



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



СОДЕРЖАНИЕ

Том 85, номер 2, 2024

(воспроизводится в журнале “Current Contents”)

Функциональные признаки листьев и экологические стратегии важны для формирования растительных сообществ субальпийских болот и высокотравья <i>Д. М. Гулов, Т. Г. Елумеева, Н. И. Федоров, Т. В. Полошеев, Г. В. Клинк, О. А. Логвиненко, Т. М. Джатдоева, В. Г. Онипченко</i>	83
Доминанты в растительных сообществах: характер воздействия на биомассу определяет пороги воздействия на локальное видовое богатство <i>В. В. Акатов, Т. В. Акатова, Т. Г. Ескина, Н. М. Сазонец, С. Г. Чефранов</i>	95
Особенности модели фотосинтеза пихты сибирской как результат адаптации растения к условиям окружающей среды <i>С. И. Тарасов, Н. В. Герлинг</i>	109
Реакция перемещения гидроплазмы в колонии на продолжительный термошок и последующее восстановление при оптимальной температуре у <i>Dunalepa pumila</i> (L., 1758) <i>Н. Н. Марфенин, В. С. Дементьев, Е. В. Николаев</i>	124
Результативность жевания у мелких млекопитающих-фитофагов – функция размеров тела? <i>Е. И. Наумова, Т. Ю. Чистова, Г. К. Жарова</i>	137
Изменчивость биоэнергетических показателей у мышевидных грызунов различной экологической специализации <i>Е. А. Новиков, И. А. Васильев, П. А. Задубровский, И. В. Задубровская, Л. Л. Мацкало, Е. В. Новикова, Д. В. Петровский</i>	162

CONTENTS

Vol. 85, No. 2, 2024

(Indexed in “Current Contents”)

Leaf functional traits and ecological strategies are important for the formation of subalpine fens and tall-herb plant communities <i>D. M. Gulov, T. G. Elumeeva, N. I. Fedorov, T. V. Poloshevets, G. V. Klink, O. A. Logvinenko, T. M. Dzhatdoeva, V. G. Onipchenko</i>	83
Dominants in plant communities: The nature of impact on biomass determines the thresholds of impact on local species richness <i>V. V. Akatov, T. V. Akatova, T. G. Eskina, N. M. Sazonets, S. G. Chefranov</i>	95
Peculiarities of Siberian fir photosynthesis model as a result of plant adaptation to environmental conditions <i>S. I. Tarasov, N. V. Gerling</i>	109
Reaction of the movement of hydroplasma in the colony to a prolonged thermal shock and subsequent recovery at the optimal temperature in <i>Dynamena pumila</i> (L., 1758) <i>N. N. Marfenin, V. S. Demytyev, E. V. Nikolaev</i>	124
Is chewing efficiency in small herbivorous mammals a function of body size? <i>E. I. Naumova, T. Yu. Chistova, G. K. Zharova</i>	137
Variability of bioenergetic parameters in murid rodents of different ecological specialization <i>E. A. Novikov, I. A. Vasiliev, P. A. Zadubrovsky, I. V. Zadubrovskaya, L. L. Matskalo, E. V. Novikova, D. V. Petrovsky</i>	162

УДК 581.5:574

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ЛИСТЬЕВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ВАЖНЫ ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СУБАЛЬПИЙСКИХ БОЛОТ И ВЫСОКОТРАВЬЯ

© 2024 г. Д. М. Гулов^{1, 2, *}, Т. Г. Елумеева¹, Н. И. Федоров², Т. В. Полошевец¹, Г. В. Клинк³, О. А. Логвиненко⁴, Т. М. Джатдоева⁵, В. Г. Онипченко^{1, 4, 6, **}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские Горы, 1/12, Москва, 119991 Россия

²Институт биологии Уфимского научного центра РАН

Пр-кт Октября, 69, Уфа, Республика Башкортостан, 450054 Россия

³Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН

Большой Каретный пер., 19, стр. 1, Москва, 127051 Россия

⁴Карачаево-Черкесский государственный университет им. У.Д. Алиева

ул. Ленина, 29, Карачаевск, Карачаево-Черкесская Республика, 369202 Россия

⁵Северо-Кавказская государственная академия, Медицинский институт
ул. Космонавтов, 100, Черкесск, Карачаево-Черкесская Республика, 369015 Россия

⁶Тебердинский национальный парк

Бадукский пер., 1, Теберда, Карачаево-Черкесская Республика, 369210 Россия

*E-mail: davut.gulov.96@mail.ru

**E-mail: vonipchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.2023 г.

После доработки 17.09.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Функциональные признаки растений важны для формирования состава растительных сообществ и доминирования в них. Сравнение средних значений признаков у организмов внутри сообщества с таковым для случайных выборок местной биоты позволяет оценить значимость признака для формирования состава сообществ. Сравнение средних и среднезвешенных значений признаков позволяет оценить их роль для доминирования в том или ином сообществе. Мы исследовали функциональные признаки листьев (площадь, масса, удельная листовая поверхность — SLA, содержание сухого вещества — LDMC), а также вклад компонентов CSR (конкуренты — стресс-толеранты — рудералы) стратегий для двух субальпийских сообществ в Тебердинском национальном парке (Северо-Западный Кавказ, Россия). Многие функциональные признаки листьев и стратегии растений значимо различаются на болотах и в высококотравье от таковых для случайного набора видов из местной высокогорной флоры. Виды, входящие в состав высококотравных сообществ, имеют большие размеры (площадь и массу) листьев, большую SLA и меньшее LDMC, а также больший вклад С и меньший S и R стратегий. Доминанты этого сообщества отличаются от других видов еще большими размерами листьев, меньшей SLA, большим LDMC, большим вкладом С и меньшим R стратегий. Растения субальпийских болот, по сравнению со случайным набором видов, имеют меньшие размеры листьев, меньшую SLA и большее LDMC, больший вклад стресс-толерантности (S) и меньший вклад С и R стратегий. Доминанты субальпийского болота, по сравнению с другими видами, имели еще более низкую SLA и высокое LDMC, больший вклад S и меньший R стратегий. Таким образом, в сходных климатических условиях в понижениях мезорельефа, но при различных гидрологических условиях в субальпийском поясе гор развиваются контрастные по функциональной структуре растительные сообщества. Это подчеркивает важную роль условий увлажнения в формировании пространственной мозаики высокогорных сообществ.

DOI: 10.31857/S0044459624020015, EDN: vvxihh

Выявление механизмов формирования состава и структуры сообществ различных организмов представляет собой наиболее актуальную задачу современной экологии. Существует несколько различных методологических подходов к ее решению, среди которых анализ функциональных признаков получил наибольшее развитие в последнее время (см., напр., Lachaise et al., 2021; Sporbert et al., 2021). Этот анализ позволяет выявить, с одной стороны, насколько рассматриваемый признак важен для вхождения в состав сообщества, а с другой — насколько он способствует доминированию видов в сообществе. При этом направления изменений признаков у доминирующих и недоминирующих видов могут быть сходными, а могут быть противоположными в связи с асимметричной конкуренцией и изменением среды доминантами (Arnillas et al., 2021). Причиной разнонаправленности этих изменений может быть также разная роль внешних факторов: доминирующие виды больше взаимодействуют с абиотической средой, а недоминирующие — со средой, измененной доминантами.

Среди функциональных (к ним относятся признаки, влияющие на приспособленность (Garnier et al., 2016), хотя Собрал (Sobral, 2021) считает необходимым рассматривать все признаки как функциональные) признаки листьев имеют особо важное значение, поскольку они во многом связаны как с фотосинтезом, так и с водным режимом растений, и могут рассматриваться как ключевые признаки для количественной оценки стратегий растений по системе Грайма (Grime, 2001; Pierce et al., 2017). Среди признаков листьев наиболее часто используют размерные характеристики (площадь и масса), удельную листовую поверхность (SLA — specific leaf area, площадь единицы массы листа), содержание сухого вещества в водонасыщенном состоянии (LDMC — leaf dry matter content), содержание элементов минерального питания. Эти признаки связаны со скоростью роста растений, интенсивностью фотосинтеза и эффективностью использования азота и других элементов листьями (Onoda et al., 2017; Jardine et al., 2020; Bucher et al., 2021; Rada et al., 2021). Выбор таких признаков основан на их высокой экологической пластичности, ведущей роли для фотосинтеза и ростовой конкурентоспособности растений, а также на их использовании для количественной оценки экологических стратегий видов (Pierce et al., 2017). Параметры листьев и индекс листовой поверхности (суммарная площадь листьев на единицу поверхности почвы) используются как хорошие индикаторы интегральных CSR (конкуренты — стресс-толеранты — рудералы) стратегий на больших площадях растительного покрова, так

как эти признаки хорошо диагностируются по аэроснимкам (Kattenborn et al., 2017).

