕЛЮСТНОГО
АППАРАТА ТРЕХ ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ
БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS* (MAMMALIA) В ЗОНЕ
КОНТАКТА АРЕАЛОВ**

В.Б. Сычёва

Лаборатория микроэволюции млекопитающих

E-mail: 11.02@mail.ru

У млекопитающих внутривидовые формы редко имеют диагностические признаки (в отличие, например, от птиц). Исключительно редки и межвидовые гибридные зоны, поскольку репродуктивная изолированность является основным критерием вида. Поэтому эволюционные процессы в зонах вторичного контакта отличающихся форм слабо изучены. Иногда полагают, что главным условием устойчивого существования гибридных зон между таксономически различными формами оказывается широкий поток расселяющихся особей. В зоне интерградации не возникают популяции как самостоятельные, изолированные генетические системы (Яблоков, 1987).

Обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* L., может служить удобной моделью для изучения зон контакта и гибридизации внутривидовых форм, оценки величины потока генов в зонах их контакта и эволюционных последствий гибридизации. В настоящее время на огромном ареале этого вида от Британских островов до Байкала известно более 70 хромосомных рас. Но только часть этих больших географических популяций, отличается диагностическими признаками хромосомного набора и в различной степени изолирована генетически или экологически. Возникновение хромосомных рас связано с многократной фрагментацией ареала вида на протяжении его плейстоценовой эволюции. Современные ареалы и границы контакта рас формировались в позднеледниковье и начале голоцена, 17-8 тыс. лет назад, в процессе расселения этих популяций из различных рефугиумов (Orlov et al., 2007).

Новые возможности открывают исследования в зонах контакта трех хромосомных рас, позволяющие сравнить особенности совместного обитания трех пар хромосомных рас в условиях синтопии (в идентичных местообитаниях). Такая зона контакта и гибридизации трех хромосомных рас, Москва, Западная Двина и Селигер, была обнаружена на Валдайской возвышенности в Андреапольском районе Тверской области. Возраст контакта хромосомной расы Москва с расами Селигер и Западная Двина, можно датировать более

точно, т.к. она проходит по границе вепсовской ледниковой стадии (ее возраст 15,2 тыс. л. н.) (Орлов и др., 2007).

При изучении изменчивости морфологических признаков в популяции можно ставить и решать специфические морфологические задачи, связанные с определением относительной функциональной значимости разных признаков. Морфометрические особенности хромосомных рас в области контакта ареалов могут служить косвенным показателем величины потока генов через гибридную зону.

Материал и методика. Исследованы выборки черепов хромосомных рас Москва, Западная Двина и Селигер из зоны контакта ареалов и выборка расы Москва из окрестностей Москвы. Выборка из каждого пункта составила 20 экз. Анализировались морфометрические особенности челюстного аппарата, включая 20 промеров нижней челюсти, характеризующих развитие аддукторов и 3 промера, характеризующих габаритный объем мозговой капсулы (произведение высоты, ширины и длины), коррелирующий с массой височного мускула (Никольский, 1983). Промеры нижней челюсти и черепа производили с помощью окуляр-микрометра микроскопа МБС-10 с точностью до 0.05 мм. Челюстной аппарат выбран потому, что известны его функциональные особенности у землероек (Никольский, 1983, 1990), известно также, что морфометрические показатели нижней челюсти наиболее консервативны у бурозубок (Polly, 2007).

Результаты и обсуждение. В.А. Долговым (1985) показано, что самые крупные по кондилобазальной длине черепа популяции обыкновенной бурозубки обитают в восточных частях ареала. К западу величина признака уменьшается. На крайнем юге восточной части ареала обитает также мелкая популяция. В юго-западных частях ареала величина признака возрастает, но не так значительно, как в восточных частях ареала. К северу величина признака падает. Отмеченную закономерность, по-видимому, можно считать последовательной и более вероятной цепью событий в филогенетическом развитии признаков при видообразовании. Увеличение или уменьшение величины признаков само по себе создает предпосылки для изменения характера их функционирования как в качественном, так и в количественном отношении.

Кондилобазальная длина черепа и длина нижней челюсти не отличаются достоверно у всех трех рас (таблица). Раса Селигер отли-

Таблица. Морфометрические особенности черепов трех рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в зоне контакта ареалов (M±m в мм, n=20)

Промер/индекс	раса Селигер	раса Москва	раса Зап.Двина
1. Кондило-базальная длина	18,07±0,15	18,15±0,15	18,40±0,09
2. Наибольшая ширина черепа	9,15±0,06	8,87±0,11	9,14±0,08
3. Наибольшая высота черепа	6,12±0,05	6,06±0,09	6,07±0,05
4. Длина мозговой капсулы	8,57±0,12	8,74±0,14	8,77±0,07
5. Длина мандибулы	6,80±0,07	6,80±0,04	6,84±0,04
6. Ширина восходящей ветви мандибулы	1,70±0,03	1,81±0,03	1,75±0,03
7. Высота мандибулы	4,46±0,04	4,46±0,03	4,57±0,03
8. Высота венечного отростка	2,71±0,04	2,69±0,02	2,60±0,04
9. Высота сочленовного отростка	2,57±0,04	2,58±0,04	2,65±0,02
Индекс I Габаритный объем мозговой капсулы в мм ³ (произведение промеров 2, 3 4)	480,8±11,32	471,5±12,68	480,9±14,12
Индекс II - 6/5	0,250	0,266	0,256
Индекс III-7/5	0,656	0,657	0,669
Индекс IV-6/7	0,382	0,404	0,383

чается от рас Москва и Западная Двина узкой восходящей ветвью нижней челюсти. Раса Западная Двина отличается от рас Москва и Селигер высокой восходящей ветвью нижней челюсти, высокими сочленовным и венечным отростками и большей длиной ряда коренных зубов. Соответственно, раса Москва отличается от расы Селигер широкой восходящей ветвью нижней челюсти, а от расы Западная Двина – более низкими сочленовным и венечным отростками. Различия средних показателей достоверны с вероятностью 0,9.

Различия в размерах и пропорциях нижней челюсти могут изменять длину плеч сил сокращения аддукторов. Так, удлинение венечного отростка нижней челюсти и смещения вниз челюстного сустава способно увеличить силу сжатия челюстей височным мускулом (Никольский, 1983, 1990).

Возможности увеличения массы протракторов (жевательного и внутреннего крыловидного мускулов) у бурозубок невелики. Напротив, для височного мускула существует возможность увеличения массы за счет расширения зоны крепления на мозговой капсуле, поскольку уплощение мозговой капсулы ведет к ее расширению и удлинению.

Показано, что высота мозговой капсулы и ее габаритный объем не отличаются у всех трех рас, вероятно, не отличается и масса височного мускула. При этом раса Москва характеризуется более узкой мозговой капсулой.

Отмеченные различия челюстного аппарата трех хромосомных рас в зоне контакта их ареалов свидетельствуют о том, что даже за такой огромный промежуток времени как все послеледниковые, поток генов не привел к полной нивелировке морфометрических особенностей рас. Тем не менее, можно отметить некоторое влияние гибридной зоны и сближение морфометрических особенностей рас Москва и Селигер. Выборка хромосомной расы Москва, взятая в 300 км восточнее зоны контакта трех хромосомных рас, отличается от расы Москва в зоне контакта с расой Селигер. Ранее также отмечалось сближение молекулярных особенностей рас Москва и Селигер в зоне контакта ареалов (Банникова и др., 2008).

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00530), и ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” (2009-1.1-141-063-021).

Литература

- Банникова А.А., Булатова Н.Ш., Крамеров Д.А. 2006. Генетическая изменчивость обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) Европейской России и Сибири по данным о полиморфизме длин участков ДНК, фланкируемых короткими диспергированными повторами (IntersINE-PCR), и взаимоотношения хромосомных рас «Москва» и «Селигер» // Генетика. Т. 42. №6. С. 737-747.
- Долгов В.А. 1985. Бурозубки Старого Света. М.: Изд. МГУ. 221 с.
- Никольский В.С. 1983. Строение жевательного аппарата землероек (Soricidae) // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 7. С. 1077-1086.
- Никольский В.С. 1990. Адаптивные преобразования костномышечной системы в эволюции Soricomorpha. 2. Челюстной аппарат // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 3. С. 81-90.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М. 2007. Эндемизм хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Insectivora, Mammalia) и возможность сохранения рефугиумов в области покровного оледенения Поздневалдайской эпохи // Доклады РАН. Т. 416. №6. С. 841-844.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 303 с.
- Orlov V.N., Kozlovsky A.I., Okulova N.M., Balakirev A.E. 2007. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // Russian Journal of Theriology. V. 6. №1. P. 97-104
- Polly P.D. 2007. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype // Russian Journal of Theriology. V. 6. № 1. P. 73-84.

РОЛЬ НЕМАТОД В ИНФЕКЦИЯХ СМЕШАННОГО ТИПА НА ЯГОДНЫХ КУЛЬТУРАХ

С.Б. Таболин, Н.Д. Романенко
Лаборатория фитопаразитологии,
Центр паразитологии ИПЭЭ РАН
E-mail: stabolin@mail.ru

Введение. В России в последние годы наблюдается резкое увеличение заражённости насаждений культурных растений комплексной нематодно-микозной инфекцией. Это вызвано продолжающимся географическим распространением этих организмов, связанным с ослаблением фитосанитарного контроля, и подъёмом численности наиболее опасных их групп в результате снижения пестицидного пресса в агроценозах. Несмотря на это, комплексные исследования ризосферной нематофауны такой значимой культуры как земляника садовая в условиях центральной России не проводились с 70-х годов, а микобиоты с начала 90-х годов прошлого века. В связи с этим изучение ризосферной нематофауны и микобиоты, а также взаимодействий между их компонентами, оценка их вредоносности для насаждений земляники садовой на территории центральной России является актуальной проблемой, имеющей не только научное, но и практическое значение.

Цель работы. Целью данного исследования было 1) установить плотность популяций нематод и состав нематофауны ризосферы земляники, 2) рассчитать соотношение трофических групп в данной нематофауне, 3) выявить состав микобиоты в ризосфере земляники садовой и связи её компонентов с нематофауной (на примере насаждений Всероссийского Селекционно-Технологического Института Садоводства и Питомниководства Россельхозакадемии (ВСТИСП).

Материалы и методика. Сбор почвенных и растительных образцов проводили в 2007–2009 гг. из ризосферы насаждений земляники садовой на лабораторном участке Измайловского отделения ГНУ ВСТИСП (Ленинский район Московской области) и на опытном поле ГНУ ВСТИСП в п. Михнево (Ступинский район Московской области). Почвы насаждений, где были отобраны образцы – дерново-подзолистые на среднетяжёлом суглинке, рН 4,6–6,2.

Анализ материала осуществляли в Лаборатории фитопаразитологии Центра паразитологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Вы-

деление нематод из почвенных образцов проводили вороночным методом и методом Флэгга (Кирьянова, Кралль, 1969). Приготовленные постоянных препаратов нематод проводили по методу Сайнхорста (Seinhorst, 1959). Распределение выявленных видов по трофическим группам осуществляли согласно работе Йейтса (Yeates et al., 1993).

При выделении микромицетов из почвы использовали два основных общепринятых в микробиологии метода: метод «сухого», или «непосредственного», посева и метод «разливки» (Литвинов, 1967).

Результаты и обсуждение. Количество нематод в ризосфере насаждений земляники садовой не было постоянным, а варьировало в зависимости от времени года и типа почвы, на которой произрастали растения. В среднем в обследованных насаждениях оно составляло около 1048 особей в 100 мл субстрата.

Резкое возрастание численности нематод, обитающих в ризосфере земляники садовой, наблюдали в мае, после чего следовала стабилизация на уровне 1000–1100 особей в 100 мл почвы, в конце сентября отмечали снижение их численности.

Согласно классификации нематод на основе морфологических признаков (Andrassy, 2005, 2007, 2009), фаунистический комплекс типа Nematoda исследованных ценозов был представлен 47 родами, принадлежащими к 29 семействам 8 отрядов двух классов.

Согласно трофической классификации (Yeates et al., 1993), выявленные в насаждениях земляники садовой виды нематод можно разделить на 6 групп – фитопаразиты (р. *Helicotylenchus*, *Paratylenchus*, *Pratylenchus*, *Rotylenchus*, *Trichodorus*, *Xiphinema*, личинки *Criconeма*), микогельминты (р. *Agmodorus*, *Aphelenchoides*, *Metaphelenchus*, *Paraseimura*), бактериофаги (р. *Acrobeles*, *Anaplectus*, *Cephalobus*, *Cuticonema*, *Diplogasteroides*, *Mesorhabditis*, *Metacrobeles*, *Prodontorhabditis*, *Eucephalobus*, *Plectus*), многоядные миксотрофы, способные паразитировать на мицелии грибов, питаться бактериями и некоторыми органическими элементами субстрата (р. *Dorylaimus*, *Enchodelus*, *Enchodorella*, *Eudorylaimus*, *Mesodorylaimus*, *Prodorylaimus*, *Thornenema*), микрофитогельминты (р. *Aphelenchus*) и хищники (р. *Mononchus*, *Brachonchulus*, *Mylonchulus*).

Наиболее многочисленными трофическими группами нематод в ризосфере насаждений земляники садовой (на примере насаждений в Михневском отделении ГНУ ВСТИСП) были бактериофаги

Таблица. Таксономическое положение и трофическое группирование нематод ризосферы насаждений земляники садовой

	Отряд	Семейство	Род	Т.гр.	
Класс Secernentea	Tylenchida	Tylenchidae	<i>Aglenchus, Filenchus, Tylenchus</i>	Ф* М	
		Criconematidae	<i>Criconema</i>	Ф	
		Paratylenchidae	<i>Paratylenchus</i>	Ф	
		Hoplolaimidae	<i>Helicotylenchus, Rotylenchus</i>	Ф	
		Pratylenchidae	<i>Pratylenchus</i>	Ф	
	Aphelenchida	Paraphelenchidae	<i>Paraphelenchus</i>	М	
		Aphelenchoididae	<i>Aphelenchoides</i>	М	
		Aphelenchidae	<i>Aphelenchus, Paraseinura, Metaphelenchus</i>	Ф*/ М М	
	Rhabditida	Cephalobidae	<i>Acrobeloides, Cephalobus, Chiloplacus, Eucephalobus, Metacrobeles</i>	Б	
			Brevibuccidae	<i>Cuticonema</i>	Б
			Panagrolaimidae	<i>Micronema, Panagrolaimus</i>	Б
		Rhabditidae	<i>Poikilolaimus, Rhabditis</i>	Б	
		Mesorhabditidae	<i>Mesorhabditis</i>	Б	
Protorhabditidae		<i>Prodontorhabditis</i>	Б		
Peloderidae		<i>Pelodera</i>	Б		
Diplogasteroididae		<i>Diplogasteroides</i>	Б		
Класс Adenophorea	Araeolaimida	Plectidae	<i>Anaplectus, Plectus</i>	Б	
	Alaimida	Amphidelidae	<i>Amphidelus</i>	Б	
	Dorylaimida	Leptonchidae	<i>Agmodorus</i>	М	
		Dorylaimidae	<i>Dorylaimus, Mesodorylaimus, Prodorylaimus</i>	МН	
		Thornematidae	<i>Thornema</i>	МН	
		Aporcelaimidae	<i>Aporcelaimus</i>	Х/ МН	
		Qudsianematidae	<i>Eudorylaimus, Labronema</i>	МН Х/ МН	
			Mydonomidae	<i>Dorylaimoides</i>	МН
		Nordiidae	<i>Enchodelus, Enchodorella</i>	МН	
		Longidoridae	<i>Longidorus, Xiphinema</i>	Ф	
	Triplonchida	Trichodoridae	<i>Trichodoros</i>	Ф	
	Mononchida	Mononchidae	<i>Mononchus</i>	Х	
Mylonchulidae		<i>Brachonchulus, Mylonchulus</i>	Х		

Примечание: т.гр. – трофическая группа, Ф – фитопаразиты специфического патогенного эффекта, Ф* – фитопаразиты неспецифического патогенного эффекта, М – микогельминты, Б – бактериофаги, Х – хищники, МН – многоядные.