Размеры листьев варьируют более чем на 5 порядков и связаны с климатическими условиями регионов: крупнолистные виды доминируют во влажных, жарких, солнечных условиях, а мелколистные виды типичны для сухих, жарких и солнечных условий, а также для высоких широт и высокогорий (Wright et al., 2017). Размерные характеристики листьев — очень чувствительный признак растений, быстро меняющийся при изменении различных условий внешней среды. Например, в тундровых сообществах при экспериментальном увеличении мощности снежного покрова увеличивались размеры листьев *Bistorta vivipara* и *Luzula arcuata* (Semenchuk et al., 2015). Для лесных сообществ в целом показано, что высокая SLA коррелировала с быстрой скоростью роста и низким конкурентным воздействием на соседние деревья (Kunstler et al., 2016).

Большинство исследований функциональных признаков листьев связывает их изменчивость с **градиентами внешней среды** — климатическими и почвенными. Например, сравнительное изучение лесов Китая и Северной Америки показало, что средневзвешенный размер листьев хорошо коррелирует с климатическими факторами и первичной продукцией экосистем, независимо от жизненной формы растений (Li et al., 2020). В лесах Андо-Амазонского высотного градиента с абсолютной высотой увеличивается плотность листьев, возрастает содержание в листьях воды, неструктурных углеводов и полифенолов. Содержание элементов минерального питания и пигментов фотосинтеза имело незначительный высотный тренд, или тренд отсутствовал (Asner et al., 2017). Обобщение влияния абсолютной высоты на индивидуальные и средневзвешенные функциональные признаки листьев проведено в ряде исследований (Bello et al., 2013; Kichenin et al., 2013). Отмечено, что внутри- и межвидовое варьирование признаков по одному градиенту может происходить в разных направлениях (Onipchenko et al., 2020), для индивидуальных видов площадь и SLA обычно уменьшались с увеличением абсолютной высоты, а содержание сухого вещества увеличивалось. Невзвешенные средние показатели площади листа и SLA в горах Новой Зеландии уменьшались с высотой, содержание сухого вещества увеличивалось. Взвешенные средние показали другие результаты: площадь листьев уменьшалась с высотой, а содержание сухого вещества и SLA от высоты не зависели (Kichenin et al., 2013). Сравнительное изучение чувствительности различных функциональных признаков к изменению

экологических факторов показало, что содержание сухого вещества лучше индицирует богатство почвы, а SLA — световой режим (для деревьев) (Hodgson et al., 2011).

В ряде исследований показана **связь участия (доминирования) видов в сообществах с их функциональными признаками**. Для сообществ на бедных почвах в Канаде была отмечена отрицательная связь между участием видов в их сложении и размерами растений и их листьев (Reader, 1998). На сухих лугах Германии LDMC было положительно связано со встречаемостью видов, что показывало адаптивность стресс-толерантной стратегии в этих условиях (Bergholz et al., 2021). Анализ встречаемости признаков в сообществах в сравнении со случайной моделью выявил многочисленные случаи значимого влияния сообщества на дивергенцию признаков (расхождение предположительно за счет действия биотических факторов), реже наблюдалась конвергенция (сходство признаков за счет средового отбора) (Gotzenberger et al., 2012). При этом наибольшая дивергенция внутри сообщества отмечена для SLA и площади листьев.

Высокогорные растительные сообщества представляют удобные объекты для изучения роли функциональных признаков в их формировании. Они очень контрастны по многим признакам в связи с резкой неоднородностью мезорельефа (Körner, 2003; Onipchenko, 2004). Однако функциональный состав высокогорных сообществ с оценкой роли отдельных признаков относительно мало исследован (Elumeeva et al., 2015; Онипченко и др., 2022; Wu et al., 2023). Выпадение видов из состава альпийских сообществ при изменении условий среды происходит в зависимости от функциональных признаков этих видов. Усиление только засухи ведет к выпадению видов с низким содержанием сухого вещества в листе, усиление засухи и повышение температуры — к выпадению видов с высокой обводненностью и высокой SLA, поступление азота — к выпадению видов с низкой SLA (Losapio, Schöb, 2017). На альпийских лугах Тибета была исследована связь функциональных признаков растений с их участием в составе этих лугов, здесь доминирующие виды на участках с выпасом имели более низкую SLA и более крупные семена (Niu et al., 2016).

В высокогорьях Кавказа ранее нами были исследованы функциональные признаки и стратегии растений альпийских сообществ (Онипченко и др., 2022), отмечено преобладание видов со стресс-толерантной (S) стратегией. В то же время для многих растений субальпийских сообществ показана большая роль конкурентной (виолентной, C) стратегии (Дудова и др., 2019). Но на уровне сообществ

субальпийского пояса роль отдельных признаков и стратегий не была исследована. Детальное изучение состава надземной биомассы сообществ субальпийского высокоотравья и субальпийских болот (Гулов и др., 2022, 2023) позволило нам выполнить настоящее исследование, призванное решить три задачи:

- 1) оценить роль функциональных признаков листьев в формировании состава субальпийских растительных сообществ двух типов — высокоотравья и болот;
- 2) оценить роль функциональных признаков листьев для доминирования растений в этих сообществах;
- 3) изучить количественный вклад CSR стратегий в состав и доминирование растений в этих сообществах.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Субальпийский пояс в горах Северо-Западного Кавказа отличается от альпийского преобладанием в отрицательных элементах мезорельефа наиболее продуктивных высокоотравных сообществ (Onipchenko, 2002; Гулов и др., 2022), в то время как в альпийском поясе аналогичные местообитания занимают низкопродуктивные альпийские ковры. Обычно границы между этими поясами в районе исследований проходят на абсолютных высотах 2500—2600 м над ур.м. Субальпийские сообщества отдельными участками заходят глубоко в лесной пояс до высот около 1500 м. По западинам и днищам долин в местах выхода грунтовых вод и обильного увлажнения в субальпийском поясе развиваются также сообщества низинных болот, которые резко отличаются по составу, структуре и продукции от высокоотравья (рис. 1). В настоящей работе мы исследовали и сравнили эти сообщества по функциональным признакам листьев и стратегиям образующих их растений.

Сообщества субальпийского высокоотравья в нашем случае представлены двумя ассоциациями: *Anthriscio sylvestris* — *Rumicetum alpini* (вторичное высокоотравье в местах заброшенных стоянок скота) и *Cephalario giganteae* — *Ligusticetum alani* (условно первичные флористически богатые сообщества). Обе ассоциации относят к союзу субальпийских лугов *Rumicion alpini* порядка *Rumicetalia alpini* класса *Mulgedio-Aconitetea* (синтаксономия по: Onipchenko, 2002; Michl et al., 2010), описанному из Альп. Здесь доминируют виды разнотравья: *Angelica tatianae*, *Ligusticum alatum*, *Cephalaria gigantea*, *Rumex alpinus*, *Heracleum asper*, а также злак *Milium effusum* (номенклатура здесь и далее по: Онипченко, Зернов,



Рис. 1. Субальпийские болота (СБ) и высокотравье (СВ) занимают сходные формы мезорельефа по нижним частям склонов и днищам долин в субальпийском поясе. На фото — участки сообществ в ущелье Малая Хатипара, абсолютная высота 2540 м.

2022). Детально состав надземной биомассы этих сообществ описан ранее (Гулов и др., 2022).

Субальпийские болота принадлежат ассоциации *Swertio ibericae* — *Caricetum nigrae* (Onipchenko, 2002) класса эвтрофных болот *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R. Tx. 1937, порядку *Caricetalia fuscae* Koch 1926 em. Br.-Bl. 1949. Их диагностическая комбинация видов включает *Potentilla erecta*, *Swertia iberica*, *Dactylorhiza euxina*, *Campyllum stellatum*, *Pinguicula vulgaris*. Доминирующим видом этих болот выступает *Carex nigra* aggr., имеющий на Кавказе много синонимов (*C. dacica* Neuff., *C. transcaucasica* Egorova и др.). Детально состав надземной биомассы этих сообществ описан в работе Д.М. Гулова и соавт. (2023). Участки высокотравных и болотных сообществ могут непосредственно примыкать друг к другу, сообщества обоих типов развиваются в сходных климатических условиях, но кардинально отличаются по обводненности почвы и другим почвенным свойствам, связанным с водным режимом. Субальпийские болота развиваются на маломощных (обычно 0.5—1 м) торфах с содержанием органического вещества в верхних горизонтах свыше 70%, а содержание К, Са, Mg, N на сухую массу почвы здесь существенно выше, чем в почвах под высокотравьем (Волков, 1999).

Как высокотравье, так и субальпийские болота отличаются относительно высокой подземной продукцией и интенсивным биологическим круговоротом, показателем которого может быть высокая скорость разложения растительных остатков в почве (Онипченко и др., 2021).

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Работа включала три типа данных: 1) видовой состав надземной биомассы; 2) функциональные признаки листьев отдельных видов растений, образующих высокотравье и субальпийские болота; 3) показатели видовых вкладов CSR стратегий. На базе этих данных рассчитывали средние, средне-взвешенные и средние случайные величины признаков и стратегий, сравнение которых явилось основной целью исследования.

Видовой состав и надземная биомасса была определена на 100 площадках 25 × 25 см после разбора укосов по видам, высушивания (обычно не менее 36 ч при 80 °С, крупные фракции — дольше) и взвешивания. Площадки были заложены в 4 ущельях на 6 трансектах в случайном порядке внутри визуального контура сообщества. Детально методика и данные по биомассе представлены в предшествующих публикациях (Гулов и др., 2022, 2023).