(23,8%), хищники (23,2%), из которых значительная часть (12,7%) – факультативные хищники – представители р. *Aporcelaimus* и многоядные (21,3%).

Процент фитопаразитов специфического патогенного эффекта составлял 15,8%, а процент фитопаразитов неспецифического патогенного эффекта (р. *Aglenchus, Filenchus*) – 3,1%.

Среди представителей паразитической нематофауны преобладали представители р. *Pratylenchus* (*P. pratensis, P. similis, P. penetrans,*

P. crenatus), *Rotylenchus robustus* и *Helicotylenchus digonicus*. При этом *R. robustus* описывается в ризосфере земляники садовой в условиях центральной России впервые.

Менее распространённой группой были нематоды-вирусоносители р. *Longidorus* и *Xiphinema*, таксономически принадлежащие семейству Longidoridae отряда Dorylaimida и р. *Trichodorus* семейства Trichodoridae отряда Triplonchida.

В насаждениях земляники садовой, была широко представлена группа хищных нематод р. *Aporcelaimus*, которые помимо хищничества способны питаться как многоядные (Yeates et al., 1993) и даже как примитивные паразиты на корневых волосках (Robertson, 1996). Кроме того, были выявлены нематоды р. *Labronema*, для которых описано питание другими нематодами, в т.ч. фитопаразитическими (Khan, Kim, 2007) и облигатные хищники р. *Mononchus*, *Brachonchulus* и *Mylonchulus*, для которых описано питание на *Tylenchorhynchus* (Khan, Kim, 2007).

Видовое разнообразие микобиоты насаждений земляники садовой, связь с нематодами. В обследованных насаждениях земляники садовой (на участках ВСТИСП в п. Измайлово и п. Михнево) имели место как сапротрофные (р. *Gliocladium*, *Penicillium*, пор. *Mucorales*), так и фитопатогенные (р. *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Alternaria*, *Verticillium*) грибы. Среди муконовых идентифицированы р. *Actinomucor*, *Rhizopus*, *Mucor*.

Ассоциативный комплекс фитопаразитических нематод и фитопатогенных грибов насаждений земляники был представлен нематодами видов *Helicotylenchus digonicus*, *Rotylenchus robustus*, *Pratylenchus crenatus*, *P.penetrans*, *Trichodorus* sp. и грибами р. *Fusarium* и *Rhizoctonia*. Корреляция между распространением нематод данных видов и грибами р. *Fusarium* (*F.oxysporum* и *F. solani*) достигала 100%, т.е. фитопатогенные грибы данного рода присутствовали в живой ткани растений во всех образцах, где наблюдали поражение фитопаразитическими нематодами. Это говорит о том, что данные виды нематод наносили повреждения, через которые фитопатоген р. *Fusarium* с лёгкостью распространялся по сосудистой системе. При взаимодействии этих вредных организмов отмечали синергетический патогенный эффект.

Степень корреляции между распространением данных видов нематод и грибов р. *Alternaria*, *Rhizoctonia* была гораздо ниже и составляла ок. 0,2. С нематодами р. *Trichodorus* и фитопаразитами неспецифичного патогенного эффекта корреляции почти не наблю-

дали, что очевидно связано с характером повреждения данными видами.

Представителей микобиоты р. *Verticillium* в ризосфере земляники отмечали крайне редко, в результате чего корреляции между их распространением и распространением фитопаразитических нематод не выявлено.

В результате исследований также установлено, что распространение представителей микобиоты при помощи нематод в ризосфере ягодных культур осуществляется как пассивно, так и активно. Пассивное распространение происходит в случае прилипания спор грибов к поверхности тела нематоды. Так, нами выявлено, что подобным образом происходит распространение некоторых мукоровых грибов, в частности *Mucor plumbeus* и грибов р. *Penicillium*. Активное распространение наблюдали, как уже было описано выше, в случаях, когда вследствие пражения ранящими нематодами происходило выделение корневых экссудатов, служащих фактором активации представителей патогенной микобиоты, при этом структуры патогенных грибов (р. *Fusarium*, *Alternaria*, *Rhizoctonia*) использовали для проникновения в ткань растений повреждения оставленные нематодами.

Во всех пробах с нематодами-микогельминтами *Aphelenchus avenae*, *Paraphelenchus pseudoparietinus* и *P.nanus* обнаруживали как фитопатогенные (р. *Fusarium*), так и сапротрофные (р. *Gliocladium*, пор. *Mucorales*) грибы, что указывает на широкие возможности для их питания. Однако, сопоставляя данные по незанятому агроценозу и землянике, можно сказать, что питание данной группы нематод осуществляется главным образом на сапротрофных грибах.

Литература

- Кирьянова Е.С., Краль Э.Л. 1969. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука. Т. 1. 447 с.
- Литвинов М.А. 1967. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука. 303 с.
- Andrassy I. 2005. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), I. In: *Pedozoologica Hungarica*, 3. 518 pp.
- Andrassy I. 2007. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), II. In: *Pedozoologica Hungarica*, 4. 496 pp.
- Andrassy I. 2009. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), III. In: *Pedozoologica Hungarica*, 5. 608 pp.

- Khan, Zakaullah, Young Ho Kim.* 2007. A review on the role of predatory soil nematodes in the biological control of plant parasitic nematodes// Applied soil ecology. V. 35. P. 370-379.
- Robertson W.M.* 1996. Plant cell modifications by parasitic nematodes. In book: Histology, ultrastructure, and molecular cytology of plant-microorganism interactions. Ed. M. Nicole, V. Gianinazzi-Pearson. Kluwer Academic Publishers. P. 237-244.
- Seinhorst J.W.* 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin // Nematologica. V. 4. P. 57-69.
- Yeates G. W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S.* 1993. Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists // Journal of Nematology. V. 25. P. 315-331.

К ВОПРОСУ ИССЛЕДОВАНИЯ МЕХАНИЗМОВ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ СВОБОДНО ЖИВУЩЕЙ СТАДИИ ТРЕМАТОД - ЦЕРКАРИИ

О.О. Толстенков

Лаборатория экспериментальной паразитологии

Центра паразитологии ИПЭЭ РАН

E-mail: otolo@mail.ru

Трематоды – представители класса Digenea – являют собой многообразную (около 10 тысячи видов), широко распространенную и процветающую группу плоских червей. Десятки видов трематод имеют важное медицинское, ветеринарное и экономическое значение как паразиты домашних животных и человека. Огромные приспособительные возможности трематод во многом обеспечиваются хорошо дифференцированной нервной системой, которая играет важную роль в интеграции и координации функций паразитов.

Жизненный цикл трематод может включать в себя несколько хозяев, а так же свободно живущие стадии, одной из которых является церкария. Церкарии обладают сложным набором морфофизиологических и биологических адаптаций, что позволяет им успешно заражать следующего хозяина (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003 и др.). Среди адаптаций, возникших на этой стадии, следует отметить эволюционно первую поперечнополосатую мускулатуру органа движения – хвоста церкарии (Mair et al., 1998). В настоящее время существует достаточно большое количество публикаций, посвященных изучению различных аспектов поведения церкарий, которые наиболее полно освещены в обзорах (Combes et al., 1994 и Haas, 1994). Вместе с тем, работ, посвященных изучению физиологических основ поведения церкарий, крайне мало (Prior, Uglem, 1979; Young et al., 1988 и др.).

Большинство нейронов связываются друг с другом, мышечными клетками и средой через внеклеточные сигнальные молекулы, которые они синтезируют и секретируют – нейромедиаторы. Подобные вещества могут вызывать краткосрочное и долгосрочное возбуждение клеток, а так же влиять на различные процессы, такие как метаболизм, развитие и экспрессию генов (Halton, Maule, 2003). Сведения о нейрохимических основах жизнедеятельности трематод, в целом, являются разрозненными и крайне ограниченными даже в отношении достаточно хорошо изученных у высших животных «классических» нейромедиаторов, таких как ацетилхолин,

биогенные амины и др. Кроме того, большинство исследований посвящено «взрослым» стадиям паразитов, в то время как другие стадии жизненного цикла изучены недостаточно (Halton, Maule, 2003; Ribeiro et al., 2005 и др.). Хотя именно эти стадии часто являются критическими в реализации жизненного цикла и заражении хозяина. Например, при шистозоматидозах, заболеваниях, уносящих несколько сот тысяч жизней в год, заражение человека происходит с помощью церкарий. Таким образом, исследование нейрохимических основ регуляции мышечной системы у церкарий представляет значительный интерес.

Целью данной работы было на основании собственных и литературных данных обобщить результаты исследований механизмов двигательной активности церкарий.

Развитие современных методов – гистохимических, иммуноцитохимических, фармакологических, молекулярных внесло определенный вклад в исследование нервно-мышечной системы у паразитических червей, в том числе церкарий трематод. Одним из основных направлений является морфо-функциональное исследование нервно-мышечной системы, что стало возможным с развитием методов иммуноцитохимии и конфокальной сканирующей микроскопии. Были получены описания нервно-мышечной системы у некоторых видов церкарий, закономерности распределения предполагаемых нейротрансмиттеров (Skuce et al., 1990, Tolstenkov et al., 2008 и многие другие). Следует отметить, что подобными исследованиями охвачено сравнительно небольшое число таксонов трематод, всего 9–10 семейств из примерно 50 известных. Кроме того, существует весьма ограниченное количество работ, посвященных исследованию нервно-мышечной системы церкарий как стадии жизненного цикла трематод. Известно всего 3 подобные работы, проведенные на представителях двух семейств Echinostomatidae и Opisthorchidae (Sebelova et al., 2004, Terenina et al., 2006, Tolstenkov et al., 2010), что не достаточно.

Другим общепринятым методом исследования роли нейроактивных веществ в регуляции мышечной активности паразитических плоских червей является фармакологический подход (Теренина, Густафссон, 2003). Мне известна всего одна серия работ, исследовавшая воздействие классических нейромедиаторов – ацетилхолина и серотонина на двигательную систему, которая была выполнена на единственном виде церкарий – *Cercaria caribbea* LXXI. (Young et al., 1988 и др. тех же авторов).

Среди церкарий можно выделить виды, особенности поведения которых поддаются четкой интерпретации, и позволяют использовать их в качестве моделей. Одним из таких «модельных» видов для изучения поведения церкарий является *Cryptocotyle lingua* (Heterophyidae) (Chapman, Wilson, 1972; Chapman, 1974; и др.). Тем не менее, работы, посвященные изучению физиологических механизмов поведения *C. lingua*, в доступной литературе отсутствовали. Церкарии *C. lingua* принадлежат к группе церкарий с дискретным типом плавания (Прокофьев, 2005). Для церкарий этой группы характерны 2 фазы движения: активная и пассивная (Haas, 1994), что позволяет количественно анализировать их двигательную активность. Нами было исследовано воздействие некоторых биологически активных веществ, обнаруженных в нервной системе плоских червей и предположительно выполняющих функцию нейромедиаторов (Halton, Maule, 2003; Ribeiro et al., 2005), на двигательную активность церкарий *C. lingua* (Толстенков и др., 2010). По нашим данным растворы FMRF-амида, октопамина, нитропрусида натрия в концентрации 1×10^{-6} М не вызвали статистически достоверных изменений регистрируемых параметров двигательной активности церкарий *C. lingua*. Растворы серотонина и ацетилхолина в различных концентрациях вызывали изменение параметров двигательной активности церкарий. Растворы серотонина вызывали статистически достоверное увеличение суммарной продолжительности плавания и средней продолжительности фазы плавания. При этом количество фаз движения достоверно не изменялось даже при высоких концентрациях веществ. Растворы ацетилхолина вызывали статистически достоверное увеличение суммарной продолжительности плавания и средней продолжительности активной фазы плавания только при сравнительно высоких концентрациях вещества (1×10^{-3} – 1×10^{-6} М), количество фаз движения достоверно не изменялось. Действие фармакологических веществ зависело от их концентрации.

Отмеченный нами эффект серотонина и ацетилхолина на двигательную активность согласуется с литературными данными о действии этих нейрональных сигнальных веществ, широко распространенных у плоских червей (Halton, Maule, 2003; Ribeiro et al., 2005). При этом возбуждающее действие растворов серотонина отмечается всеми исследователями. В том числе, он вызывал увеличение частоты как быстрых, так и медленных волн электрической активности в хвосте у церкарий *C. caribbea* LXXI (Young et al., 1988). Ацетилхолин же в большинстве описанных в литературе случаев

снижал двигательную активность трематод, в частности, снижал частоту и амплитуду сокращений мышечных препаратов марит *Fasciola hepatica* (Chance, Mansour, 1953). В то же время известны немногочисленные примеры увеличения двигательной активности под воздействием ацетилхолина у некоторых плоских червей (Blair, Anderson, 1993). Такие примеры противоположного действия веществ обычно принято объяснять слабой изученностью рецепторных механизмов работы нейрональных сигнальных веществ у паразитических плоских червей (Ribeiro et al., 2005).

Слабость ингибирующего действия ацетилхолина на движение церкарий *C. caribbea* LXXI по мнению авторов могло быть связано с обнаруженной высокой активностью у церкарий холинэстеразы – фермента, расщепляющего ацетилхолин (Young et al., 1988). Вероятно, в нашем случае, это также может служить одним из объяснений причины воздействия ацетилхолина только в растворах высоких концентраций.

Интересным представляется обнаруженный факт воздействия растворов фармакологических веществ только на продолжительность активной фазы плавания, в то время как их количество достоверно не изменялось. При электрофизиологическом исследовании плавательной активности другой церкарий с дискретным типом плавания – *Proterometra macrostoma* также было замечено регулярное возникновение электрической активности в области основания фурки церкарии (Prior, Uglem, 1979). На этом основании авторы предположили о существовании генератора движения в хвосте данной церкарии, при этом ритм активности не зависел от поступления сигналов из тела церкарии. По мере старения церкарий *P. macrostoma* снижалась частота активных фаз плавания, в то время как их продолжительность оставалось постоянной. Схожая картина наблюдалась при старении другой церкарии – *Transversotrema patialense* (Whitfield et al., 1977). Существование подобного генератора движения мы можем предположить и у *C. lingua*.

В тоже время, увеличение продолжительности активных и пассивных периодов и отсутствие регулярности их проявления у изолированных хвостов *C. lingua* рассматривается Чапманом в пользу нахождения «водителя ритма» в теле церкарии (Charman, 1974), что предполагает иной механизм возникновения и регуляции движения хвоста. Вопрос к настоящему времени остается нерешенным.

Исследование нейрохимических аспектов жизнедеятельности паразитического организма, в частности, нейрональных сигналь-

ных систем у церкарий трематод дает возможность проанализировать и выявить закономерности в наличии, распределении, количественном содержании нейромедиаторов, функциональную роль этих систем. Это, в свою очередь позволяет приблизиться к пониманию сложных эволюционно закрепленных механизмов адаптации паразитического организма к условиям обитания. Таким образом, прогресс в исследовании нейрохимических механизмов жизнедеятельности плоских червей дает возможность выработать принципиально новый подход в борьбе с паразитическими червями, используя их нейромышечную систему как мишень при химиотерапии (Теренина, Густафссон, 2003). Для выяснения механизмов, лежащих в основе двигательной активности церкарий, требуются дальнейшие исследования.

Работа была поддержана РФФИ (08-04-00271а).

Литература

- Прокофьев В.В. 2005. Особенности плавания церкарий некоторых видов трематод // Паразитология. Т. 39. № 3. С. 250-261.
- Теренина Н.Б., Густафссон М.К.С. 2003. Нейротрансмиттеры у гельминтов // М.: Наука. 178 с.
- Толстенков О.О., Прокофьев В.В., Теренина Н.Б., Галактионов К.В. 2010. Действие некоторых фармакологических веществ на двигательную активность церкарий *Cryptocotyle lingua* (Heterophyidae) // Паразитология. Т. 44. №5. С. 406-413.
- Blair K.L., Anderson P.A.V. 1993. Properties of voltage-gated ionic currents in cells from the brains of the triclad flatworm *Bdelloura candida* // J. Exp. Biol. V. 185. P. 267–286.
- Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. 2003. Biology and evolution of trematodes. An essay on the biology, morphology, life cycles, transmission, and evolution of digenetic trematodes // Boston/Dordrecht/London: Kluwer Academic Publishers. 374 p.
- Chapman H.D. 1974. The behavior of cercaria *Cryptocotyle lingua* // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 66. P. 293-307.
- Chapman H.D., Wilson R.A. 1973. The propulsion of cercaria *Himasthla secunda* (Nicoll) and *Cryptocotyle lingua* // Parasitology. V. 67. P. 1–15.
- Chance M.R.A., Mansour T.E. A contribution to the pharmacology of movement in the liver fluke // 1953. Br. J. Pharmacol. V. 8. P. 134–138.
- Combes C.A., Fournier H., Mone A., Theron A. 1994. Behaviors in trematode cercariae that enhance parasite transmission: Patterns and processes // Parasitology. V. 109 (Suppl.). P. 3-13.
- Haas W. 1994. Physiological analyses of host-finding behavior in trematode cercariae: Adaptations for transmission success // Parasitology. V. 109 (Suppl.). P. 15-29.

- Halton D.W, Maule A.G. 2003. Flatworm nerve-muscle: structural and functional analysis // Canadian Journal of Zoology. V. 82. P. 316-333.
- Mair G.R., Maule A.G., Shaw C., Halton D.W. 1998. Muscling in on Parasitic Flatworms // Parasitol. Today. V. 14. No.2. P. 73-76.
- Prior D.J, Uglem G.L. 1979. Behavioral and physiological aspects of swimming in cercariae of the digenetic trematode, *Proterometra macrostoma* // J. Exp. Biol. V. 83. P. 239-247.
- Ribeiro P., El-Shehabi F., Patocka N. 2005. Classical transmitters and their receptors in flatworms // Parasitology. V. 131. P. 19-40.
- Sebelova S., Stewart M.T., Mousley A., Fried B., Marks N.J., Halton D.W. 2004. The musculature and associated innervation of adult and intramolluscan stages of *Echinostoma caproni* (Trematoda) visualised by confocal microscopy // Parasitology Research. V. 93. P. 196-206.
- Terenina N.B., Tolstenkov O.O., Fagerholm H.-P., Serbina E.A., Vodjanitskaja S.N., Gustafsson M.K.S. 2006. The spatial relationship between the musculature and the NADPH-diaphorase activity, 5-HT and FMRFamide immunoreactivities in redia, cercaria and adult *Echinoparyphium aconiatum* // Tissue and Cell. V. 38. P. 151-157.
- Tolstenkov O.O., Terenina N., Gustafsson M., Serbina E., Kreshchenko N., Maklakova L., Jashina A. 2008. The pattern of serotonin and FMRFamide in cercaria from different taxonomic groups – a preliminary study // Acta Biologica Hungarica. V. 59 (Suppl). P. 221-225.
- Tolstenkov O.O., Terenina N., Serbina E., Gustafsson M.K.S. 2010. The spatial relationship between the musculature and the 5-HT and FMRFamide immunoreactivities in cercaria, metacercaria and adult *Opisthorchis felineus* (Digenea) // Acta Parasitologica. V. 55. N. 2. P. 123-132.
- Young L.E., Young R.E., Bundy D.A.P. 1988. Neuropharmacological modulation of swimming activity and life span in a digenean parasite, *Cercaria carribea* LXXI Cable // Comp. Biochem. Physiol. V. 90 (2). P. 451-458.
- Whitfield P.J., Anderson R.M., Bundy D.A.P. 1977. Experimental investigations of the behavior of the cercariae of an ectoparasitic digenean, *Transversotrema patialense*: general activity patterns // Parasitology. V. 75. P. 9-30.

ДИСТАНЦИИ МЕЖДУ СЕГОЛЕТКАМИ ОБЫКНОВЕННЫХ БУРОЗУБОК *SOREX ARANEUS* L. КАК ИТОГ РАССЕЛЕНИЯ НА РАЗНЫХ ЧАСТЯХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ПРОСТРАНСТВА

Ф.А. Тумасьян, Н.А. Щипанов

Лаборатория популяционной экологии

E-mail: PhilTum@gmail.com

Расселение животных один из наиболее сложных разделов популяционной экологии в настоящее время привлекает пристальное внимание исследователей (Bowel, Benton, 2005). Первоначально предполагали, что расселение происходит как случайное рассеивание (Dice, Novard, 1951). Вместе с тем, расселение зависит не только от наличия свободного пространства, но и от характера социальных взаимодействий особей (Anderson, 1989). Дистанции расселения могут быть рассмотрены в отношении некоторого радиуса эксклюзивно используемой (в норме) территории. При этом такие образуются классы, причем все дистанции меньше диаметра «эксклюзивного» пространства попадают в нулевой класс, равные – в первый и т.д. Если социальные связи не значимы - животное может занимать первый попавшийся пригодный для жизни участок. Место вселения в этом случае в первую очередь определяется ресурсами участка, а его занятость важна лишь как фактор, влияющий на ресурсы. Распределение дистанций, на которые переместятся особи из выводка при таком расселении, симулирует модель «прямого поиска» (Murray, 1967): $P_n = t(1-t)^n$, где $1-t$ – вероятность, с которой животное покинет натальный участок. Если социальные связи для особи важны, расселяющееся животное пытается остаться как можно ближе к известному социальному окружению, т.е. пытается найти ближайшее к натальному участку свободное место. В результате, пространство заполняется «послойно», что может быть формально описано как «спиральный поиск». Животные, как бы движутся по спирали, до первого свободного участка и распределение может быть получено в уравнении: $P_n = [1 - (1-t)^{6n}](1-t)^{1+3n2-3n}$ (Waser, 1985). Принципиальным отличием этих распределений является положение модального класса. В случае модели Мюррея, модальный класс всегда приходится на ноль, в то время как в модели Вассера, при $t > 0,5$ мода всегда приходится на единицу. Кроме того, модель Мюррея предсказывает плавное распределение дистанций и рассеивание на значительно большее расстояние при тех же значениях t . Конечным итогом расселения является распределение участков

оседлых особей. Минимальные дистанции между особями (d) относительно среднего минимального расстояния между центрами активности (m) для округленного до целого значения d/m могут быть рассмотрены как классы в названных моделях. Мы полагаем, что если расселение происходило по типу прямого поиска Мюррея, модальном будет нулевой класс. В соответствии с моделью Вассера, большинство особей должно распределиться на расстояния примерно равные средней минимальной дистанции. В этом случае модальный класс для округленного до целого отношения d/m будет приходиться на 1. Поскольку «прямой поиск» не предполагает определяющего влияния социальных связей, мы можем рассматривать преобладающий тип расселения как показатель уровня «социальной зависимости» населяющих пространство особей. В настоящей публикации мы проанализировали отношение d/m для разных участков населенной территории.

Материал и методы. Использованы данные мониторинга в Старицком районе Тверской области, в августе, начиная с 1997 года для участков «Крутицы», «Заброво» и «Промежуточный лес» (рис. 1а). Отлов живоловками и мечение, проводили в соответствии с протоколом предложенным нами ранее (Щипанов и др., 2000). Центры участка определяли как среднюю координату, которая является условным «центром активности» (Shchipanov et al., 2005), всех регистраций за одну учетную сессию (14 дней) для особей, попавшихся более двух раз. Дистанцию до центра активности ближайшего соседа рассчитывали как минимальную разницу между центрами активности соседних особей. Совпадение динамики численности на разных участках оценивали коэффициентом ранговой корреляции Спирмена (R_s). Соответствие фактических данных модельным построениям проверяли считая долю объясненной дисперсии для каждой из двух моделей. Всего проанализированы данные по 7550 регистрациям 920 особей обыкновенных бурозубок.

Результаты и обсуждение. Для участков «Крутицы» и «Заброво» ранее было показано несовпадение динамики численности, что дало основание рассматривать их как независимые популяции, а «Промежуточный лес», как пограничное пространство (Shchipanov, 2007). Поэтому мы проверили, не восстановилась ли корреляция динамики численности на участках, принадлежащих разным популяциям. Оказалось, что численность на участке в «Заброво» в течение последних 12-ти лет не совпадала с численностью в «Крути-

цах» ($R_s=0,12$; $p<0,72$), что соответствует критерию для «независимых популяций» в терминологии Беклимишева (1960). Для такого же анализа на участке «Промежуточный лес» мы пока не располагаем достаточным рядом наблюдений.

Средняя минимальная дистанция между центрами активности изменялась по годам, но оказалась не связанной с численностью ($r=-0,24$; $p=0,22$). Это позволяет предполагать, что она является оптимальной дистанцией взаимодействия оседлых сеголеток в определенном местообитании. Ее величина составила $29,83 \pm 4,3$ м для участка «Крутицы», $23,11 \pm 0,82$ м для участка «Заброво» и $17,9 \pm 8,6$ м для участка «Промежуточный лес». Если использовать стандартное отклонение для всех регистраций (S) как показатель размера посещаемого оседлой особью пространства (Shchipanov et al., 2005), можно обнаружить, что средняя дистанция до ближайшего соседа уменьшается параллельно размеру участка: в «Крутицах» $S=9,9 \pm 0,2$ м; в «Заброво» – $8,9 \pm 0,2$ м и в «Промежуточном лесу» – $6,9 \pm 0,3$ м. Такие различия, скорее всего, связаны со структурой нижнего яруса. Интересно отметить, что отношение средней дистанции к средней S достаточно устойчиво: «Крутицы» – 3,0, «Заброво» – 2,6, «Промежуточный лес» – 2,9. Заметим, что радиус «эксклюзивной» части пространства составляет, таким образом, около $1,5 S$ и охватывает около 90% пространственной активности особи.

При анализе многолетних данных, собранных с разных площадок, выявлено большее соответствие «спиральному поиску» на территориях «независимых популяций»: модальное значение отношения равно 1. В Промежуточном лесу, напротив, модальное значение – 0 (не смотря на меньшую величину делителя), что соответствует ожидаемому распределению при «прямом поиске». Форма распределения в «Крутицах» и «Заброво» склоняется больше в сторону ожидаемого для «спирального поиска», а на промежуточной территории – «прямого поиска» (рис. 1.б, в, г), что подтверждается долей объясненной дисперсии (таблица).

Необходимо отметить, что во всех случаях наблюдается неполное совпадение симулированных и реальных долей. Это можно объяснить тем, что в популяциях, присутствуют особи, расселяющиеся по типу как прямого, так и спирального поиска, и мы можем оценить лишь их преобладание в выборке.

Полученные данные позволяют предполагать различный уровень социальной зависимости у землероек, остающихся на территориях «независимых популяций» и уходящих за их пределы. Такое расслоение особей может привести к формированию зоны, ко-

Таблица 1. Доля объясненной дисперсии при сравнении фактических данных и ожидаемого распределения при разных типах расселения. Жирный шрифт – наибольшее значение.

Тип расселения	Крутицы	Заброво	Промежуточный лес
Прямой поиск	0,787155	0,841869	0,976733
Спиральный поиск	0,958645	0,897416	0,802053

торая, не смотря на высокую плотность, выявляемую у вида, может оказаться областью разделяющей население смежных территорий. Переселение зверьков из одной «независимой популяции» в другую становится менее вероятно, чем их перемещение в пределах пространства родной популяции. Это хорошо соотносится с моделью формирования гибридной зоны рас Москва и Селитер, которая основана именно на таком допущении (Щипанов и др., 2008). Полученные данные подтверждают высказанное ранее предположение о том, что границы хромосомных рас и «независимых популяций» формируются благодаря схожим принципам (Shchipanov, 2007). В этом случае подразделение вида на независимые популяции может возникать вне связи с наличием внешних

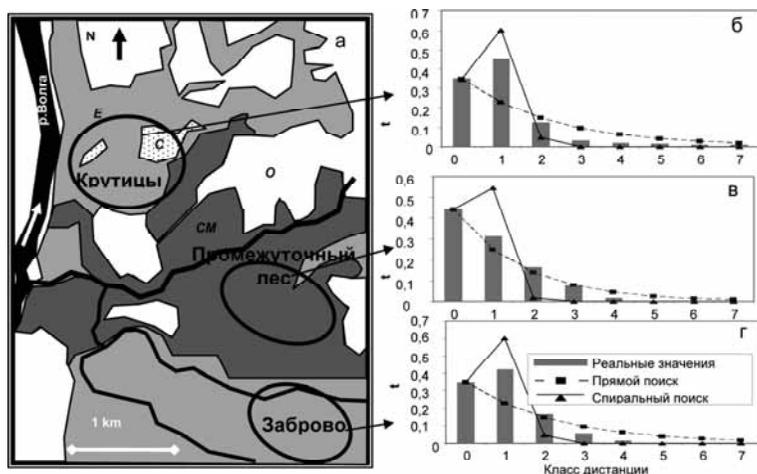


Рис. 1. а – место проведения исследований о – открытые пространства, с – сосняки, см – смешенный лес, е- ельники; б, в, г – распределение долей минимальных дистанций, реальные данные и расчеты по моделям для трёх участков, б – для участка «Крутицы», в – для участка «Промежуточный лес», г – для участка «Заброво».

преград, а локализация гибридных зон не обязательно связана с внешними барьерами.

Средняя минимальная дистанция до ближайшего соседа изменяется в разные годы, и напрямую не связана с численностью. Законно предположить, что и социальная зависимость у обыкновенной бурозубки прямой связи с численностью не имеет. Очевидно, что факторы, влияющие на социальную зависимость, и, следовательно, на тип расселения обыкновенных бурозубок внести существенный вклад в понимание общих закономерностей микроэволюционных процессов у этого вида и нуждаются в дальнейших исследованиях.

Исследование поддержано РФФИ (08-04-00553), программой «Биоразнообразие», п. 3., ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009-2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282)

Литература

- Беклемишев В.Н.* 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. биол. Т. 65. Вып. 2. С. 41-50.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б., Нагорнев Ф.В.* 2000. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 3. С. 362-371.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В.* 2008. Может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации // Генетика. Т. 44. №6. С. 734-745.
- Anderson P.K.* 1989. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis. Special publication No. 9 The American society of mammalogists. 142 p.
- Bowler D. E., Benton T.G.* 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biological Reviews. V. 80. P. 205-225.
- Dice L.R., Howard W.E.* 1951. Distance of dispersal by prairie deermice from birthplace to breeding sites. Contribution from the Laboratory of Vertebrate Biology: University of Michigan. V. 50. P. 1-15.
- Murray B.G. Jr.* 1967. Dispersal in vertebrates // Ecology. V. 48. P. 975-978.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Aleksandrov D.Yu., Kouptzov A.V.* 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // J. Merrit, S. Curchfield, R. Hutterer, B. Sheffel editors. Advances in the Biology of Shrews II. Special publication of the international society of shrew biologists. New York. USA. P. 201-216.

Shchipanov N.A. 2007. Understanding the boundaries between chromosome races of common shrews in terms of restricted movement by individual shrews // Russian Journal of Theriology. V. 6. P. 117-122.

Waser P.M. 1985. Does competition drive dispersal? // Ecology. V. 66. P. 1170-1175.

СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ ХОМЯКОВ В ОКРЕСТНОСТЯХ ОЗЕРА ТЕРЕ-ХОЛЬ, ЮЖНАЯ ТУВА

М.В. Ушакова, А.В. Суров, Н.Ю. Феоктистова

Лаборатория сравнительной этологии
и биокоммуникации

E-mail: ushakovam@gmail.com

Пространственная неоднородность распределения видов является одним из начальных этапов эволюционной дифференциации, некой основой для дивергенции по другим биологическим параметрам (Флинт, 1977). Пространственная структура связана с одной стороны с особенностями ландшафта, с другой - с биологическими характеристиками вида. Изучению этой связи и выявлению иных факторов, формирующих структуру поселений нескольких совместно обитающих видов грызунов, посвящена настоящая работа. В качестве основного объекта мы выбрали хомяковых (Cricetinae). Эта группа грызунов часто доминирует по численности в степных и полупустынных биотопах, являясь их эдификаторами. С другой стороны удобство отлова, сравнительно малая подвижность зверьков, высокая скорость репродуктивных процессов, одиночный образ жизни делают их чрезвычайно удобным объектом для достижения поставленной цели. Задачи нашего исследования следующие: получение максимально полных данных о конкретном размещении животных; сравнение пространственного распределения зверьков разных поло-возрастных категорий в связи с особенностями биотопов; выявление пространственной структуры сообщества совместно обитающих видов.