Функциональные признаки листьев определяли по стандартным рекомендациям (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Развитые неповрежденные листья (10—15 штук с разных растений) взвешивали после насыщения водой (без черешков), затем сканировали для определения площади и высушивали (не менее 6 ч при 80 °С). На основании данных по массе и площади листьев рассчитывали SLA — удельную листовую поверхность (площадь, деленная на сухую массу) и LDMC — содержание сухого вещества (доля массы сухого листа от водонасыщенного). Детально методика измерений изложена в предшествующих публикациях (Шидаков, Онипченко, 2007; Дудова и др., 2019).

Количественное определение вклада CSR стратегий проведено по методике Пирса с соавт. (Pierce et al., 2017) на основе данных по массе водонасыщенного и сухого листа и его площади. Виды конкурентной стратегии имеют большую площадь листьев, рудеральной — высокое содержание воды в живых листьях и, соответственно, низкое содержание сухого органического вещества, стресс-толеранты — мелкие листья с низким содержанием воды. Для расчетов использован калькулятор стратегий StrateFy (Pierce et al., 2017).

Для каждого признака листьев и показателя стратегий рассчитывали средние по 100 площадкам показатели и средневзвешенные показатели с учетом участия (“веса”) отдельных видов, в качестве меры последнего выступала надземная биомасса. Затем вычисляли среднее значение признаков для случайных выборок видов из базы данных по высокогорной флоре Тебердинского национального парка, включающей 443 вида. В этот пул вошли все виды, отмеченные на пробных площадях 8 сообществ альпийского и субальпийского поясов, а также все виды, отмеченные в 5 описаниях и более в базе данных высокогорной растительности Тебердинского национального парка (Onipchenko, 2002), т.е. около 90% реальных видов, образующих высокогорные сообщества, включая немногочисленные виды древесных растений верхней границы леса. Для каждой площадки средняя случайная выборка определялась отдельно для того же числа видов сосудистых растений, которое было отмечено при разборе укосов надземной биомассы с этой площадки.

В связи с тем, что распределение изучаемых признаков часто отличалось от нормального, для сравнения средних и случайных средних значений, а также средних и средневзвешенных значений использовали непараметрический критерий Вилкоксона для сопряженных пар (Wilcoxon Matched Pairs Test) (Благовещенский и др., 1987).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерные признаки листьев (площадь, сухая и водонасыщенная масса) растений **высокотравных сообществ** превышают таковые для случайной выборки высокогорных растений в 2.5—4 раза (рис. 2). С другой стороны, средние и средневзвешенные значения размерных признаков значимо не различаются, что говорит об их небольшом значении для доминирования в этом сообществе.

Средняя удельная листовая поверхность растений высокоотравья значимо выше случайной и средневзвешенной (рис. 3). Напротив, содержание сухого вещества показывает противоположную

зависимость, средние значения ниже случайных и средневзвешенных. Таким образом, растения, образующие высокотравные сообщества, имеют менее плотные и более мягкие листья, по сравнению со случайной выборкой, однако эти признаки работают в противоположную сторону для доминирующих видов, здесь величины SLA и LDMC не отличаются от случайных.

Растения субальпийского высокоотравья имеют больший вклад С (конкурентной) стратегии и меньший — S (стресс-толерантной) и R (рудеральной) стратегий, по сравнению со случайными выборками из растений высокогорий (рис. 4). При этом доминирующие виды растений имеют еще более выраженное преобладание С стратегии и меньший вклад R стратегии по сравнению с другими видами этого сообщества.

Другая картина наблюдается на **субальпийских болотах** (рис. 2—4). Здесь средние и средневзвешенные размерные характеристики значимо не различаются, но они в 5—10 раз ниже случайных величин. Таким образом, в состав болот подбираются относительно мелколистными растениями, но размеры листьев не существенны для доминирования в этом сообществе.

SLA значимо снижается, а LDMC повышается в ряду “случайная выборка — среднее значение — средневзвешенное значение” (рис. 3). Таким образом, растения, произрастающие на болотах, имеют более жесткие листья с большим содержанием сухого вещества по сравнению с другими высокогорными растениями, эта зависимость еще сильнее проявляется у доминантов в сравнении с другими видами.

Растения субальпийских болот характеризуются в целом менее выраженными С и R стратегиями и более выраженной S стратегией (рис. 4), при этом у доминирующих видов еще более возрастает вклад S стратегии и снижается вклад R стратегии. Средневзвешенные оценки стратегий по площадкам показывают меньший разброс, чем стратегии отдельных видов (рис. 5). Треугольные схемы Грайма также четко показывают смещение средневзвешенных значений стратегий на болотах к S углу, а площадок высокоотравья — к С углу (рис. 5б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами впервые получены данные по функциональным признакам листьев и стратегиям растений на уровне сообществ субальпийского пояса Северо-Западного Кавказа. Наши результаты во многом оказались контринтуитивными, поскольку для сообществ двух типов, развивающихся бок о бок в сходных климатических условиях (рис. 1),

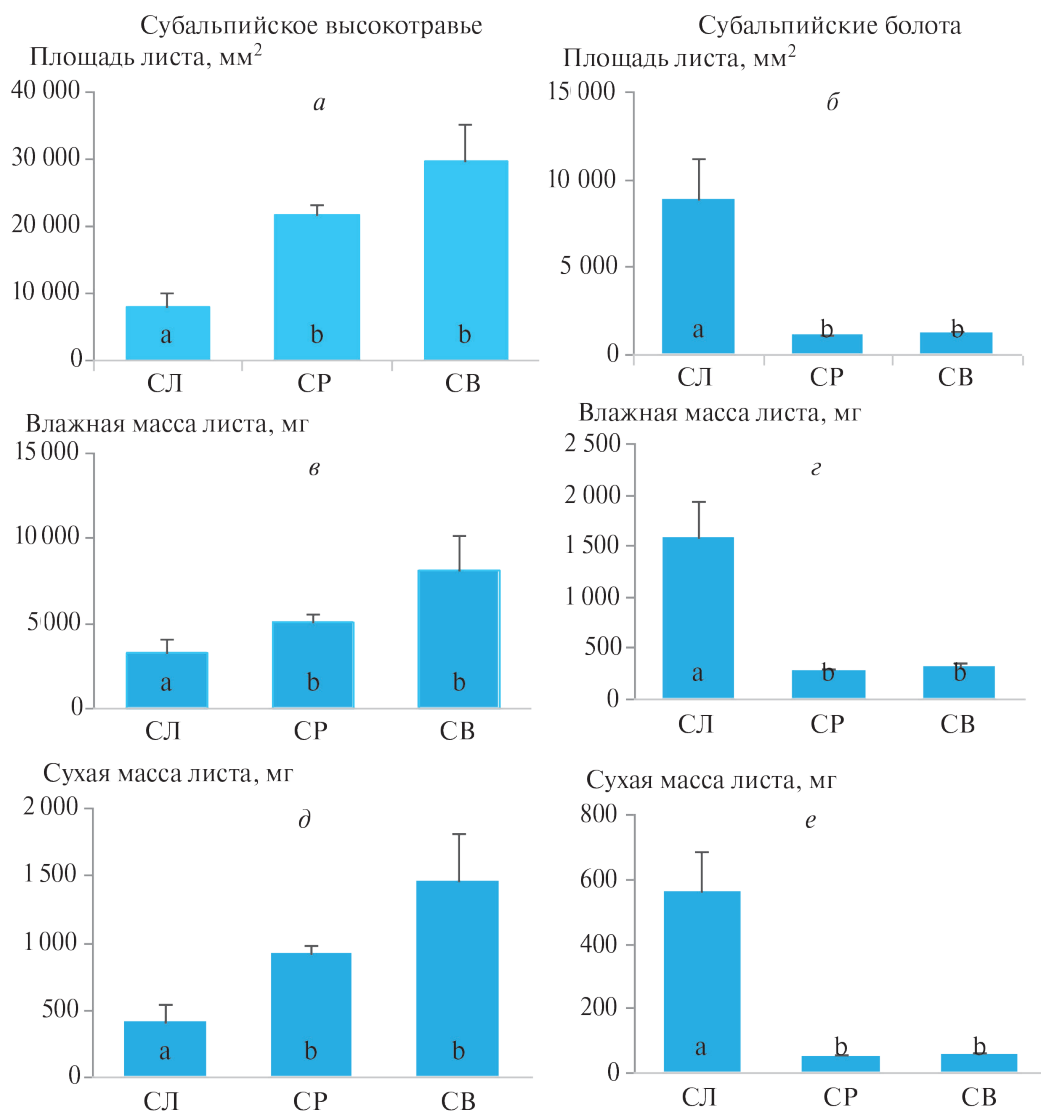


Рис. 2. Размерные признаки (*a, б* — площадь; *в, з* — влажная масса; *д, е* — сухая масса) листа растений субальпийского высокоотравья (*a, в, д*) и субальпийских болот (*б, з, е*). СЛ — случайная выборка из высокогорной флоры, СР — среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ — средневзвешенное по видам с учетом надземной массы растений, $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего. Значимость различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар отмечена буквами — непересекающиеся буквы показывают отличия на уровне значимости $p < 0.05$.