Методы. Местом исследования выбрана Южная Тува, юго-западный берег оз. Тере-Холь, 50°03' с.ш. 95°07' в.д. Данные были собраны в течение июля и августа 2009 г. стандартным методом повторных отловов на площадке с индивидуальным мечением животных и регистрацией координат с помощью GPS. Ежедневно выставляли и проверяли 120 живоловок, расставленных 3 параллельными линиями. Расстояние между ловушками было 10 м, а между линиями 25 м. Линии ловушек переставляли на смежные участки каждые 4 дня. Пойманных зверьков взвешивали и отпускали. Выделяли 3 возрастные группы для каждого вида и пола – размножающиеся (ad), неполовозрелые (sad), ювенильные (juv). Площадь индивидуального участка определяли для зверьков, пойманных бо-

лее 3 раз, соединяя крайние точки отловов между собой методом минимального выпуклого полигона. Общий размер площадки мечения составил 12 га, она имела прямоугольную форму и одну естественную границу – берег озера. Проведено геоботаническое описание с выделением основных типов биотопов.

Результаты. На площадке мечения зарегистрировано 4 вида совместно обитающих хомячков, принадлежащих к 3 родам: хомячки Роборовского (*Phodopus roborovskii*) и Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), барабинский хомячок (*Cricetulus barabensis*) и монгольский хомячок (*Allocricetulus curtatus*). Из нехомяковых на участке единично встречались тушканчики – сибирский (*Allactaga sibirica*) и мохноногий (*Dipus sagitta*), узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*). Результаты отловов представлены в таблице 1.

Все хомячки Роборовского попадались в живоловки от 2 до 8 раз, кроме 4 ювенильных особей, пойманных лишь однажды. Все пойманные самки, массой более 16 г на основании внешнего осмотра оказывались или лактирующими, или беременными.. Таким образом, высокая плотность поселения, обычно не свойственная хомячку Роборовского (Флинт, 1960; Суоров и др., 1990), не вызывала подавления репродуктивных функций.

Основные биотопы на площадке мечения и встречаемость в них хомячков:

1. Песчаные дюны. Разреженные заросли караганы Бунге (*Caragana bungei*) злаково-полынные с общим проективным покрытием (ОПП) 20%. Встречаются только хомячки Роборовского с высокой плотностью, более 12 ос./га.

2. Слабозакрепленные пески. Заросли караганы Бунге марево-полынные, ОПП 60%. Встречаются хомячки Роборовского с высокой плотностью. Плотность половозрелых самок и самцов на песчаных дюнах и слабозакрепленных песках (1 и 2) – была 2,7 ос./га

Таблица 1. Плотность населения зверьков и процентное соотношение половозрастных классов на площадке исследования

Вид	Всего, особей	Особей/ га	Самцы, %			Самки, %		
			ad	sad	juv	ad	sad	juv
<i>Ph.rob.</i>	98	8,2	32	7	7	26	18	10
<i>Ph.camp.</i>	8	0,7	37,5	37,5	0	25	0	0
<i>Cr.barab.</i>	31	2,6	52	29	0	13	3	3
<i>Al.curtatus</i>	1	0,08	0	0	0	100	0	0

и 6,2 ос./га соответственно. Единичны хомячок Кэмпбелла, барабинский и монгольский хомячки. У барабинского хомячка плотность половозрелых самцов в данных биотопах была 0,6 ос./га, самки не встречались. Хомячки Кэмпбелла и монгольский хомячок были пойманы в этих биотопах в единственном экземпляре.

3. Опустыненная степь. Лапчатко-разнотравно-злаковое сообщество с разреженными зарослями караганы Бунге, ОПП 65%. Преобладают барабинские хомячки, максимальная плотность. Встречаются хомячки Роборовского, барабинского и Кэмпбелла всех половозрастных категорий примерно с равной плотностью. Плотность половозрелых самок и самцов хомячка Роборовского в остепненных биотопах (3 и 4)– 1,7 ос./га и 2,1 ос./га соответственно. Плотность половозрелых самок барабинских хомячков была 0,4 ос./га, самцов – 1,7 ос./га. Плотность половозрелых хомячков Кэмпбелла была 0,7 ос./га.

4. Увлажненное полынно-крапивное сообщество, ОПП 25%. Сообщество занимало площадь всего 0,3 га, и было смежным с дюной, где плотность хомячков высокая. Однако здесь был выловлен всего один самец и самка хомячка Роборовского.

Таблица 2. Минимальная площадь индивидуальных участков половозрелых особей хомячка Роборовского на площадке исследования

№	Минимальная площадь участков взрослых самок, м ²	№	Минимальная площадь участков взрослых самцов, м ²
R10	1152	R1	3190
R12	3029	R11	7721
R13	2254	R22	5290
R17	5933	R30	1858
R24	1191	R35	16095
R25	1214	R40	6773
R3	3197	R45	6007
R36	11013	R46	7993
R5	2718	R47	26172
R50	6292	R49	2988
R51	12134	R56	9054
R59	3362	R60	2216
		R7	2579
		R8	9503

Неравномерное распределение близких видов хомячков по биотопам указывает на заметные межвидовые различия в биотопических предпочтениях в пределах сообщества: наибольшая плотность хомячка Роборовского наблюдалась на дюнах и слабозакрепленных песках, барабинского хомячка в остепненных биотопах, а хомячок Кэмпбелла предпочитал только степные биотопы.

Размеры участков обитания по результатам повторных отловов живоловками приведены в таблице 2. Подобные данные впервые приведены для хомячка Роборовского. Несмотря на достаточно большую изменчивость в размерах участков и их взаимном расположении можно заключить, что в целом данные соответствуют результатам, полученным на других видах мохноногих хомячков (Суров и др., 1990; Феоктистова, 2008).

Обсуждение. Биологической особенностью хомячков разных видов считается стабильность численности и невысокий ее уровень (Воронцов, 1960; Флинт, Головкин, 1961, 1964; Флинт, 1977; Феоктистова, 2008). Авторы полагают, что у этой группы грызунов в целом сформировались эффективные механизмы, позволяющие им переживать жесткие условия аридного континентального климата без резких популяционных колебаний, характерных, например, для многих видов песчанок, полевок, мышей. В частности, это способность к кормозапасанию, пластичность диеты, короткий период беременности, эвритопность и др. В 1986–1990 гг. в окрестностях оз. Тере-Холь мы, действительно, наблюдали стабильную картину численности всех перечисленных видов хомячков (Суров и др., 1990; Телицына, Феоктистова, 1990). В том числе хомячок Роборовского никогда не достигал плотности даже 0,5 особей на га даже в наиболее благоприятном для вида биотопе – песчаных дюнах. Ситуация 2009 года оказалась в этом смысле уникальной, поскольку этот вид не только доминировал над другими, но и достигал чрезвычайно высокой плотности. Но наиболее интересным фактом стало то, что при этом практически все взрослые животные были репродуктивно активны. Для многих других видов грызунов характерна плотностно-зависимая регуляция численности, основанная на социальном подавлении репродуктивных функций. Кроме того, для хомячка Роборовского – отмечена высокая степень стено-топности (слабо- или незакрепленные пески) (Флинт, 1977). В нашем случае (возможно из-за высокой численности) занятыми оказались и соседние биотопы вплоть до чисто степных участков. Проблемы конкурентного исключения для исследуемых видов нами не

отмечено. Так, в 35 ловушек, расставленных в круге радиусом всего 5 м за 1 ночь нами были пойманы 3 взрослых самца и 2 взрослые самки барабинского хомячка, и 2 взрослых и 4 молодых хомячка Роборовского. Этот факт и то, что иногда в одну ловушку ловилось одновременно по 2 половозрелых особи одного пола свидетельствует о толерантности зверьков, даже таких агрессивных, как барабинский хомячок. Причины резкого подъема численности хомячка Роборовского в 2009 году не понятны. Это могут быть как естественные колебания, так и создание благоприятных условий для размножения и выживаемости вида.

Благодарности. Выражаем благодарность ректору Тывинского государственного университета д.б.н., профессору Ондару С.О., руководству ГПЗ «Убсунурская котловина» за содействие в проведении исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00701).

Литература

- Воронцов Н.Н.* 1960. Темпы эволюции хомяков (Cricetinae) и некоторые факторы, определяющие ее скорость // Докл. АН СССР. Т. 133. №8. С. 526-529.
- Суров А.В., Васильева Н.Ю., Телицына А.Ю.*, 1990. Экология сообществ грызунов северо-востока Убсу-нурской котловины // Информационные проблемы изучения биосферы. Эксперимент “Убсу-Нур”. Пушино: С. 204-214.
- Телицына А.Ю., Феоктистова Н.Ю.* 1990. Половозрастная и пространственная структура поселения барабинского хомячка в Южной Туве // V съезд ВТО АН СССР 29.1-2.11.1990. М.: Т. 2. С. 113-114.
- Феоктистова Н.Ю.* 2008. Хомячки рода *Phodopus*. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 414 с.
- Флинт В.Е.* 1960. К биологии хомячка Роборовского // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 65. Вып. 5. С. 98-101.
- Флинт В.Е., Головкин А.Н.* 1961. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 66. Вып. 5. С. 57-75.
- Флинт В.Е.* 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука. 183 с.

ВЛИЯНИЕ КОРМОВЫХ ДОБАВОК С АССОЦИАЦИЕЙ БАКТЕРИЙ РОДА *ENTEROCOCCUS* И *BACILLUS SUBTILIS* НА РОСТ МОЛОДНЯКА КРОЛИКОВ

Е.В. Федосов¹, Н.К. Караман²

¹ Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих

² Институт зоологии АН Республики Молдова, Кишинев
E-mail: vbf_mva@mail.ru

Крольчиха-мать выделяет мягкие экскременты, содержащие биомассу бактерий-симбионтов, которые поедает сама. Контактным способом экскреторная масса попадает в желудочно-кишечный тракт крольчат (Ушакова и др., 2008). Лишение животного возможности копрофагии отрицательно сказывается на физиологическом состоянии организма (Калугин, 1980). Из мягких экскрементов лактирующей крольчихи выделен микроорганизм, введение которого в корм крольчатам, содержащимся без матери, стимулировало у них обмен веществ (Ушакова и др., 2008). Штамм идентифицирован как *Enterococcus faecalis* Rb.

Энтерококки – обычные обитатели кишечника, и в норме их численность не превышает общее количество кишечных палочек. Теоретический и практический интерес представляет изучение возможности комбинирования кишечных энтерококков с пробиотическими штаммами *Bacillus subtilis* для получения высокоэффективных кормовых добавок для сельскохозяйственных животных. В качестве рабочего штамма используется штамм *B. subtilis* В-8130, который входит в состав пробиотических кормовых добавок. Кишечные энтерококки обладают свойствами, указывающими на перспективность их сочетания с бациллой: они успешно развиваются в содержимом кишечника, где условия близки твердофазным, и выделяют бактериоцины (Егоров, Баранова, 1999), которые могут повысить профилактические качества препарата, в т. ч. и против вирусных инфекций.

Цель настоящей работы – изучение влияния выделенного из мягких фекалий крольчихи и коллекционного штаммов энтерококков и их комбинации с *Bacillus subtilis* В-8130 на рост крольчат.

Методика. Работа выполнена на научно-экспериментальной базе ИПЭЭ РАН «Черноголовка» в 2007–2009 гг. В качестве объекта исследований использованы карликовые кролики (*Oryctolagus cuniculus*).

Влияние штамма *E. faecalis* Rb изучали путем введения в рацион хлопьев овсяных (геркулеса), обогащенных клетками бактерий. Для этого на поверхность хлопьев распылением наносили суспензию двух суточной культуры в молоке, и затем тонкий слой геркулеса (1-2 см) мягко высушивали на полочной сушилке при температуре 450 °С. Полученный препарат («биогеркулес-1») вводили в рацион месячных крольчат, и в течение последующих 2-х месяцев следили за динамикой роста молодняка, еженедельно взвешивая животных. Павших и заболевших животных за период наблюдений не отмечено. Двигательная активность, стул и состояние шерсти были нормальными. При вскрытии животных после окончания эксперимента патологических изменений в системах и органах не выявлено.

Для совместного твердофазного культивирования штаммов *Bacillus subtilis* В-8130 с выделенным штаммом Rb (препарат «биогеркулес-2») или с коллекционным *Enterococcus faecium* В-8251 (препарат «биогеркулес-3»), получали жидкие двух суточные культуры бациллы на глюкозо-пептонной среде (Методы общей бактериологии, 1984), а энтерококков – на 0,5% молоке. Далее смешивали стерильный субстрат (геркулес) с жидкими культурами (*Bacillus subtilis* В-8130 и Rb, либо *Bacillus subtilis* В-8130 и *E. faecium* В-8251) в соотношении 2:1:1, вес/объем. Полученную влажную массу инкубировали в условиях ограниченного доступа воздуха в течение двух суток, затем высушивали описанным выше методом. Данный способ приготовления является более перспективным для применения на практике.

Схема опытов:

Э1 – экспериментальная – крольчат содержали с матерью до 1 мес возраста, затем без матери, с введением в рацион «биогеркулеса-1» (n = 6);

К1 – контрольная – крольчат содержали до 1 мес. возраста с матерью, потом до 3-х месяцев без матери с введением в рацион геркулеса без бактерий в таком же количестве, как и в экспериментальной (n = 5).

Э2 – экспериментальная – крольчат содержали с матерью до 1 мес возраста, затем без матери, с введением в рацион «биогеркулеса-2» с ассоциацией *Enterococcus faecalis* и *Bacillus subtilis* (n = 5);

К2 – контрольная – крольчат содержали до 1 мес. возраста с матерью, потом до 3 месяцев без матери с введением в рацион геркулеса смешанным с 0,5%-ном молоком без бактерий в таком же количестве, как и в экспериментальной (n = 6).

Э3 – экспериментальная – крольчат содержали с матерью до 1 мес. возраста, затем без матери, с введением в рацион «биогеркулеса-3» с ассоциацией *E. faecium* В-8251 и *Bacillus subtilis* В-8130 (n = 7);

К3 – контрольная – крольчат содержали до 1 мес. возраста с матерью, потом до 3-х месяцев без матери с введением в рацион геркулеса смешанным с 0,5%-ным молоком без бактерий в таком же количестве, как и в экспериментальной (n = 11).

Динамику живой массы тела контролировали взвешиванием крольчат 1 раз в 6 дней. Результаты опытов обрабатывали в программе MS Excel, а также с помощью критерия Манна-Уитни в программе Statistica.

Результаты и обсуждение. Результаты опытов представлены в таблице. В группе, получавшей бактериальную добавку «биогеркулес-1», масса тела крольчат по окончании опыта превысила данный показатель в контрольной группе на 28,5%, средний привес массы тела за весь период опыта – на 63,1%, средний недельный привес – на 60,4%, различия по общим и недельным привесам достоверны ($P < 0,05$).

Применение в кормах молодняка кроликов «биогеркулес-2» также положительно сказалось на динамике их живой массы тела. Масса тела опытных крольчат в конце эксперимента превысила массу тела контрольных на 15,5%, средний привес массы тела за весь период опыта и средний недельный привес – на 23,3%.

Введение в рацион крольчат продукта совместного твердофазного культивирования *E. faecium* В-8251 и *B. subtilis* В-8130 («биогеркулес-3») привело к увеличению живой массы тела на 14,4%, средний привес массы тела за весь период опыта – на 21,1%, средний недельный привес – на 19,3% по сравнению с контрольной группой (рис. 1). В экспериментальной группе амплитуда колебаний усредненных показателей суточных привесов животных оказалась ниже, т. е. крольчата развивались более равномерно по сравнению с контрольными (рис. 2).