отмечены контрастные сочетания признаков. Если для растений высокоотравья характерны крупные листья, высокий вклад конкурентной и относительно низкой — стресс-толерантной стратегии, то для болотных растений — обратное сочетание признаков (мелкие листья, низкая SLA, высокое содержание сухого вещества в листе, низкий вклад конкурентной и рудеральной стратегий и высокий — стресс-толерантной). Наиболее важное экологическое различие между сообществами — содержание воды в почве. Если почвы под высокоотравьем хорошо дренированы, то болотные почвы (торфа) насыщены водой из постоянных водных потоков

(родников, ручьев). Эти почвы имеют существенные различия по многим свойствам, при этом по формальным показателям болотные почвы содержат больше элементов минерального питания, т.е. должны рассматриваться как более плодородные (Волков, 1999). Однако по крайней мере надземная продукция высокоотравных сообществ в 2.5—3 раза выше, чем субальпийских болот (Гулов и др., 2022, 2023). Наши результаты также не соответствуют многочисленным наблюдениям изменения функциональных признаков по градиентам среды — обычно при увеличении увлажнения возрастают размеры листьев и/или удельная листовая поверхность

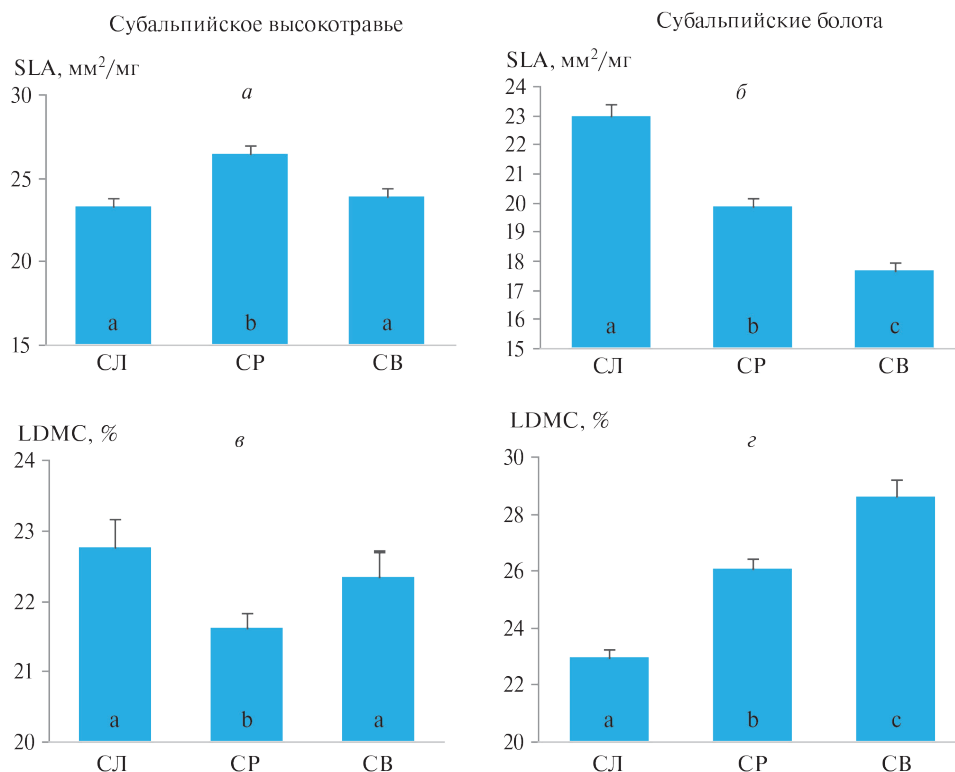


Рис. 3. Удельная листовая поверхность (SLA; *a, б*) и содержание сухого вещества в листе (LDMC; *в, г*) листа растений субальпийского высокоотравья (*a, в*) и субальпийских болот (*б, г*). СЛ — случайная выборка из высокогорной флоры, СР — среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ — средневзвешенное по видам с учетом надземной массы растений, $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего. Значимость различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар отмечена буквами — непересекающиеся буквы показывают отличия на уровне значимости $p < 0.05$.

и снижается содержание сухого вещества в листе (Zirbel et al., 2017; Wright et al., 2017; Yang et al., 2019). Однако насыщенные водой почвы болот в связи со спецификой экологических условий не могут рассматриваться в одном ряду увеличения влажности с другими наземными экосистемами (Moog et al., 2017). Эти условия характеризуются высоким стрессом, частично аналогичным недостатку влаги, что ведет к преобладанию стресс-толерантной стратегии доминирующих видов растений. Наши данные полностью подтверждают эти закономерности.

Причины различий функциональных признаков и стратегий растений изучаемых сообществ могут лежать в доступности элементов минерального питания (ЭМП) в почве. Большинство растений высокоотравных сообществ может получать ЭМП в условиях хорошего дренажа от грибов арбускулярной микоризы (Нозадзе, 1968). В водонасыщенных грунтах субальпийских болот, которые чаще имеют и более низкую температуру, развитие арбускулярных микориз незначительно (Deerika, Kothamasi, 2015), а эрикоидные микоризы также мало представлены в связи с крайне малым участием вересковых кустарничков в составе субальпийских болот.

Осоки, доминирующие на болотах, также обычно безмикоризны в почвах с высоким содержанием воды (Miller et al., 1999; Веселкин и др., 2014).

Наши результаты показывают как различную роль функциональных признаков листьев в формировании состава субальпийских сообществ, так и разные направления изменений признаков для видов, входящих в состав сообщества, и для видов, доминирующих в нем. Можно выделить три типа таких изменений:

1) однонаправленные изменения: средневзвешенные значения функциональных признаков доминирующих видов отличаются от его средних в ту же сторону, что и средние от случайных, т.е. для доминирования важно еще большее отклонение от случайного, чем просто для участия в составе сообществ. Сюда относятся размерные характеристики листьев растений высокоотравья (площадь, влажная и сухая масса) и вклад С стратегии. В этом случае мы имеем ряд значимых различий: случайное < среднее < средневзвешенное. Для субальпийских болот такая же закономерность характерна для содержания сухого вещества и вклада S стратегии (случайное < среднее < средневзвешенное), а также

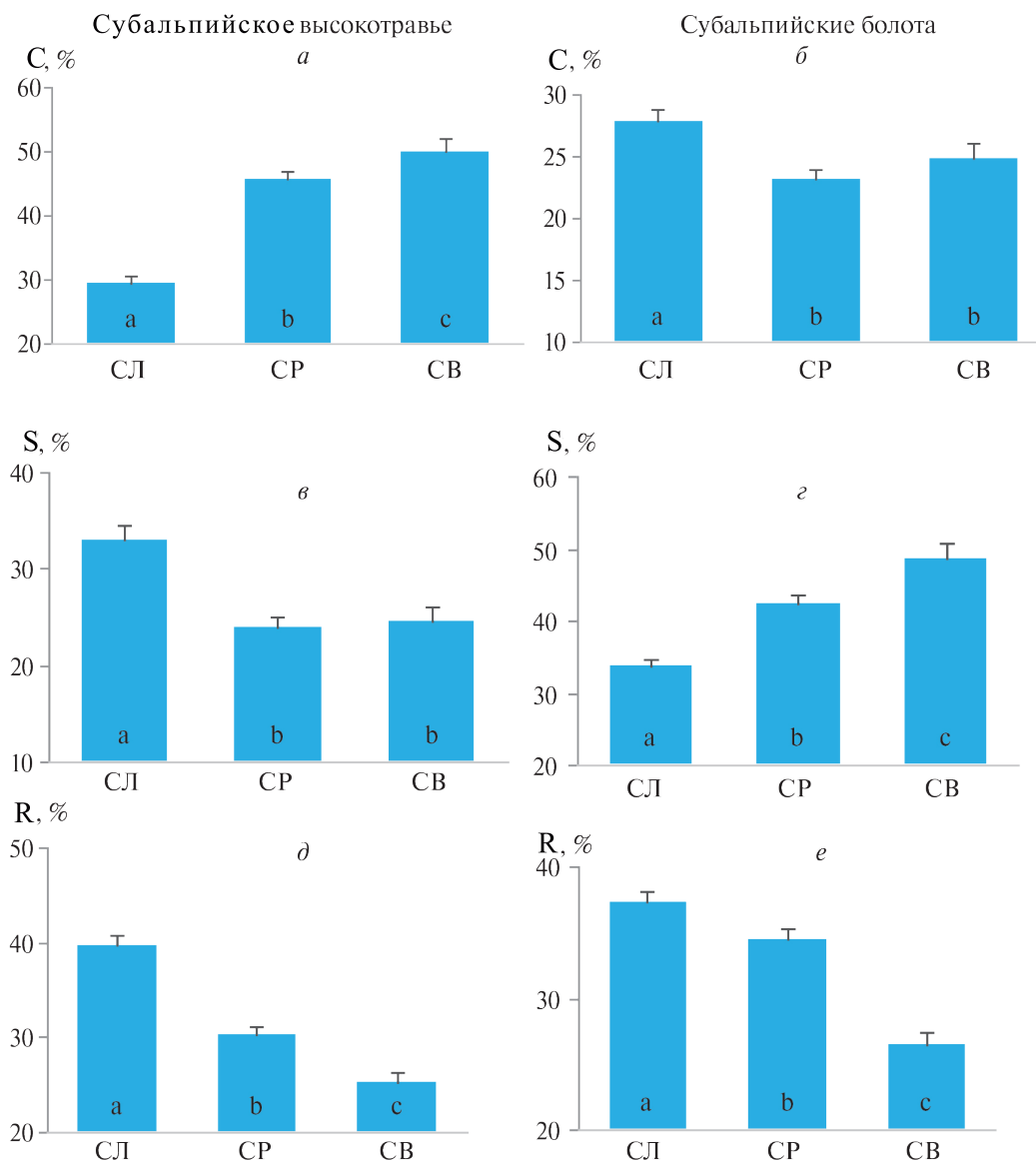


Рис. 4. Вклады CSR стратегий Грейма (*a, б* — конкурентности (C); *в, г* — стресс-толерантности (S); *д, е* — рудеральности (R)) для растений субальпийского высокоотравья (*a, в, д*) и субальпийских болот (*б, г, е*). СЛ — случайная выборка из высокогорной флоры, СР — среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ — средневзвешенное по видам с учетом надземной массы растений, $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего. Значимость различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар отмечена буквами — непересекающиеся буквы показывают отличия на уровне значимости $p < 0.05$.