Таким образом, введение в рацион крольчат материнских бактерий *E. faecalis* Rb или ассоциации *E. faecalis* Rb с *B. subtilis* В-8130 оказывало положительное влияние на рост и развитие крольчат. Коллекционный штамм *E. faecium* В-8251 также способен развиваться на геркулесе в твердофазных условиях совместно с *B. subtilis* В-8130, продукт их совместного твердофазного культивирования по биологической эффективности не уступал препарату,

Όμάδα. Ί ίεαζάάεε έίηά έδίεη-άδ, ηίαάάεη έ έπηύ ίά άάεε-ίύό άάόέίάδ.

Показатель	Κ-1 Κοηρόλ	Ε-1 Ράιόη с <i>E. faecalis</i>	Κ-2 Κοηρόλ	Ε-2 Ράιόη с <i>E. faecalis</i> и <i>B. subtilis</i>	Κ-3 Κοηρόλ	Ε-3 Ράιόη с <i>E. faecium</i> и <i>B. subtilis</i>
Средняя масса тела, г	463 ± 85	595 ± 120	522 ± 126	601 ± 175	835 ± 115	955 ± 168
в % к контролю	100	128,5	100	115,1	100	114,4
Средний привес массы тела, г	198 ± 72	323 ± 95	239 ± 82	295 ± 75	565 ± 128	684 ± 140
в % к контролю	100	163,1	100	123,3	100	121,1
Средний недельный привес, г	20 ± 7	32 ± 9	24 ± 15	30 ± 15	57 ± 24	68 ± 15
в % к контролю	100	160,0	100	123,3	100	119,3

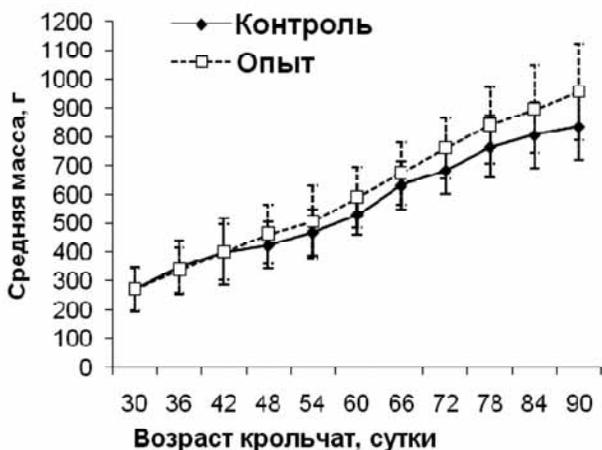


Рис. 1. Динамика средней живой массы тела крольчат на рационе с *E. faecium* В-8251 и *Bacillus subtilis* В-8130 (опыт).

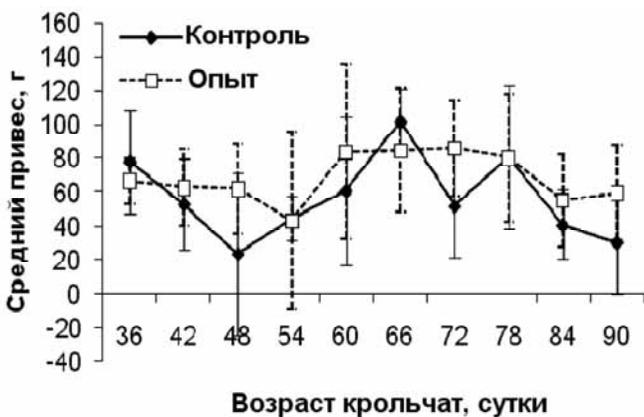


Рис. 2. Динамика средних недельных привесов массы тела крольчат на рационе с *E. faecium* В-8251 и *Bacillus subtilis* В-8130 (опыт).

содержащему *E. faecalis* Rb и *B. subtilis* В-8130, и позволил получить увеличение живой массы тела крольчат. Препарат существенно снизил амплитуду колебаний усредненных показателей суточных привесов животных. Опытные крольчата развивались более

равномерно по сравнению с контрольными, что свидетельствует о стабилизации физиологических процессов пробиотическим препаратом.

Для оценки генетической безопасности разрабатываемых штаммов энтерококков был проведен анализ генов вирулентности. У коллекционного штамма *E. faecium* В-8251 (отрицательный контроль) – гены вирулентности не обнаружены, что соответствовало литературным данным (Ботина, Суходолец, 2005). Штамм *E. faecalis* Rb содержал характерные для *E. faecalis* гены *agg*, *gelE*, *efaAfs*, хотя и отсутствовал ген *cytA*.

Как видно из результатов опытов, включение в рацион *E. faecalis* Rb позволило получить большие средние значения живой массы тела, общих и недельных привесов массы тела крольчат по сравнению с рационом, содержащим *E. faecium* В-8251, однако присутствие набора генов вирулентности у *E. faecalis* Rb явилось фактором, ограничивающим его использование. Поэтому при выборе штамма для разработки пробиотического препарата целесообразно применять коллекционный штамм *E. faecium* В-8251, не содержащий обсуждаемых генов и показавший совместимость с *B. subtilis* В-8130 при твердофазном культивировании. Полученный продукт совместной ферментации *B. subtilis* В-8130 и *E. faecium* В-8251 обладал биологической активностью при длительном скармливании крольчатам и перспективен для дальнейших исследований. Отсутствие патологических нарушений у животных, получавших условно патогенный штамм *E. faecalis* Rb, и эволюционно закрепленный механизм передачи данного микроорганизма от матери детенышам свидетельствует о биологической целесообразности присутствия штамма в кишечном микробиоценозе, но его применение в составе биопрепарата возможно только при отсутствии клеток бактерии, что не исключает возможности использования биологически активных метаболитов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-13535 офи_ц). Авторы выражают благодарность руководителям данной работы докторам биологических наук Котенковой Е.В. и Ушаковой Н.А.

Литература

- Ботина С.Г., Суходолец В.В.* 2005. Отечественные штаммы энтерококков, используемые в качестве заквасок, не содержат гены вирулентности, обычно присутствующих в штаммах *Enterococcus faecalis* // Биотехнология. №2. С.33-37.
- Егоров Н.С., Баранова И.П.* 1999. Бактериоцины. Образование, свойства, применение // Антибиотики химиотерапия. №6. С. 33-40.
- Калугин Ю. А.* 1984. Физиология питания кроликов. М.: Колос, 1980. 174 с.
- Методы общей бактериологии / Ред. Ф. Герхард. М.: Мир. Т. 3. 264 с.
- Ушакова Н.А., Федосов Е.В., Козлова А.А., Котенкова Е.В.* 2008. Стимуляция развития крольчат пробиотическими бактериями мягких фекалий матери// Докл.АН, раздел общая биология. Т. 423. №1. С. 136-139.

**МОНОПОЛИЗАЦИЯ ИСТОЧНИКА КОРМА –
ПРЕДПОСЫЛКА ДЛЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ
ВНУТРИВЫВОДКОВЫХ ДРАК ДЕТЕНЬШЕЙ ЕВРАЗИЙСКОЙ
РЫСИ?**

А.А. Чагаева, А.Л. Антонец, С.В. Найдено
Лаборатория поведения и поведенческой экологии
млекопитающих
E-mail: allachagaeva@yandex.ru

Для незрелорождающих млекопитающих характерно рождение детенышей в замкнутом пространстве убежища. Для родившегося в таких условиях детеныша единственными возможными социальными взаимодействиями, кроме взаимодействий с матерью, являются контакты с детенышами одного с ним выводка (как правило, сибсами). Первые социальные контакты с сибсами происходят уже в первые часы жизни детеныша и представляют собой конкурентные взаимодействия. Детеныши одного выводка конкурируют за молоко матери, как за единственный источник пищи в этом возрасте. Исследования особенностей таких конкурентных взаимодействий были проведены для многих видов млекопитающих, таких как домашняя свинья (Fraser, Thompson, 1986), японские макаки (Ota et al., 1991), макаки-резусы (Tomaszycki et al., 1997), разные виды полевок (McGuire, 1998; McGuire, Sullivan, 2001), домашняя кошка (Ewer, 1959), крысы (Tsai, 1931, цит. по McGuire, Sullivan, 2001). Для многих видов млекопитающих было показано, что уже на ранних этапах развития детёныши имеют четкие предпочтения той или иной пары сосков матери. Внутри одного вида имеются наиболее предпочтительные пары сосков, например, для свиней (*Sus scrofa*) это передняя пара (McBride, 1963; Fraser, Thompson, 1986), в то время как для степных (*Microtus ochrogaster*) (McGuire, 1998) и сосновых полевок (*Microtus pinetorum*) (McGuire, Sullivan, 2001) а также домашних кошек (*Felis silvestris*) (Ewer, 1959; Hudson et al., 2009) – задняя пара сосков. Кроме того, «закрепление» сосков за конкретными детёнышами отмечено в пределах одного выводка. Такое распределение детёнышей позволяет исключить агрессивные взаимодействия между сибсами при поиске соска (Ewer, 1959; McBride, 1963; Hartsock, Graves, 1976). Наличие подобных предпочтений было показано, например, для сосновых и степных полевок (McGuire, Sullivan, 2001; McGuire, 1998), свиней (Hemsworth et al., 1976), японских макак (*Macaca fuscata*) (Ota et al., 1991), макак-

резусов (*Macaca mulatta*) (Tomaszycki et al., 1997), а также домашних кошек (Ewer, 1959; Hudson et al., 2009), снежного барса (McVittie, 1978) и пумы (Pfeifer, 1980). Для рода *Lynx* кормовое поведение детенышей и ранние конкурентные взаимоотношения котят в выводке ранее прослежены не были. Евразийская рысь – один из немногих видов млекопитающих, у которого конкурентные отношения однопометников достигают крайней своей формы – сиблицыда (Соколов и др., 1994). Вероятность проявления внутривыводковых драк теоретически может быть связана с ранним опытом детенышей.

Целью настоящей работы стало описание особенностей кормления молоком детенышей евразийской рыси (*Lynx lynx* L.) в первые три месяца жизни котят. В задачи работы входило: 1) выяснить, существуют ли у котят индивидуальные предпочтения определенных пар сосков матери и постоянны ли они; 2) оценить возможность и степень монополизации одним детенышем определенной пары сосков; 3) сопоставить особенности кормового поведения котят с наличием или отсутствием внутривыводковых драк. Работа была проведена на НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН в период с 2005 по 2009 гг. В связи с тем, что в течение первых 4 недель жизни самки с детенышами не покидали убежища, регистрацию поведения животных в первый месяц жизни котят осуществляли с помощью видеокамер, установленных внутри выводковых домиков. Видеозапись вели один раз в неделю в течение суток. Дальнейший анализ видеозображения проводился с использованием метода непрерывной регистрации данных (Martin, Bateson, 1993). К концу первого месяца жизни детенышей, самки с выводками большую часть времени проводили за пределами убежища, что позволило в этот период осуществлять прямые наблюдения за поведением животных с использованием метода непрерывной регистрации данных. Во 2 и 3 месяц жизни котят наблюдения проводили раз в 3 дня в течение 6 часов. Всего за время работы были проведены наблюдения за 8 выводками от 4 самок (всего 23 детеныша).

Наши данные показали, что для детенышей евразийской рыси характерно неравномерное использование разных пар сосков матери. Наиболее часто выбираемой детенышами парой является средняя пара (15 котят), заднюю пару детеныши предпочитают реже (6 котят), что касается передней пары сосков, то ее котята предпочитают в единичных случаях (2 котенка). В связи с таким редким предпочтением передней пары сосков в дальнейших результатах она не рассматривается. Степень предпочтения детенышами средней и

задней пары (процент подходов к предпочитаемой паре сосков от общего числа) сильно различалась. Для задней пары она была достоверно выше, чем для средней (тест Вилкоксона для сопряженных пар $Z=2,2$; $p<0,05$; $n=6$). Были также обнаружены индивидуальные предпочтения разных пар сосков отдельными детенышами внутри каждого выводка. Эти предпочтения формировались уже в первые дни жизни детенышей и оставались неизменными на протяжении 3 месяцев жизни котят (для средней пары $Z=0,9-1,8$; ns; $n=10-15$; для задней пары $Z=0,3-1,1$; ns; $n=5-6$).

Для детенышей евразийской рыси, предпочитающих определенную пару сосков матери, на протяжении всего периода питания молоком характерна монополизация предпочитаемой пары. Степень монополизации, оцениваемая как доля подходов к конкретной паре сосков конкретного котенка от общего числа подходов котят к этой паре сосков, может существенно различаться в зависимости от того, какую именно пару предпочитает котенок, а также от возраста детеныша. Так в течение первого месяца жизни котят степень монополизации задней пары сосков матери достоверно выше степени монополизации средней пары ($Z=2,2-2,4$; $p<0,05$; $n=8$), однако во второй и третий месяц развития детенышей эти различия исчезают ($Z=0,7-0,9$; ns; $n=5$). В течение первых трех месяцев жизни котят степень монополизации детенышами средней пары сосков матери не изменяется ($Z=0,4-1,5$; ns; $n=5-8$), в то время как степень монополизации задней пары снижается к двум месяцам.

Так как монополизация одним детенышем определенной пары сосков предполагает малую доступность этой пары для других детенышей в выводке и определенные преимущества котенка-монополизатора в конкурентных взаимоотношениях, мы предположили, что подобная активность детеныша на определенной паре может коррелировать с его иерархическим статусом. Для евразийской рыси характерно явление внутривыводковой агрессии. Специфические драки происходят в течение достаточно короткого периода времени, среди детенышей в возрасте 36-64 суток (Антоневич, Найдено, 2007). Характерной чертой таких драк является их спонтанность, отсутствие какой-либо видимой причины нападения. По-видимому, драки ведут в большей степени к травмам проигравших детенышей, чем к их гибели, и направлены на выявление доминантного котенка.

Не выявлено никаких различий в степени монополизации средней пары сосков у котят из выводков, где происходили драки, и выводков, где драк не было, во все шесть двухнедельных периодов

($Z=0,5$; ns; $n=6$). Однако степень монополизации детенышами из выводков, где были отмечены внутривыводковые драки, задней пары сосков была достоверно выше степени монополизации задней пары сосков котят из остальных выводков ($Z=2,2$; $p<0,05$; $n=6$). Следует отметить, что более высокая степень монополизации задней пары у котят из выводков, где происходили драки, наблюдалась уже в первые недели жизни. Детеныши-монополизаторы почти во всех случаях были победителями и, как правило, инициаторами внутривыводковых драк.

Таким образом, степень монополизации задней пары сосков матери рысятами при кормлении может выступать своеобразным индикатором вероятности проявления внутривыводковых драк в выводках рысей, а следовательно, позволяет принимать меры для снижения травм и предотвращения гибели детенышей на этом этапе онтогенеза.

Работа выполнена при поддержке ФЦП “Научные и научно-педагогические кадры инновационной России” на 2009-2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282), гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1792.2009.4, РФФИ (07-04-00899).

Литература

- Антоневич А.Л., Найдено С.В. 2007. Ранняя внутривыводковая агрессия у млекопитающих и ее гормональные корреляты // Журн. общ. биол. №68. С. 307-317.
- Соколов В.Е., Найдено С.В., Сербенюк М.А. 1994. Специфические драки в онтогенезе рысят (*Felis lynx*, Felidae, Carnivora) // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 11. С. 132-138.
- Ewer R.F. 1959. Suckling behaviour in kittens // Behaviour. V. 15. P. 147-160.
- Fraser D., Thompson B. K. 1986. Variation in piglet weights: relationship to suckling behaviour, parity number and farrowing crate design // Canadian Journal of Animal Science. V. 66. P. 33-46.
- Hartsock T.G., Graves H.B. 1976. Neonatal behaviour and nutrition-related mortality in domestic swine // Journal of Animal Science. V. 42. P. 235-241.
- Hemsworth P.H., Winfield C.G., Mullaney P. D. 1976. A study of the development of the teat order in piglets // Applied Animal Ethology. V. 2. P. 225-233.
- Hudson R., Raihani G., Gonzalez D., Bautista A., Distel H. 2009. Nipple preferences and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality // Dev. Psychobiol. V. 51. P. 322-332.
- Martin P., Bateson P. 1993. Measuring behaviour: an introductory guide. 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 238 pp.

- McBride G.* 1963. The “teat order” and communication in young pigs // *Animal Behaviour*. V. 11. P. 53-56.
- McGuire B.* 1998. Suckling behavior of Prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Journal of Mammalogy*. V.79. No. 4. P. 1184-1190.
- McGuire B., Sullivan S.* 2001. Suckling behavior of Pine voles (*Microtus pinetorum*) // *Journal of Mammalogy*. V. 82. No. 3. P. 690-699.
- McVittie R.* 1978. Nursing behavior of snow leopard cubs // *Applied Animal Ethology*. V. 4. P. 159-168.
- Ota K., Makino Y., Kimura M., Suzuki J.* 1991. Lactation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*): yield and composition of milk and nipple preference of young // *Primates*. V. 32(1). P. 35-48.
- Pfeifer Sh.* 1980. Role of the nursing order in social development of mountain lion kittens // *Dev Psychobiol*. V. 13(1). P. 47-53.
- Tomaszycki M., Cline Ch., Griffin B., Maestripieri D., Hopkins W.* 1997. Maternal cradling and infant nipple preferences in Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *Dev. Psychobiology*. V. 32. P. 305-312.

**ПОЛИМОРФИЗМ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА
ЦИТОХРОМ *b* В ОБЛАСТИ ПАРАПАТРИИ ТРЕХ
ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ
SOREX ARANEUS (MAMMALIA)**

А.Г. Шестак, О.О. Григорьева

Лаборатория микроэволюции млекопитающих

E-mail: anna_elven@mail.ru

Генетический обмен между внутривидовыми формами и даже репродуктивно изолированными видами в настоящее время активно изучается с использованием генов митохондриальной ДНК. Удобной моделью для изучения зон контакта и гибридизации популяций, отличающихся хромосомными перестройками, оценки величины потока генов в зонах контакта и эволюционных последствий гибридизации может служить обыкновенная бурозубка, *Sorex araneus* L. (Searle, Wójcik, 1998; Wójcik et al., 2002; Орлов и др., 2008; Щипанов и др., 2009). До настоящего времени полиморфизм генов митохондриальной ДНК изучался в области контакта хромосомных рас, полиморфных по хромосомным перестройкам, с широкими гибридными зонами, например, в бассейне Вислы (Ratkiewicz et al., 2002), в Англии (White, Searle, 2007), в Скандинавии (Andersson et al., 2005). В области контакта подобных рас обнаруживается широкая интрогрессия гаплотипов гена цитохром *b*. Между тем в Восточной Европе и в Сибири известно более двух десятков хромосомных рас с мономорфными кариотипами, отличающихся по 3-5 парам метацентрических хромосом неполной гомологии. Некоторые из них разделены крайне узкими гибридными зонами, шириной до 0,5 км, с редкой гибридизацией (Polyakov et al., 2003; Orlov, Borisov, 2007). Но остается неясным, в какой степени подобные узкие гибридные зоны изолируют хромосомные расы и можно ли их рассматривать в качестве начального этапа репродуктивной изолированности популяций.

На Валдайской возвышенности, южнее оз. Селигер, в Андреапольском районе Тверской области (32°00' с.ш. / 57°00' в.д.) описана зона вторичного контакта и гибридизации трех хромосомных рас, Москва, Селигер и Западная Двина, разделенными узкими гибридными зонами (Орлов и др., 2007; Борисов и др., 2008). Перед нами была поставлена задача исследовать изменчивость нуклеотидных последовательностей митохондриального гена цитохром *b* в зоне контакта популяциях этих трех хромосомных рас, с тем, что-

бы оценить их изолированность и возможность использования гаплотипов мтДНК для диагноза хромосомных рас.

Материал и методы. Материал для молекулярного анализа собран сотрудниками лаборатории в зоне контакта трех хромосомных рас в 2007–2009 годах. Все зверьки были кариотипированы и определена их принадлежность к хромосомной расе (Борисов и др., 2008). В нашем исследовании гаплотипов гена цитохром *b* использованы образцы тканей 11 бурозубок расы Москва, 5 – расы Селигер и 6 – расы Западная Двина. 20 последовательностей взяты из ГенБанка.

Геномная ДНК была выделена из клеток печени, фиксированной в 96% этаноле. Экстракция ДНК производилась методом фенол-хлороформной депротоинизации с добавлением протеиназы К (Kocher et al., 1989).

Для выявления геномной изменчивости особей были амплифицированы и секвенированы частичные последовательности митохондриального гена *cyt b* (1017 п.н.). Полимеразную цепную реакцию проводили с использованием локус-специфичных праймеров H15915, H15162, L14841 (Irwin et al., 1991). Для амплификации исследуемых участков, использовали реакцию смесь в объеме 25 мкл, содержащую 10^x буфер (62 мМ Трис-HCL, 15,4 мМ (NH₄)₂SO₄, 0,01% Tween-20), 2 мМ MgCl₂, 0,5 мМ каждого dNTP, 1 мМ каждого праймера, 1 единицу Taq-полимеразы («Dialat», Москва) и 50-100 нг тотальной ДНК. Для предотвращения испарения с поверхности раствора во время PCR в каждую пробирку добавляли 20-25 мкл минерального масла. Амплификацию *cyt b* проводили на ДНК-амплификаторе «Терцик» (ДНК-Технология, Россия). Протокол: первичная денатурация 95 °С – 5 мин., далее 35–40 циклов 95 °С – 40 сек., 50 °С – 40 сек., 72 °С – 60 сек., и завершающая элонгация 72 °С – 3 мин. Амплифицированная ДНК была очищена этиловым спиртом. Секвенирование ДНК осуществляли с помощью набора реактивов ABI PRISM BigDye™ Terminator v.3.1 и последующим анализом на Автоматическом секвенаторе ABI Prism 3100-Avant Genetic Analyzer (4-капиллярный) по инструкции производителя.

Филогенетические деревья, отражающие различия между гаплотипами, строили с помощью пакета программ MEGA ver. 4.1 (Kumar et al., 2004) методом «ближайшего соседа» (Neighbor-Joining) на основании нуклеотидных замен в сайтах, переменных в пределах изученной выборки. Надежность ветвления оценивалась на основании индекса бутстрепа (1000 реплик).

Выравнивания нуклеотидных последовательностей *cyt b* осуществляли с помощью программы BioEdit (Hall, 1999).

Для выявления связей между гаплотипами с помощью программы TCS ver. 1.21 (Clement et al, 2000) была построена парсимониальная филогеографическая сеть, отражающая генеалогию гена *cyt b* в пределах выборки.

Результаты и обсуждение. В данном исследовании мы получили 22 новых последовательности цитохрома *b* с максимальным размером рамки считывания 1017 п.н. Общее число гаплотипов, включая данные из ГенБанка, составило 77.

Построено филогенетическое дерево методом «ближайшего соседа» с высоким индексом бутстрепа. На основании дендрограммы, все гаплотипы обыкновенных бурозубок могут быть разделены на два четко обособленных кластера (индекс бутстрепа составляет 90%).

В первый кластер входят гаплотипы бурозубок исследованных нами трех рас Москва, Селигер и Западная Двина вместе с гаплотипами из Польши, Швеции и Карелии, что может служить доказательством общего происхождения этих гаплотипов и достаточно свободного распространения даже через узкие гибридные зоны.

Во второй кластер входят гаплотипы итальянских и швейцарских бурозубок Западных Альп, которых относят к виду *Sorex antinorii*, и гаплотип вида *Sorex coronatus*, взятого нами в качестве внешней группы.

Внутри первого кластера обособляются гаплотипы польских особей, представляющих отдельный кластер, и гаплотипы трех шведских рас, ассоциированные с гаплотипами особей рас Москва и Западная Двина. Гаплотипы трех исследованных нами хромосомных рас образуют смешанные подкластеры с небольшими индексами бутстрепа.

На основе парсимониальной филогеографической сети, показанной на рисунке, видно разделение гаплотипов *Sorex araneus* на несколько групп. Отдельную группу составляют гаплотипы бурозубок, обитающих в северо-восточных районах Европейской России (расы Ягры и Кириллов, популяция Пинегы), относимые к Северо-Восточной группе гаплотипов (Balakirev et al., 2007).

Четко обособляются гаплотипы польских бурозубок, отличающиеся друг от друга на небольшое число нуклеотидных замен, и гаплотипы бурозубок Западных Альп (*Sorex antinorii*). Восточно-европейские гаплотипы (представителей хромосомных рас Серов, Пенза, Сок, Нерусса, Иломанси) очень близко примыкают к гап-

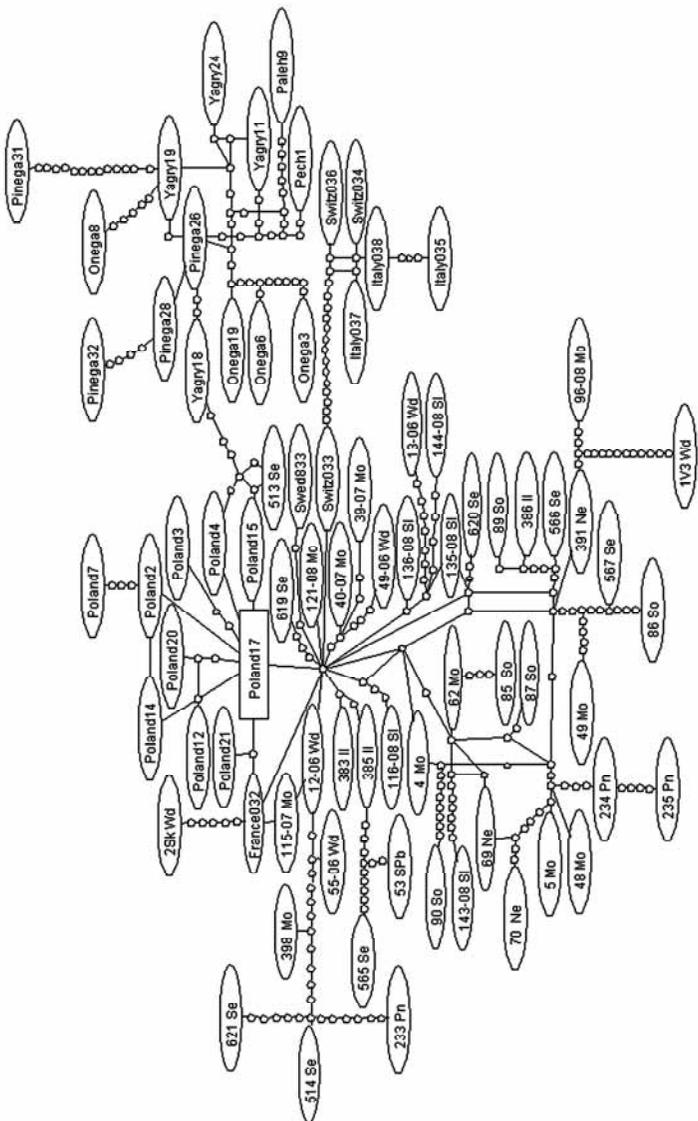


Рис. Паримониальная сеть гаплогипов *Sorex araneus*, построенная на основании нуклеотидных замен в гене *сyt b*.

лотипам изученных нами трех хромосомных рас, составляя отдельный ансамбль гаплотипов.

В исследованной нами выборке только две особи рас Москва и Западная Двина имеют идентичный гаплотип, вероятное следствие недавней интрогрессии. Остальные гаплотипы уникальны и отличаются друг от друга по 2-15 нуклеотидным заменам. Сравнение гаплотипов трех хромосомных рас показывает отсутствие четкого обособления гаплотипов какой-либо одной расы.

Таким образом, структура парсимониальной филогеографической сети показывает отдаленность отдельных гаплотипов в зоне контакта трех хромосомных рас, что говорит о слабо выраженной филогеографической структуре изучаемых рас. Тем не менее, парсимониальная сеть наглядно показывает положение гаплотипов изучаемой нами выборки среди других групп гаплотипов представителей надвида *Sorex araneus*.

В нашем исследовании показано, что гаплотипы гена цитохром *b* не фиксируются в хромосомных расах с полностью метацентрическим кариотипом, поэтому их нельзя использовать для диагноза хромосомных рас.

Литература

- Борисов Ю.М., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Демидова Т.Б., Ирхин С.Ю., Малыгин В.М., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Щипанов А.Н., Орлов В.Н. 2008. Контакты хромосомных рас обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. (Insectivora) на краевых образованиях вепсовской стадии Валдайского ледника // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 763-771.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М. 2008. Проблемы фиксации метацентрических хромосом в популяциях обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora) // Генетика. Т. 44. № 5. С. 581-593.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М. 2007. Эндемизм хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. и возможность сохранения рефугиумов в области покровного оледенения Поздневалдайской эпохи // Докл. РАН. Т. 416. № 6. С. 1-4.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Щипанов А.Н. 2009. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоологический журнал. Т. 88. № 8, С. 975 – 989.
- Andersson AC, Alström-Rapaport C, Fredga K. 2005. Lack of mitochondrial DNA divergence between chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus*, in Sweden. Implications for interpreting chromosomal evolution and colonization history // Mol. Ecol. V. 14 (9). P. 2703-2716.

- Balakirev A.E., Illarionova N.A., Potapov S.G., Orlov V.N. 2007. DNA polymorphism within *Sorex araneus* from European Russia as inferred from mtDNA cytochrome b sequences // Russian Journal of Theriology. V. 6 (1). P. 35-42.
- Clement M., Posada D., Crandall K.A. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies // Mol. Ecol. № 9. P. 1657-1659.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids. Symp. Ser. V. 41. P. 95-98.
- Irwin D., Kocher T.D., Wilson A.C. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals // J. Mol. Evol. V. 32. P. 128-144.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., Edwards S.V., Paabo S., Villablanca F., Wilson A. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers // Proceedings of the Nations Academy of Sciences of the USA. V. 86. P. 6196-6200.
- Kumar S., Tamura K., Jakobsen I., Nei M. 2004. MEGA: molecular evolutionary genetics analysis. Ver. 4.1. Pennsylvania State University, University Park, PA.
- Orlov V.N., Borisov Yu.M. 2007. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* L., 1758 (Mammalia: Insectivora) from the south part of Valdai Heights (Russia) // Comp. Cytogenetics. V. 1. P. 101-106.
- Polyakov A.V., Volobouev V.T., Aniskin V.M., Zima J., Searle J.B., Borodin P.M. 2003. Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in West Siberia // Mammalia. V. 68. P. 201-207.
- Ratkiewicz M., Fedyk S., Banaszek A., Gielly L., Chetnicki W., Jadwiszczak K., Taberlet P. 2002. The evolutionary history of the two karyotypic groups of the common shrew, *Sorex araneus*, in Poland // Heredity. V. 88 (4). P. 235-242.
- Searle J. B., Wójcik J. M. 1998. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus* // Wójcik J. M., Wolsan M. (Eds.). Evolution of shrews. Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. P. 219-268.
- White T.A., Searle J.B. 2008. The colonization of Scottish islands by the common shrew, *Sorex araneus* (Eulipotyphla: Soricidae) // Biological Journal of the Linnean Society. V. 94. P. 797-808.
- Wójcik J.M., Ratkiewicz M., Searle J.B. 2002. Evolution of the common shrew *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects // Acta Theriologica. V.47. Suppl.1. P. 139-167.

**ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ БОЛЬШОГО
(*SPERMOPHILUS MAJOR*) И ЖЁЛТОГО (*S. FULVUS*)
СУСЛИКОВ В ГИБРИДНОМ ПОСЕЛЕНИИ**

А.А. Шмыров¹, С.В. Титов²

¹Лаборатория популяционной экологии,

²Пензенский государственный педагогический университет им.

В.Г. Белинского, Пенза

E-mail: shm-andrey2005@yandex.ru

Успех размножения является важным показателем, как приспособленности особи, так и устойчивости и жизнеспособности популяции в целом. Использование данных о репродуктивном успехе особи в исследованиях гибридных популяций млекопитающих особенно актуально, поскольку позволяет оценить приспособленность особей разного происхождения, проследить вклад разных категорий особей в генетическую и демографическую структуру смешанной популяции и определить направление и характер происходящей гибридизации. Анализ изменчивости репродуктивного успеха особей и ее последствий облегчается тем, что генотип каждой особи в гибридной популяции уникален вследствие различных вариантов сочетания генов родительских видов.