для SLA болотных растений и R стратегии растений высокоотравья и болот (но здесь случайное > среднее > средневзвешенное);

2) признак важен для формирования состава сообщества, но не важен для доминирования в нем. В этом случае средние и средневзвешенные величины значимо не отличаются, но обе величины отличаются от случайных. Сюда относятся размерные характеристики листьев и вклада C стратегии болотных растений (случайное > среднее \approx средневзвешенное) и вклада S стратегии у растений высокоотравья;

3) наиболее интересен третий вариант — разнонаправленное изменение средних и средневзвешенных величин. Он отмечен в двух связанных случаях у растений высокоотравья, здесь случайные величины не отличаются от средневзвешенных, а средние величины значимо больше (SLA) или меньше (LDMC) их. Предполагается, что в этом случае отбор признаков по-разному действует на вхождение видов в состав сообщества и на доминирование в нем.

Последний вариант изменения признаков ранее также отмечался в литературе. Например, для горных лугов в Аргентине показано, что присутствие

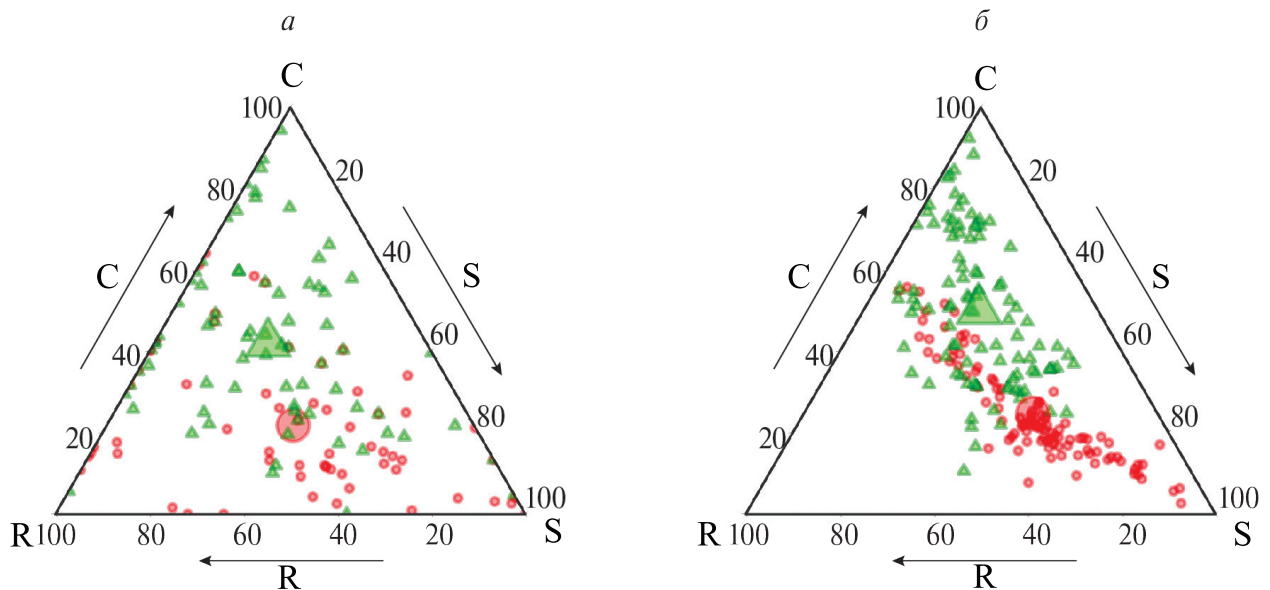


Рис. 5. Ординация видов (а) и средневзвешенных значений по площадкам (б) стратегий в треугольнике Грайма. Красными кружками показаны растения и площадки субальпийских болот, зелеными треугольниками — растения и площадки высокогорья. Крупными фигурами показаны средние (центрированные) значения вклада CSR стратегий.

вида и его высокое участие в составе сообществ не всегда связаны с одними и теми же признаками (Cingolani et al., 2007).

Сравнивая полученные величины функциональных признаков листьев растений изучаемых сообществ с таковыми для других горных систем, можно отметить, что средняя площадь листа растений высокогорья (21 600 мм²) существенно выше, чем средняя площадь листа видов разнотравья в Альпах (90 мм²; Körner et al., 1989), альпийских сообществ в Тибете (240 мм²; Elumeeva et al., 2015) и южноамериканского парамо (2670 мм²; Cruz, Lasso, 2021). Средние данные для субальпийских болот (1081 мм²) также превосходят приведенные значения для Альп и Тибета, но уступают таковым для парамо. Средняя удельная листовая поверхность (SLA) у растений высокогорья существенно выше, чем у болотных растений, а у последних близка к средней SLA высокогорных растений Альп (18.9 мм²·мг⁻¹; Körner et al., 1989). Это подтверждает наш вывод о формировании высокогорных сообществ преимущественно растениями с крупными и мягкими листьями.

Сравнивая роль функциональных признаков листьев в формировании изучаемых сообществ с таковой для альпийских сообществ, можно отметить, что по размерным характеристикам листа болотные сообщества близки к альпийским пустошам и пестрокустовым лугам (Онипченко и др., 2022). Высокогорье и его доминанты образованы более крупнолиственными видами растений, чем модельные сообщества из случайных выборок, что делает высокогорье сходным с наиболее продуктивными

сообществами альпийского пояса — гераниево-копеечниковыми лугами (Онипченко и др., 2022).

В целом высокогорные растения характеризуются преобладанием S (стресс-толерантной, или пациентной) стратегии (Grime, 2001). Это количественно подтвердилось для всех альпийских сообществ Тебердинского заповедника (Онипченко и др., 2020). Изучаемое субальпийское высокогорье принципиально отличается высоким вкладом C (конкурентной, или виолентной) стратегии, причем выраженность этой стратегии возрастает у доминантов (средние случайные < средние < средневзвешенные величины). Видимо, мы впервые показали возможность преобладания C стратегии в субальпийских фитоценозах. На субальпийских болотах, напротив, выраженность S стратегии важна как для формирования состава этих сообществ, так и для доминирования в них. В этом смысле субальпийские болота являются более типичными представителями высокогорных сообществ, стресс в которых связан с переувлажненностью почвы и, возможно, ее низкими температурами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы показали, что многие функциональные признаки листьев и стратегии растений в двух исследованных субальпийских сообществах — болотах и высокогорье — значительно отличаются от таковых для случайного набора видов из местной высокогорной флоры. Виды, входящие в состав высокогорных сообществ, имеют большие размеры (площадь

и массу) листьев, большую SLA и меньшее LDMC, а также больший вклад C и меньший S и R стратегий. Доминанты этого сообщества отличаются от других видов еще большими размерами листьев, меньшей SLA, большим LDMC и большим вкладом C и меньшим R стратегий.

Растения субальпийских болот, по сравнению со случайным набором видов, имеют меньшие размеры листьев, меньшую SLA и большее LDMC, больший вклад стресс-толерантности (S) и меньший C и R стратегий. Доминанты субальпийского болота, по сравнению с другими видами, имели еще более низкую SLA и высокое LDMC, больший вклад S и меньший R стратегий.

Таким образом, в сходных климатических условиях в понижениях мезорельефа, но при различных гидрологических условиях в субальпийском поясе гор развиваются контрастные по функциональной структуре растительные сообщества. Это подчеркивает важную роль условий увлажнения в формировании пространственной мозаики высокогорных сообществ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00038П).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.П. Короблёву за ценные замечания к тексту работы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Благовещенский Ю.Н., Самсонова В.П., Дмитриев Е.А.*, 1987. Непараметрические методы в почвенных исследованиях. М.: Наука. 96 с.
- Веселкин Д.В., Конопленько М.А., Бетехтина А.А.*, 2014. Способность к микоризообразованию видов рода *Carex* (Cyperaceae): анализ опубликованных данных // Растительный мир Азиатской России. № 4 (16). С. 26—35.
- Волков А.В.*, 1999. Зависимость свойств высокогорных почв от растительности и положения в рельефе // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 15. С. 14—40.
- Гулов Д.М., Онинченко В.Г., Мартыненко В.Б., Федоров Н.И., Логвиненко О.А. и др.*, 2022. Состав надземной фитомассы субальпийского высокоотравья в Тебердинском национальном парке // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 127. № 5. С. 46—53.
- Гулов Д.М., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Онинченко В.Г.*, 2023. Состав надземной фитомассы субальпийских болот в Тебердинском национальном парке // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 128. № 4. С. 27—37.
- Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онинченко В.Г.*, 2019. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокоотравья Северо-Западного Кавказа // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. Т. 74. № 3. С. 179—187.
- Нозадзе Л.М.*, 1968. Микотрофность некоторых компонентов высокогорной травянистой растительности Казбежского района в связи с вертикальной зональностью // Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 64. С. 313—317.
- Онинченко В.Г., Гулов Д.М., Ишбирдин А.Р., Макаров М.И., Ахметжанова А.А. и др.*, 2021. Анализ особенностей продукции тонких корней в высокогорных сообществах методом вращающегося диска с использованием чайных ситечек // Сиб. экол. журн. № 5. С. 569—579.
- Онинченко В.Г., Дудова К.В., Ахметжанова А.А., Хомутовский М.И., Джатдоева Т.М. и др.*, 2020. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 2. С. 37—46.
- Онинченко В.Г., Дудова К.В., Гулов Д.М., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г.*, 2022. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 2. С. 127—137.
- Онинченко В.Г., Зернов А.С.*, 2022. Сосудистые растения Тебердинского национального парка / Флора и фауна заповедников. Вып. 99Б. М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия и ИПЭЭ РАН. 177 с.
- Шидаков И.И., Онинченко В.Г.*, 2007. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. № 4. С. 42—50.
- Arnillas C.A., Borer E.T., Seabloom E.W., Alberti J., Baez S., et al.*, 2021. Opposing community assembly patterns for dominant and nondominant plant species in herbaceous ecosystems globally // Ecol. Evol. V. 11. № 24. P. 17744—17761.
- Asner G.P., Martin R.E., Anderson C.B., Kryston K. et al.*, 2017. Scale dependence of canopy trait distributions along a tropical forest elevation gradient // New Phytol. V. 214. № 3. P. 973—988.
- Bello F., de Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I., et al.*, 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps // Ecography. V. 36. № 3. P. 393—402.

- Bergholz K., Kober K., Jeltsch F., Schmidt K., Weiss L., 2021. Trait means or variance — What determines plant species' local and regional occurrence in fragmented dry grasslands? // *Ecol. Evol.* V. 11. № 7. P. 3357—3365.
- Bucher S.F., Auerswald K., Grün-Wenzel C., Higgins S.I., Römermann C., 2021. Abiotic site conditions affect photosynthesis rates by changing leaf functional traits // *Basic Appl. Ecol.* V. 57. P. 54—64.
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D., Díaz S., 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? // *J. Veg. Sci.* V. 18. № 6. P. 911—920.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., et al., 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* V. 51. № 4. P. 335—380.
- Cruz M., Lasso E., 2021. Insights into the functional ecology of páramo plants in Columbia // *Biotropica.* V. 53. P. 1415—1431.
- Deepika S., Kothamasi D., 2015. Soil moisture — a regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake // *Mycorrhiza.* V. 25. № 1. P. 67—75.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Wu Y., 2015. Leaf functional traits of plants of alpine pastures at the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* V. 70. № 1. P. 46—52.
- Garnier E., Navas M.L., Grigulis K., 2016. *Plant Functional Diversity.* Oxford: Oxford UP. 249 p.
- Gotzenberger L., Bello F., de Brathen K.A., Davison J., Dubius A., et al., 2012. Ecological assembly rules in plant communities — approaches, patterns and prospects // *Biol. Rev.* V. 87. № 1. P. 111—127.
- Grime J.P., 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties.* 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons. 417 p.
- Hodgson J.G., Montserrat-Marti G., Charles M., Jones G., Wilson P., et al., 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? // *Ann. Bot.* V. 108. № 7. P. 1337—1345.
- Jardine E.C., Thomas G.H., Forrestel E.J., Lehmann C.E.R., Osborne C.P., 2020. The global distribution of grass functional traits within grassy biomes // *J. Biogeogr.* V. 47. № 3. P. 553—565.
- Kattenborn T., Fassnacht F.E., Pierce S., Lopatin J., Grime J.P., Schmidtlein S., 2017. Linking plant strategies and plant traits derived by radiative transfer modeling // *J. Veg. Sci.* V. 28. № 4. P. 717—727.
- Kichenin E., Wardle D.A., Peltzer D.A., Morse C.W., Freschet G.T., 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradients // *Funct. Ecol.* V. 27. № 5. P. 1254—1261.
- Körner C., 2003. *Alpine Plant Life.* 2nd ed. Berlin: Springer. 345 p.
- Körner C., Neumayer M., Menendez-Riedl S.P., Smeets-Scheel A., 1989. Functional morphology of mountain plants // *Flora.* V. 182. P. 353—383.
- Kunstler G., Falster D., Coomes D.A., Hui F., Kooyman R.M., et al., 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition // *Nature.* V. 529. P. 204—207.
- Lachaise T., Bergmann J., Rilling M.C., Kleunen M., van, 2021. Below- and aboveground traits explain local abundance, and regional, continental and global occurrence frequencies of grassland plants // *Oikos.* V. 130. № 1. P. 110—120.
- Li Y., Reich P.B., Schmid B., Shrestha N., Feng X., et al., 2020. Leaf size of woody dicots predicts ecosystem primary productivity // *Ecol. Lett.* V. 23. № 6. P. 1003—1013.
- Losapio G., Schöb C., 2017. Resistance of plant-plant networks to biodiversity loss and secondary extinctions following simulated environmental changes // *Funct. Ecol.* V. 31. № 5. P. 1145—1152.
- Michl T., Dengler J., Huck S., 2010. Montane-subalpine tall-herb vegetation (Mulgedio-Aconitetea) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe // *Phytocoenologia.* V. 40. № 2—3. P. 117—154.
- Miller R.M., Smith C.I., Jastrow J.D., Bever J.D., 1999. Mycorrhizal status of the genus *Carex* (Cyperaceae) // *Am. J. Bot.* V. 86. № 4. P. 547—553.
- Moor H., Rydin H., Hylander K., Nilsson M.B., Lindborg R., Norberg J., 2017. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation // *J. Ecol.* V. 105. № 6. P. 1623—1635.
- Niu K., He J.-S., Lechowicz M.J., 2016. Foliar phosphorus content predicts species relative abundance in P-limited Tibetan alpine meadows // *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* V. 22. № 1. P. 47—54.
- Onipchenko V.G., 2002. *Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus.* Zürich: Veröff. des Geobot. Inst. der ETH, Stiftung Rübel. 168 p.
- Onipchenko V.G. (ed.), 2004. *Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus.* Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 407 p.
- Onipchenko V.G., Rozhin A.O., Smirnov V.E., Akhmetzhanova A.A., Elumeeva T.G., et al., 2020. Do patterns of intra-specific variability and community weighted-means of leaf traits correspond? An example from alpine plants // *Botanica Pacifica.* V. 9. № 1. P. 53—61.
- Onoda Y., Wright I.J., Evans J.R., Hikosaka K., Kitajima K., et al., 2017. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economic spectrum // *New Phytol.* V. 214. № 4. P. 1447—1463.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., et al., 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* V. 61. № 3. P. 167—234.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Díaz S., et al., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Funct. Ecol.* V. 31. № 2. P. 444—457.
- Rada F., Sarmiento L., Garcia-Varela S., 2021. Plant functional traits along an old-field succession in the high

- tropical Andes // *Acta Oecologica*. V. 111. Art. e103738. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103738>
- Reader R.J., 1998. Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat // *Plant Ecol*. V. 134. № 1. P. 43–51.
- Semenchuk P.R., Elberling B., Amtorp C., 2015. Deeper snow alters soil nutrient availability and leaf nutrient status in high Arctic tundra // *Biogeochemistry*. V. 124. № 1–3. P. 81–94.
- Sobral M., 2021. All traits are functional: An evolutionary viewpoint // *Trends Plant Sci*. V. 26. № 7. P. 674–676.
- Sporbert M., Welk E., Seidler G., et al., 2021. Different sets of traits explain abundance and distribution patterns of European plants at different spatial scales // *J. Veg. Sci*. V. 32. № 2. Art. e13016. <https://doi.org/10.1111/jvs.13016>
- Wright I.J., Dong N., Maire V., Prentice I.C., Westoby M., et al., 2017. Global climatic drivers of leaf size // *Science*. V. 357. P. 917–921.
- Wu Y., Elumeeva T.G., Kazantseva E.S., Wu Y., Wang Q., et al., 2023. The CSR strategies of alpine plants and community functional diversity in the Eastern Qinghai-Tibetan mountains // *Botanica Pacifica*. V. 12. № 1. P. 47–54.
- Yang Y., Wang H., Harrison S.P., Prentice I.C., Wright I.J., et al., 2019. Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes // *New Phytol*. V. 221. № 1. P. 155–169.
- Zirbel C.R., Bassett T., Grman E., Brudvig L.A., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration // *J. Appl. Ecol*. V. 54. № 4. P. 1070–1079.