Материал и методы. Материалом для настоящей работы послужили результаты многолетних исследований (2004-2008 гг.) в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов (с. Усатово, Краснокутский р-н, Саратовская обл.). За период исследования было отловлено и помечено 159 зверьков (табл. 1).

Ежегодно на протяжении сезона активности проводили прижизненное (без вмешательства в естественные процессы взаимодействия видов и формирования гибридного поселения) индивидуальное мечение всех зверьков (т.е. без изъятия из популяции) с последующей прижизненной диагностикой. Это позволило проследить многолетнюю динамику состава и пространственного распределения населения, контакты особей, оценить их выживаемость, репродуктивный успех и миграционную активность, а также изменения генетической структуры.

Для определения видовой принадлежности отловленных особей и выявления гибридов в анализе были использованы 5 молекулярно-генетических маркеров, специфических для сусликов Евразии: контрольный регион мтДНК (С-регион, D-loop); 4 маркера ядер-

Таблица 1. Многолетняя динамика состава гибридного поселения большого и жёлтого сусликов в зоне контакта по данным индивидуального мечения (видовая принадлежность особей приводится по результатам прижизненной диагностики методами молекулярно-генетического анализа).

Видовая принадлежность	Год					Σ
	2004 (n = 28)	2005 (n = 16)	2006 (n = 27)	2007 (n = 41)	2008 (n = 37)	
<i>S. major</i>	6	1	5	5	5	22
<i>S. fulvus</i>	1	2	-	-	3	6
<i>S. major</i> × <i>S. fulvus</i>	21	13	22	36	29	131

ной ДНК – интрон 6 гена p53, псевдоген p53, интрон 5 гена ZfX (X-хромосома), интрон 8 гена SmcY (Y-хромосома). Для амплификации и рестрикции указанных выше маркеров были использованы специфические для сусликов праймеры, разработанные для исследования гибридизации сусликов в Поволжье (Ермаков и др., 2002; 2006). Кроме этого, для определения родства и отцовства проводился анализ микросателлитной ДНК по 3 разработанным нами системам: IGS-bp (CAA-повтор), IGS-bm (CAG-повтор), STR1 1 ([GAAA](AGGG)-повтор (Титов и др., 2007).

Для описания и анализа репродуктивного успеха и направления скрещивания родительских видов и гибридов в контактном поселении использовали следующие процедуры:

1) весной в период гона в ходе визуальных наблюдений регистрировали половые контакты самцов и самок, устанавливая индивидуальную и видовую принадлежность потенциальных половых партнеров;

2) успех размножения оценивали по числу вышедших на поверхность детенышей в выводках, а их отцовство и происхождение устанавливали на основании молекулярно-генетического анализа;

3) ассортативность спариваний проверяли, сравнивая наблюдаемое распределение скрещиваний особей с ожидаемым, исходя из соотношения родительских видов и гибридов в составе населения.

Обработку материала проводили в пакете программ *Statistica for Windows* (StatSoft.® Inc. 1984–2001) с помощью параметрических критериев сравнения.

Результаты и обсуждение. Как показывают наши наблюдения, в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов большая часть

размножающихся самок участвовала в многосамцовых спариваниях (56%, $n = 16$). В 67% таких случаев самцов было 2, в 22% случаев 3 самца и в одном случае (11%) – 4. При такой особенности половых контактов следует ожидать множественного отцовства в выводках. Действительно, доля гетероспермных выводков оказалась достаточно высокой (в 7 из 16 выводков, 44%) и в среднем за четыре года наблюдений (2004, 2006–2008 гг.) составила $37,3 \pm 9,8$ (%).

Используя данные анализа микросателлитной ДНК, представляется возможным выявление преимуществ в оплодотворении для каждого из самцов. Как показывает анализ, в случае гетероспермных выводков, в среднем $69,6 \pm 10,1$ (%) детёнышей в выводках принадлежали одному из самцов. Аналогичные результаты были получены для тринадцатиполосого суслика – преимущество в оплодотворении у первого самца было высоким и составляло до 75% детёнышей в выводке (Schwagmeyer, Parker, 1990).

Для определения выживаемости молодых зверьков, после выхода их на поверхность из выводковой норы был проведен анализ происхождения и выживаемости выводков по результатам наблюдений (2004-2008 гг.) и данным анализа микросателлитной ДНК (табл. 2).

Основная часть выводков ($n = 18$, 64%) получена от пары скрещивания гибридный самец – гибридная самка (51%), 18% выводков приходится на пару спаривания самец *S. major* – гибридная самка, 14% – получено от пары гибридный самец – самка *S. major* и 4% – от пары самец *S. fulvus* – гибридная самка. Доля особей гибридного происхождения среди прибылого поколения составила 82%, а доля больших сусликов – всего 18%. Из них выжили 41% зверьков,

Таблица 2. Анализ происхождения и выживаемости выводков ($n = 28$) по результатам наблюдений в 2004-2008 гг. в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов.

Варианты родителей (включая многоотцовые варианты)	Число выводков (%)	Число детей		Число выживших детей	
		major	гибрид	major	гибрид
♂ <i>S. major</i> – ♀ <i>гибрид</i> (15%)	18%	2	2	1	1
♂ <i>S. fulvus</i> – ♀ <i>гибрид</i> (4%)	4%	-	1	-	-
♂ <i>гибрид</i> – ♀ <i>S. major</i> (30%)	14%	1	3	1	3
♂ <i>гибрид</i> – ♀ <i>гибрид</i> (51%)	64%	4	26	-	10
Всего:		7	32	2	14

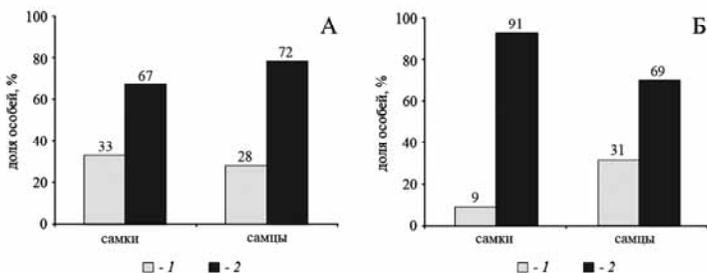


Рис. 1. Репродуктивный успех и успешность размножения разнополых особей в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов (с. Усатово, Краснокутский р-н, Саратовская обл.). *А* – репродуктивный успех особей: 1 – особи, имеющие более одного детёныша в выводке и более одного спаривания. *Б* – успешность размножения особей: 1 – особи, являющиеся родителем более чем одному детёнышу

которые являлись гибридами. Из детёнышей «чистых» *S. major* в составе поселения были отмечены только 5%.

Кроме того, нами были зафиксированы два случая успешных спариваний одного самца с двумя самками в 2004 и 2008 гг.

Анализ репродуктивного успеха особей в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов показал, что в популяции присутствуют особи, которые отличаются большей репродуктивной активностью и успешностью размножения (рисунок). При этом успешность чаще спаривающихся самцов, почти в два раза выше успешности самок, участвующих в многосамцовых спариваниях.

По нашим данным, максимальный репродуктивный успех самок и у самцов отмечается в годы с наименьшей плотностью зверьков в поселении. Таким оказался 2004 г., когда пять размножавшихся особей (3 самки и 2 самца, 7% от общего числа всех размножавшихся зверьков, $n = 71$) дали 26% прибылых зверьков за все годы наблюдений ($n = 54$) (табл. 2). Кроме этого, все особи, у которых был отмечен максимальный репродуктивный успех, являются гибридами (за исключением 1 самки большого суслика – 14%), что убедительно доказывает фертильность гибридных особей обоих полов, вопреки бытующему мнению о стерильности гибридов *S. fulvus* и *S. major* (Громов, Ербаева, 1995). Однако данные по среднему числу сусят в выводках ($2,14 \pm 0,28$, $n = 28$) указывают на пониженный репродуктивный потенциал гибридных особей, так как этот показатель достоверно ниже такового для родительских видов: 7–14 у *S. major* (Титов, 2003), 4–14 у *S. fulvus* (Слудский и др.,

Таблица 3. Наблюдаемые (*H*) и ожидаемые (*O*) частоты спариваний в различных сочетаниях разнополовых особей (по данным наблюдений и микросателлитного анализа ДНК).

Пары скрещивания	Годы									
	2004		2005		2006		2007		2008	
	<i>H</i>	<i>O</i>								
♂ <i>S. major</i> × ♀ <i>S. major</i>	0	0	0	0	1	1,5	0	0	0	0
♂ <i>S. major</i> × ♀ <i>гибрид</i>	0	0	0	0	3	3,4	2	3	3	2,9
♂ <i>гибрид</i> × ♀ <i>гибрид</i>	3	2	11	8,9	8	7,2	7	6	9	7,9
♂ <i>гибрид</i> × ♀ <i>S. major</i>	0	1	1	2,2	3	2,9	0	0	1	2,2
♂ <i>S. fulvus</i> × ♀ <i>S. major</i>	1	0,3	0	0,4	0	0	0	0	0	0
♂ <i>S. fulvus</i> × ♀ <i>гибрид</i>	0	0,7	1	1,5	0	0	0	0	0	0

1969; Миронов, 1986). Несмотря на это, выживаемость гибридного потомства (44%, $n = 32$) оказалась не ниже ($\chi^2 = 0,55$; $p > 0,1$) выживаемости «чистых» детёнышей (29%, $n = 7$).

Для изучения направления межвидовых скрещиваний важным показателем является их ассортативность. Сопоставляя результаты наблюдений с ожидаемыми числами спариваний различных по видовой принадлежности особей, можно выявить их сексуальные предпочтения (табл. 3).

Полученные нами данные указывают на отсутствие каких-либо предпочтений. Сравнение ожидаемых и наблюдаемых частот спариваний разных по происхождению особей (2004–2008 гг.) не выявило достоверных различий ($\chi^2 = 0,27–3,51$, $df = 5$, $p > 0,622$).

Таким образом, репродуктивные отношения родительских видов и гибридов в контактном поселении большого и жёлтого сусликов являются панмиксичными и характеризуются отсутствием ассортативности скрещиваний особей, наличием многосамцовых спариваний самок и выраженной гетероспермностью выводков. Характер размножения и плодовитость зверьков определяется исключительно популяционными условиями, не имеет никаких конкурентных ограничений и отличается несбалансированным участием особей симпатрических видов и низким репродуктивным потенциалом.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке РФФИ (10-04-00369), гранта Президента (МК-183.2010.4) и в рамках реализации ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009-2013 гг. (госконтракт № П911).

Литература

- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 113-115, 129-131.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В. и др. 2002. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика. Т. 38. №7. С. 950-964.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В. и др. 2006. Поиск видоспецифических маркеров в Y-хромосоме и их использование при изучении гибридизации сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) // Генетика. Т. 42. № 4. С. 538-548.
- Мионов А.Д. 1986. Использование территории желтым сусликом в Заунгузских Каракумах // «Природные ресурсы пустынь и их освоение» // Тезисы докладов V Всесоюз. науч. конф. (Ашхабад. 14-16 октября 1986 г.) Ашхабад. С. 331-332.
- Слудский А.А., Варшавский С.Н., Исмаилов М.И. и др. 1969. Млекопитающие Казахстана. Грызуны (сурки и суслики). Алма-Ата: Наука. Т.1. Ч.1. С. 159-177.
- Титов С.В. 2003. Дисперсия молодых в поселениях большого и крапчатого сусликов // Экология. №4. С.289-295.
- Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин А.А. и др. 2007. Особенности динамики генетической структуры гибридных популяций млекопитающих (на примере р. *Spermophilus*) // Мат. междунар. конферен. «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики». М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 258-269.
- Schwagmeyer P.L., Parker G.A. 1990. Male mate choice as predicted by sperm competition in thirteen-lined ground squirrels // Nature. V. 348. № 6296. P. 62-64.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>А.В. Амбарян.</i> ВОЗМОЖНАЯ ВЗАИМОСВЯЗЬ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И ХАРАКТЕРИСТИК ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ ДИКОЖИВУЩИХ (<i>MUS SPICILEGUS</i>) И СИНАНТРОПНЫХ (<i>MUS MUSCULUS</i> И ДОМОВЫЕ МЫШИ ИЗ ЗАКАВКАЗЬЯ) ФОРМ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ	4
<i>Ж.А. Антипушина, А.С. Масальцев.</i> ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ВОЗРАСТА СУБФОССИЛЬНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ	10
<i>А.Л. Антонец, А. Варгас, С.В. Найдено.</i> МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПРОЯВЛЕНИЯ РАННЕЙ ВНУТРИВИДОВОЙ АГРЕССИИ	15
<i>Г.Н. Арсеньев, Р.Г. Кожедуб, Ю.В. Украинцева, В.Б. Дорохов, В.М. Ковальзон.</i> ОБУЧЕНИЕ И СОН: ВЛИЯНИЕ ДЕПРИВАЦИИ СНА НА ОБУЧЕНИЕ ЛАБОРАТОРНЫХ КРЫС В ВОДНОМ БАССЕЙНЕ МОРРИСА	21
<i>А.Н. Бабенко.</i> РЕЖИМ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОПЫТНЫМИ НИШИ АЦМАУТ (ПУСТЫНЯ НЕГЕВ, ИЗРАИЛЬ) В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ	27
<i>А.И. Баранова.</i> ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЗАПАДНОЙ ГРУППИРОВКИ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ ТАЙМЫРА: ПОЛИМОРФИЗМ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА мтДНК	35
<i>А.И. Бастраков.</i> СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	40
<i>А.А. Болотовский, Б.А. Лёвин.</i> ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМУЛ ГЛОТОЧНЫХ ЗУБОВ ПЛОТВЫ <i>RUTILUS RUTILUS</i> (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) И ЛЕЩА <i>ABRAMIS BRAMA</i> (CYPRINIDAE, CYPRINIFORMES) ПРИ РАЗВИТИИ В РАЗНЫХ РЕЖИМАХ СКОРОСТИ ОНТОГЕНЕЗА (ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМ ДАННЫМ)	45
<i>В.Б. Борисов, Ф.Н. Шкиль.</i> ВЛИЯНИЕ ГОРМОНА ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ НА РАННИЙ КРАНИОГЕНЕЗ БОЛЬШОГО АФРИКАНСКОГО УСАЧА <i>BARBUS INTERMEDIUS</i> (TELEOSTEI; CYPRINIDAE)	50
<i>О.А. Бухарева, Н.П. Шабанова.</i> БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ОСОБЕННОСТИ РОЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОБЩЕСТВЕННОЙ ПОЛЕВКИ В ГЛИНИСТОЙ ПОЛУПУСТЫНЕ ЗАВОЛЖЬЯ	59
<i>К.В. Визерова, А.А. Лукина.</i> ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ЛОШАДЕЙ РАЗНЫХ ПОРОД	65
<i>Э.А. Галоян, Е.Ю. Целлариус.</i> КОНКУРЕНЦИЯ ЗА СОЦИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ С САМЦАМИ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПРОСТРАНСТВА У САМОК СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ (<i>DAREVSKIA</i> , SAURIA)	70
<i>Д.В. Глухов, С.В. Найдено.</i> СВЯЗЬ ТЕРАТОСПЕРМИИ С ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ОСОБЕННОСТЯМИ У САМЦОВ ДОМАШНЕЙ КОШКИ (<i>Felis catus</i>)	76
<i>Е.Н. Горлова.</i> ПИТАНИЕ КОЛЬЧАТОЙ НЕРПЫ БЕРИНГОМОРЬЯ В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ)	80

<i>О.О. Григорьева, А.Г. Шестак.</i> ПОЛИМОРФИЗМ ХРОМОСОМНЫХ РАС ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ <i>SOREX ARANEUS</i> И КАВКАЗСКОЙ БУРОЗУБКИ <i>SOREX SATUNINI</i> (МАММАЛИА), ВЫЯВЛЯЕМЫЙ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ	85
<i>Е.В. Данжалова, Э. Ариунболд, С. Хадбаатар.</i> КРИТЕРИИ ДЕГРАДАЦИИ ПАСТИЩИЦЫХ ЭКОСИСТЕМ СТЕПЕЙ МОНГОЛИИ	91
<i>П.Ю. Дебугадзе.</i> К ИССЛЕДОВАНИЮ СИМБИОТИЧЕСКИХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ЗАЛИВА НЯЧАНГ (ЮЖНО-КИТАЙСКОЕ МОРЕ) ...	98
<i>Е.Ю. Демидова, О.В. Бурский.</i> ВЫЖИВАЕМОСТЬ ДРОЗДОВ, ГНЕЗДЯЩИХСЯ В ЕНИСЕЙСКОЙ СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ	102
<i>К.О. Ефремова, Е.Н. Лапина, И.А. Володин, Н.В. Солдатова.</i> СТРУКТУРНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЗВУКОВ ДЕТЕНЬШЕЙ ДЖЕЙРАНА (<i>GAZELLA SUBGUTTUROSA</i>) И ИЗМЕНЕНИЕ ИХ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ПО МЕРЕ ВЗРОСЛЕНИЯ	108
<i>А.А. Загоринский.</i> РАЗВЕДЕНИЕ БРАЖНИКА «МЕРТВАЯ ГОЛОВА» (<i>ACHERONTIA ATROPUS L.</i>) НА ИСКУССТВЕННОЙ ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ	114
<i>Е.Ю. Звычайная, В.Б. Ржавскова.</i> РАЗРАБОТКА НЕИНВАЗИВНЫХ МЕТОДОВ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ ОСОБЕЙ ИРБИСА (<i>UNCIA UNCIA</i>). МИКРОСАТЕЛЛИТНЫЙ АНАЛИЗ	119
<i>А.В. Зыкова.</i> ПИТАНИЕ РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ РОДА <i>DASCYLLUS</i> : РОЛЬ ПЛАНКТОННЫХ И СИМБИОТИЧЕСКИХ ОРГАНИЗМОВ	124
<i>М.В. Ибраев.</i> СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ АРХИТЕКТУРИКИ ОСТЕВЫХ ВОЛОС ЛОШАДИ ПРЖЕВАЛЬСКОГО (<i>EQUUS PRZHEWALSKII</i>) И ДОМАШНЕЙ ЛОШАДИ (<i>E. CABALLUS</i>) БАШКИРСКОЙ ПОРОДЫ	130
<i>Е.А. Иванов, С.В. Найденко.</i> ИСПОЛЬЗОВАНИЕ НЕИНВАЗИВНЫХ МЕТОДОВ ДЛЯ МОНИТОРИНГА ГОРМОНАЛЬНОГО СТАТУСА КРУПНЫХ КОШАЧЬИХ	137
<i>Д.П. Карабанов.</i> ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ПОДРАЗДЕЛЁННОСТЬ В ПОПУЛЯЦИИ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ <i>CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS</i> (NORDM., 1840) РЫБИНСКОГО ВОДОРАНИЛИЩА	141
<i>Е.А. Кириллова.</i> ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОЛОДИ КИЖУЧА <i>ONCORHYNCHUS KISUTCH</i> ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ ПО МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ И ОСОБЕННОСТЯМ ПИТАНИЯ В ПЕРИОД ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ ..	145
<i>Н.А. Кирихина.</i> ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И СТЕПЕНИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СХОДСТВА АБОРИГЕННЫХ И ИНВАЗИЙНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ ПУХЛОЩЕКОЙ ИГЛЫ-РЫБЫ <i>SYNGNATHUS NIGROLINEATUS</i> НА ОСНОВАНИИ ФРАГМЕНТА ЦИТОХРОМА Б МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК	152
<i>М.А. Ключникова, В.В. Вознесенская.</i> ВЛИЯНИЕ АНДРОСТЕНОНА НА СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС У ДОМОВОЙ МЫШИ	158
<i>М.П. Кораблев, П.Н. Кораблев, В.В. Рожнов.</i> РЕДКАЯ ОДОНТОЛОГИЧЕСКАЯ АНОМАЛИЯ У АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ <i>NEOVISON VISON</i>	165

<i>М.В. Кротокина.</i> СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ И КОРТИЗОЛА У ХОМЯЧКОВ РОДА <i>RHODOPUS</i> В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ РАЗМНОЖЕНИЯ ВИДОВ	169
<i>О.А. Крылович.</i> ЛАБОРАТОРИЯ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭТОЛОГИИ И БИОКОММУНИКАЦИИ ВЛИЯНИЕ ПРОМЫСЛА НА ПОПУЛЯЦИЮ КАЛАНОВ (<i>ENHYDRA LUTRIS</i>) 6000 ЛЕТ НАЗАД В ЛАГУНЕ КЛЭМ (О. АДАК, АЛЕУТСКИЕ ОСТРОВА) ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ	175
<i>Т.А. Кузнецова, М.В. Вечерский.</i> СИМБИОНТЫ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА ЗАЙЦА-РУСАКА	181
<i>К.О. Ларионов, О.А. Никонова.</i> ИЗУЧЕНИЕ ПИТАНИЯ ОБЩЕСТВЕННЫХ ПОЛЕВОК (<i>MICROTUS SOCIALIS</i>) МЕТОДОМ МИКРОГИСТОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА	187
<i>А.Н. Мальцев.</i> ОЦЕНКА ПЛОДОВИТОСТИ И КАЧЕСТВА СПЕРМЫ У ДОМОВЫХ МЫШЕЙ ИЗ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ В ЗАКАВКАЗЬЕ	194
<i>К.М. Меркулова.</i> РАЗВИТИЕ ЧЕРЕПА СИБИРСКОГО УГЛОЗУБА <i>SALAMANDRELLA KEYSERLINGII</i> (HYNOBIIDAE; URODELA) И МЕХАНИЗМЫ ЕГО РЕГУЛЯЦИИ	199
<i>Т.А. Миронова.</i> ОЦЕНКА ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ МОРФОТИПОВ КОРЕННЫХ ЗУБОВ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (<i>MICROTUS ARVALIS</i> S.L.)	205
<i>О.В. Немойкина.</i> ПОЛИМОРФИЗМ КОНТРОЛЬНОГО РЕГИОНА мтДНК ЛОСЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	211
<i>А.С. Опаев.</i> РОЛЬ СЛУЧАЙНЫХ ФАКТОРОВ В ЭВОЛЮЦИИ ПЕСНИ ПТИЦ (НА ПРИМЕРЕ КОМПЛЕКСА «ДРОЗДОВИДНАЯ КАМЫШЕВКА»)	215
<i>Е.В. Павлова, С.В. Найденко.</i> ВЗАИМОСВЯЗЬ СОЦИАЛЬНОГО СТАТУСА ОСОБИ, ПОВЕДЕНИЯ И АКТИВНОСТИ СИСТЕМЫ ГИПОТАЛАМУС-ГИПОФИЗ-НАДПОЧЕЧНИКИ У САМЦОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО КОТА (<i>PRIONAILURUS BENGALENSIS EUPTILURA</i>)	221
<i>С.В. Павлова, А.А. Распопова.</i> ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (<i>SOREX ARANEUS</i> L.)	227
<i>В.С. Пирюгин.</i> ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ СТАФИЛИНИД (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ..	233
<i>С.Л. Пищулина.</i> ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ О ГИБРИДИЗАЦИИ СОБОЛЯ И ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ НА СЕВЕРНОМ УРАЛЕ ПО ТРЕМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ	238
<i>О.В. Плюснина.</i> СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПИТАНИЯ РОТАНА <i>PERCCOTTUS GLENNI DUBOWSKI, 1877</i> (ODONTOBUTIDAE, PISCES)	244

<i>О.Б. Покровская, К.Е. Литвин, Б.Г. Покровский.</i> ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ С И О В СКОРЛУПЕ ЯИЦ БЕЛОЩЁКИХ КАЗАРК <i>BRANTA LEUCOPSIS</i> : НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ РЕСУРСОВ У ГНЕЗДЯЩИХСЯ ПТИЦ	248
<i>П.Г. Полежанкина.</i> МОНИТОРИНГ ЗИМНЕЙ ОРНИТОФАУНЫ ЗИЛАЙРСКОГО РАЙОНА РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН (2007–2010 гг.)	253
<i>В.Ю. Пономарева.</i> РЕОРЕАКЦИЯ СЕГОЛЕТОВ ЧЕРНОМОРСКОЙ КУМЖИ (<i>SALMO TRUTTA LABRAX</i> L.) И ЕЁ СВЯЗЬ С ЖИЗНЕННЫМИ СТРАТЕГИЯМИ	256
<i>С.Б. Розенфельд, Ю.В. Карагичева.</i> ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ САМОК БЕЛОЩЕКОЙ КАЗАРКИ (<i>BRANTA LEUCOPSIS</i>) В ПЕРИОД ИНКУБАЦИИ НА ЛАЙДОВЫХ ПРИМОРСКИХ ЛУГАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА	262
<i>Р.Б. Сандлерский.</i> ВАРЬИРОВАНИЕ ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК БИОГЕОЦЕНОЗОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СВОЙСТВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ	269
<i>Р.Б. Сандлерский.</i> КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ НА ОСНОВЕ ЗИМНИХ МАРШРУТНЫХ УЧЕТОВ, ДАННЫХ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ И ЦИФРОВОЙ МОДЕЛИ РЕЛЬЕФА	275
<i>Н.Ю. Сапункова.</i> УПРАВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНИЕМ ПТИЦ В УСЛОВИЯХ КОМПЛЕКСА ВЫСОКОВОЛЬТНОГО ОБОРУДОВАНИЯ, ПРОБЛЕМЫ ЗАЩИТЫ ОБЪЕКТОВ ЭЛЕКТРОЭНЕРГЕТИКИ ОТ ПТИЦ (НА ПРИМЕРЕ АЭС)	281
<i>Н.Ю. Сапункова.</i> ПРИМЕНЕНИЕ РАДИОУПРАВЛЯЕМЫХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	286
<i>М.-А.В. Свердлова.</i> ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНА ЦИТОХРОМА <i>b</i> мтДНК КАК МАРКЕРА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ЛОСОСЕВЫЕ (<i>SALMONIDAE</i>)	291
<i>Е.Э. Семенова.</i> ПИЩЕВАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ У КОЛЛЕМБОЛ СНИЖАЕТСЯ В ПРИСУТСТВИИ КОНКУРЕНТОВ	297
<i>И.И. Семенов.</i> НАСЕЛЕНИЕ И ИЗОТОПНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ДИПЛОПОД ТРОПИЧЕСКОГО МУССОННОГО ЛЕСА (НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК КАТ-ТЬЕН, ЮЖНЫЙ ВЬЕТНАМ)	301
<i>А.В. Сидоров.</i> МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ВИБРОЧУВСТВИТЕЛЬНОГО КОМПЛЕКСА В НОГАХ У ИМАГО РУЧЕЙНИКОВ (<i>INSECTA, TRICHOPTERA</i>)	308
<i>Н.В. Сидорчук, В.В. Рожнов.</i> ПРИМЕНЕНИЕ ФОТОЛОВУШЕК ПРИ ИЗУЧЕНИИ СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ ЕВРОПЕЙСКОГО БАРСУКА <i>MELES MELES</i> НА ПОСЕЛЕНИЯХ	313
<i>А.А. Соктин.</i> ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ	318
<i>П.А. Сорокин.</i> СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГРУППИРОВОК ДЖЕЙРАНА (<i>GAZELLA SUBGUTTUROSA SUBGUTTUROSA</i>) В УЗБЕКИСТАНЕ, ТУРКМЕНИИ И АЗЕРБАЙДЖАНЕ	322

Á.Á. *Nūnōdāa*. *Yáíē pōēb* ì áōáíēç ì íáçáóéí ì ðíááááíēb ó çóáàòúō -
Ēēōí íáðáçí úō (ODONTOCETI) 327

Á.Á. *Nūz, āa*. ì ìðóí ì íáðē×ánēēá ì ñíááííñōē ×áē pñòí íáí áí íáðáòá
òðáò òðí ì ìñí ì í úō ðáñ íáúēí íááí í íē áódíçóáēē *SOREX ARANEUS*
(MAMMALIA) áçí íá íē íòáēòá áðáēíá 333

N.Á. ðááíēēí, í.Á. ðíáíáíēēí. ðíēú íá ì àòíá á ē íòáēòēbōñ ì áøáí í íáí
òēíá íá báíáí úō ēōēúòðáò 337

í.í. ðíēñòáíēēí. ē áí ì ðíñó ēññēááíááíēb ì áóáíēç ì íá ááēááòáēú-
í íē áēòēáí íñōē ñáíáíáí í áēáóúáē ñóááēē òðá ì áòíá - óáðēá-
ðēē 343

ó.Á. ðóíáñúíí, í.Á. Úēíáííá. áēñòáíóēē ì áēáóñááíēáòēá ì ē íáúēí í-
ááí í úō áódíçóáíēē *SOREX ARANEUS* L. ēáē ēòíá ðáññáēáíēb íá ðáç-
í úō ×ánòbó í ííóēbōēí í íáí ì ðíñòðáíñóáá 349

ì.Á. Óøáēíáá, Á.Á. Ñòðíá, í. Þ. Óáíēðēñòíáá. ñòðóēòðá ì ìñáēáíēē óí-
ì bēíá á íēðáñó í ìñòbó íçáðá óáðá-óíēú, pēíá b óóáá 355

Á.Á. *Óááíñíá, í.É. Éáðáíáí*. áēēb íēá ēíð ì íáúò áíáááíē ñ áññíóēá-
òēáē ááēòáðēē ðíáá *ENTEROCOCCUS* ē *BACILLUS SUBTILIS* íá ðíñó
ì íēíáí bēá ēðíēēíá 360

Á.Á. ×ááááá, Á.É. *Áíðííááēz*, *N.Á. Íáēáíēēí*. ì ííí í íēēçáòēb ēñòí×íēēá
ēíðíá - íðááí íñúēēá áēb áíçíēēí íááíēb áíóòðēáúá íáēíáúò
áðáē ááòáí úøáē ááðáçēēñēíē ðúñē? 367

Á.Á. *Óáñðáē, í.í. Áðēáíðúáá*. ì íēē ì ìðóēç ì ìòíóí íáðēáēúí íáí ááíá
òēòíòðí ì b b íáēáñóē íáðáíáðēēē òðáò òðí ì ìñí ì í úō ðáñ íáúē-
í íááí í íē áódíçóáēē *SOREX ARANEUS* (MAMMALIA) 372

Á.Á. *Óíúðíá, N.Á. Óðòíá*. ì ñíááí í íñòē ðáíðíáóēòēē áíēúø íáí
(*SPERMOPHILUS MAJOR*) ē áēēòíáí (*S. FULVUS*) ñónēēēíá á áēáðēáí í í
ì íñáēáíēē 378

Ñíááðēáíēá 384

**ÁÉÓÒÁÉÛÍ ÚÁ ÌÐÍÁÉÁ Ì Ú ÝÉÍÉÍÁÈÈ È ÝÁÍÈ Þ ÕÈÈ
Á ÈÑÑÉÁÁÍÁÁÍÈΒ Ì ÍÈÍÁÚÓ Ó×ÁÍ ÚÓ**

Ì áòáðēáēú ēí íðáðáíòēē ì íēíáúò ñíððóáíēēíá
ē áñíēðáíðíá È ÍÝÝ ðáí 8-9 áíðáēý 2010 ā

Ì ñēáá: Ò-áí íáð-íúò ēçááíēē È ÌÉ. 2010. 388 ñ.

Í ðíá-áðáí á í í í «Ááēēáý-Íðēíð»

Ì ñēáá, óē. 5-ý Éáááēúíáý, 2á.

Ì íáíēñáíí á íá-áòú 18.04.2011. Óíðíàð 60x90/16. Íáúáí 24,25 í.ē.
Áóíááá í òñáóíáý. Áàðíēòðá òáē íñ. Òēðáæ 300 ýēç.