Leaf functional traits and ecological strategies are important for the formation of subalpine fens and tall-herb plant communities

D. M. Gulov^{a, b, *}, T. G. Elumeeva^a, N. I. Fedorov^b, T. V. Poloshevets^a, G. V. Klink^c,
O. A. Logvinenko^d, T. M. Dzhatdoeva^e, V. G. Onipchenko^{a, d, f, **}

^aLomonosov Moscow State University, Biological Faculty

Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119991 Russia

^bUfa Institute of Biology, RAS

Prospekt Oktyabrya, 69, Ufa, Republic of Bashkortostan, 450054 Russia

^cHarkevich Institute of Information Transmission Problems, RAS

Bolshoy Karetny Lane, 19/1, Moscow, 127051 Russia

^dAliyevKarachay-Cherkess State University

Lenin str., 29, Karachayeysk, Karachai-Cherkessian Republic, 369202 Russia

^eMedical Institute of North Caucasian State Humanitarian Academy

Kosmonavtov str., 100, Cherkessk, Karachai-Cherkessian Republic, 369015 Russia

^fTeberda National Reserve

Baduisky, 1, Teberda, Karachai-Cherkessian Republic, 369210 Russia

*E-mail: davut.gulov.96@mail.ru

**E-mail: vonipchenko@mail.ru

Plant functional traits are important for the formation of plant communities and for plants' ability to dominate there. The comparison of mean trait values of organisms within community with that for the random samples of the local biota allows estimating the importance of the trait for the formation of the community composition. The comparison of mean and community weighted mean values allow estimating their role for the dominance in any given community. We studied leaf functional traits (leaf area, mass, specific leaf area — SLA, leaf dry matter content — LDMC), as well as the contribution of Grime's CSR strategies scores (competitors — stress-tolerators — ruderals) in two subalpine communities at the Teberda National Reserve (the North-Western Caucasus, Russia). Many leaf functional traits and plant strategies differ significantly in the fens and tall-herb communities from the random set of the species belonging to the local high mountain flora. The tall-herb community species have larger size (area and mass) of leaves, higher SLA and lower LDMC, as well as higher contribution of C and lower contribution of S and R strategies. The dominants of this community differ from the subordinate species by even larger leaf size, lower SLA, higher LDMC higher C and lower R strategy scores. The plants of subalpine fens, in compare with random set of species, have smaller leaf size, lower SLA and higher LDMC, higher contribution of stress-tolerancy (S) and lower contribution of C and R strategies scores. In compare with subordinate species, the dominants of subalpine fens have even lower SLA and higher LDMC, higher S and lower R strategy scores. Thus, under the same climate conditions in depressions of mesorelief, but under the different hydrological conditions, in the subalpine belt of mountains there are plant communities with the contrasting functional structure. This underpins the important role of moisture conditions for the establishment of the spatial pattern of high mountain communities.

УДК 581.552 + 58.072

ДОМИНАНТЫ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ: ХАРАКТЕР ВОЗДЕЙСТВИЯ НА БИОМАССУ ОПРЕДЕЛЯЕТ ПОРОГИ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЛОКАЛЬНОЕ ВИДОВОЕ БОГАТСТВО

© 2024 г. В. В. Акатов^{1, 2, *}, Т. В. Акатова², Т. Г. Ескина², Н. М. Сазонец¹, С. Г. Чефранов¹

¹Майкопский государственный технологический университет
ул. Первомайская, 191, Майкоп, 385000 Россия

²Кавказский государственный природный биосферный заповедник
ул. Советская, 187, Майкоп, 385000 Россия

*E-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 06.06.2023 г.

После доработки 30.09.2023 г.

Принята к публикации 10.12.2023 г.

В соответствии с существующими представлениями достижение состояния доминирования некоторыми видами (в том числе чужеродными и экспансивными) в растительных сообществах может осуществляться путем использования ресурсов других видов (1), таким же способом и дополнительно за счет использования ранее неиспользованных ресурсов (2), так же и дополнительно путем аллелопатии или изменения условий среды (3). Считается, что в первом случае этот процесс не влияет на общую биомассу сообществ, во втором – сопровождается ее увеличением, в третьем – преимущественно снижением. Можно предположить, что механизм роста степени доминирования отдельных видов определяет также характер их влияния на видовое богатство. Для проверки этой гипотезы мы сопоставили участие доминантов, биомассу и число сопутствующих видов в сериях проб биомассы, отобранных на 67 участках наземных растительных сообществ Западного Кавказа и Предкавказья (высокогорные и нижнегорные луга и степи, сообщества пустырей, старых залежей и т.д.). Результаты показали, что: 1) в этих сообществах наблюдаются разные варианты соотношения между участием доминантов и биомассой, а значит, предположительно, реализуются разные механизмы воздействия доминирующих видов на сопутствующие; 2) масштаб распространения этих механизмов различается в естественных (полустепенных) и синантропных сообществах, а также зависит от происхождения доминирующего вида (аборигенный или чужеродный); 3) характер воздействия доминантов на биомассу определяет пороги их воздействия на локальное видовое богатство; 4) в синантропных сообществах с доминированием чужеродных видов эти пороги выражены в большей степени, чем в сообществах других типов. При этом, как показали результаты исследований, выполненных ранее, аборигенные и чужеродные виды не часто достигают степени доминирования, соответствующей уровню порогов воздействия, превышение которых представляет существенную угрозу для видового богатства растительных сообществ.

DOI: 10.31857/S0044459624020025, EDN: vvvzeb

Известно, что рост участия доминантов в растительном покрове может иметь негативные последствия для его видового богатства, по крайней мере в локальном масштабе (Gaertner et al., 2009; Powell et al., 2011, 2013; Акатов и др., 2021, 2022а). Эта проблема чаще рассматривается применительно к чужеродным доминантам, число и область распространения которых непрерывно увеличиваются в последние десятилетия (Неронов, Лушекина, 2001; Hejda et al., 2009; Виноградова и др., 2010; Rejmánek et al., 2013; Сенатор, Розенберг, 2016).

Однако некоторые аборигенные виды также расширяют свое распространение, колонизируют новые местообитания, увеличивают частоту и степень доминирования в сообществах (экспансивные виды; по: Prach, Wade, 1992). Например, в ряде публикаций для Европы в качестве проблемных аборигенных видов указываются: *Brachypodium pinnatum*, *Molinia caerulea*, *Stipa pulcherrima*, *Calamagrostis villosa* и *C. epigeios* (обзор: Czarniecka-Wiera et al., 2019). При этом подчеркивается, что аборигенные доминанты, усиливающие свои позиции, могут

угрожать местному биоразнообразию в той же степени, что и чужеродные виды, а соответственно, требуют к себе такого же внимания (Houlihan, Findlay, 2004; Pyšek et al., 2004; Czarniecka-Wiera et al., 2019; Hejda et al., 2021, и др.). Прогнозируется также, что глобальные изменения среды, в том числе потепление климата, изменение биогеохимических циклов, рост доступности углекислого газа и эвтрофирование местообитаний могут оказаться благоприятными для многих других доминантов, и в будущем они смогут достигать более высокого участия (степени доминирования) в растительных сообществах, чем в настоящее время (Hillebrand et al., 2008). Учитывая значительный масштаб всех этих процессов, эффективное управление ими требует определения видов-мишеней (как чужеродных, так и аборигенных), представляющих наибольшую угрозу для растительных сообществ, а также механизма и характера их воздействия на другие виды и типы сообществ, наиболее уязвимых к их вторжениям (Неронов, Лушекина, 2001; Дгебуадзе, 2014; Vinogradova, Kuklina, 2020; Vinogradova et al., 2021).

Каким образом инвазивные и экспансивные виды растений достигают состояния доминирования в растительном покрове? Как следует из многих известных нам публикаций, в значительном числе случаев это связано либо с их более высокой скоростью проникновения на вновь возникшие открытые местообитания, либо с устойчивостью к нарушениям (Sheley et al., 1998; Didham et al., 2005; Eyre et al., 2009; Piazzini et al., 2016; Абрамова и др., 2021, и др.), т.е. скорее с присвоением пустых или плохо используемых ниш (первичное вторжение; по: Chabrierie et al., 2019), чем с аннексией уже занятых (вторичное вторжение). Если же виды, как инвазивные, так и экспансивные, усиливают свои позиции в ранее сформированных травостоях, то в соответствии с существующими представлениями это может осуществляться несколькими способами: 1) путем использования (перераспределения) пространства и ресурсов других видов (Vilá, Weiner, 2004); 2) таким же образом и дополнительно за счет использования ранее неиспользованных ресурсов (the biomass ratio hypothesis; Grime, 1998; Vilá, Weiner, 2004); (3) так же и дополнительно путем аллелопатии или ухудшения среды обитания для других видов (Работнов, 1983; Levine et al., 2003; Vilá, Weiner, 2004; Callaway, Ridenour, 2004; Bartha et al., 2014, и др.).

По мнению Вилá и Вейнера (Vilá, Weiner, 2004), представление о преобладании одного из этих механизмов в конкретных сообществах можно получить через характер реакции их биомассы на рост участия доминантов. Так, если реализуется первый

способ, то доминирующий вид не должен влиять на биомассу травостоя, второй — рост его участия должен сопровождаться увеличением биомассы, третий — ее снижением. При этом необходимо учитывать, что увеличение биомассы травостоя можно ожидать и в случаях, когда доминанты сами формируют ресурсы или создают условия для использования ранее неиспользованных ресурсов другими видами. Например, если они обогащают почву доступными формами азота, улучшают температурный, снеговой или солевой режимы, режим увлажнения, создают укрытия и т.д. (обзоры: Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013). В свою очередь, снижение общей биомассы сообщества по мере роста участия доминанта может также наблюдаться, если сопутствующие виды с различными функциональными признаками благодаря эффекту взаимодополняемости способны более полно, чем доминант, использовать ресурсы (the complementarity hypothesis; Tilman et al., 2001; Vilá, Weiner, 2004). Отметим, однако, что экспериментальные и полевые исследования механизмов образования биомассы в сообществах разных типов (как растений, так и животных), как правило, чаще обнаруживают эффекты доминирования, чем комплементарности ниш (Mokany et al., 2008; Vilá et al., 2011; Elumeeva et al., 2017; Wasof et al., 2018; Maureaud et al., 2019; Eger et al., 2021; Lisner et al., 2023, и др.). В частности, как следует из метаанализа результатов исследований, изложенных в 199 статьях, в сообществах со значительным участием чужеродных видов разнообразие аборигенных видов обычно ниже, а первичная продукция, напротив, выше (Vilá et al., 2011).

Можно предположить, что характер воздействия доминантов на биомассу сообществ в какой-то степени должен определять силу и характер (линейный, нелинейный) их влияния на видовое богатство. Так, можно было бы ожидать, что при реализации третьего механизма связь между участием доминантов и числом сопутствующих видов должна быть наиболее тесной, а второго — наименее. Крайним случаем реализации второго механизма была бы ситуация, когда рост степени доминирования видов осуществлялся бы только за счет ранее неиспользованных ресурсов, не влияя отрицательно на численность (соответственно, продукцию) и разнообразие других видов (Vilá, Weiner, 2004). Кроме того, гипотетически, в случае реализации второго и третьего из этих механизмов, неблагоприятные последствия их воздействия на разнообразие видов могут возникнуть после превышения ими определенных (пороговых) значений их участия в травостое. Например,

если использование инвазивными и экспансивными видами ранее неиспользованных ресурсов происходит преимущественно на первых этапах внедрения (при относительно низкой степени доминирования), а значимые изменения среды обитания — после достижения ими высокого участия. Кроме того, такая ситуация может также возникнуть, если доминирующий вид имеет существенно более крупные размеры (высоту), чем другие. На первом этапе внедрения в сообщество биомасса небольшого числа его побегов может быть достаточно высокой, но поскольку большая ее часть будет концентрироваться на значительной высоте, она не окажет ощутимого влияния на размер доступного для других видов пространства, так же как и на освещенность местообитания. Например, воздействие *Heracleum mantegazzianum* на видовое богатство становится ощутимым только после достижения им проективного покрытия около 50% (Thiele et al., 2010).

Несмотря на общенаучную и практическую значимость описанного выше аспекта организации растительных сообществ, знания о нем остаются ограниченными. В частности, нам не удалось обнаружить в доступных публикациях ответы на следующие вопросы: 1. В какой степени реализация того или иного механизма воздействия доминантов на биомассу сообществ зависит от их типа и происхождения доминирующих видов? 2. Действительно ли характер их воздействия на биомассу определяет силу и пороги воздействия на видовое богатство сообществ? 3. Насколько часто феномен “порога” встречается в сообществах естественных (полуестественных) и антропогенных местообитаний, а также с доминированием аборигенных и чужеродных видов? Мы постарались рассмотреть эти вопросы на примере растительных сообществ юга России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методы сбора фактического материала

Район исследования включал предгорье и горные массивы Западного Кавказа в бассейнах рек Белая, Малая и Большая Лаба, Хоста и Абин (Республика Адыгея, Краснодарский край, 200—2500 м над ур.м.), Ставропольскую возвышенность (Ставропольский край, 585 м) и западную часть Кубано-Приазовской низменности (Краснодарский край).

Объектом изучения явились однородные по условиям среды участки растительных сообществ с хорошо выраженным доминированием определенного вида, расположенные на нелесных

естественных (полуестественных) (NAT) и антропогенных (с доминированием аборигенных видов — DISTa, чужеродных — DISTex) местообитаниях. В том числе: сообщества альпийского и субальпийского поясов с доминированием *Alchemilla retinervis* (1 участок), *A. persica* (1), *Calamagrostis arundinacea* (5), *Chamaenerion angustifolium* (1), *Kobresia macrolepis* (1), *Geranium gymnocaulon* (1), *Inula orientalis* subsp. *grandiflora* (1); нижнегорные луговые и степные сообщества с доминированием *Agropyron cristatum* s.l. (1), *Botriochloa ischaemum* (2), *Brachypodium pinnatum* (1), *Calamagrostis epigeios* (2), *Geranium sanguineum* (1); травяной ярус лесов с доминированием аборигенных видов — *Allium ursinum* (1) и *Equisetum telmateia* (1); чужеродного вида — *Duchesnea indica* (1); сообщества лесных опушек, пустырей, участков с нарушенным почвенным покровом, обезлесенных участков с доминированием аборигенных видов — *Botriochloa ischaemum* (3), *Calamagrostis epigeios* (3), *Cynanchum acutum* (1), *Echinochloa crus-galli* (1), *Echium vulgare* (1), *Glycyrrhiza glabra* (1), *Medicago falcata* (5), *Melilotus officinalis* (1), *Trifolium arvense* (1), *T. pratense* (1), *Rubus caesius* (5), *Setaria viridis* (1), *Sisymbrium loeselii* (1); чужеродных — *Ambrosia artemisiifolia* (5), *Asclepias syriaca* (2), *Bidens frondosa* (1), *Helianthus tuberosus* (1), *Impatiens glandulifera* (1), *Parthenocissus quinquefolia* (2), *Paspalum thunbergii* (1), *Silphium perfoliatum* (1), *Solidago canadensis* (6), *Xanthium albinum* (1).

В пределах каждого участка сообществ было заложено по 25—30 площадок размером 0.5 × 0.5 м. Часть площадок была заложена регулярным способом в виде одной или двух трансект, включающих по 10 площадок; другие — сериями по 5—10 штук на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с высоким и относительно низким проективным покрытием определенного доминирующего вида, которое оценивали визуально. С каждой площадки была отобрана проба надземной биомассы. Для каждой пробы были определены: 1) сырая биомасса в целом (W_c); 2) биомасса доминирующего вида (W_D); 3) биомасса сопутствующих видов (W_A); 4) число сопутствующих видов (S). Общее число изученных участков сообществ составило 67, отобранных и обработанных проб — 1925.

Разделение видов на аборигенные и чужеродные было выполнено по А.С. Зернову (2006). При этом не исключено, что некоторые из аборигенных видов в районе исследований являются археофитами, однако объективное определение этого статуса весьма затруднительно (Морозова, 2023). Номенклатура сосудистых растений дана также по А.С. Зернову (2006).

Методы анализа фактического материала

Участие доминирующих видов оценивали через соотношение $W_D / W_G = D$ (степень доминирования, индекс Бергера—Паркера; Berger, Parker, 1970; Magguran, 1988). Именно с этим показателем обычно ассоциируется воздействие доминирующих видов на растительные сообщества (Hejda et al., 2009). С целью оценки характера (знака) и тесноты связи между D и биомассой пробы (W_G) был использован коэффициент корреляции рангов Спирмена (R_{WD}). Дополнительно для каждого участка сообщества определили отношение средней биомассы в целом для пяти проб с наиболее высоким участием доминанта к значению этой характеристики для пяти проб с наименьшим его участием (QW_G), а также аналогичное отношение для биомассы сопутствующих видов (QW_A). Тесноту связи между участием доминантов (D) и числом сопутствующих видов (S) в пробах также оценивали с использованием коэффициента корреляции рангов (R_{SD}). Пороговые значения D в соотношении между D и S определяли с использованием модели аperiodического звена первого порядка (Бесекерский, 2007):

$$S_e = k \left(1 - e^{-\frac{(1-D)}{T}} \right), \quad (1)$$

где k — константа, отражающая предел роста значения S на градиенте снижения D (установившийся уровень), T — параметр, отражающий характер изменения S на этом градиенте (инерционное запаздывание аperiodического звена).

По модели (1) определяли два пороговых значения ($THR1$ и $THR2$). $THR1$ соответствует точке по оси D , для которой $|k - S_e| \leq 0.05$ (отклонение от максимально возможного значения S не более чем на 5%); $THR2$ — отклонение от максимально возможного значения S равно $1/e$ (соответствует существенному ускорению снижения S на градиенте D). Данные пороговые значения являются функционально связанными:

$$THR1 = 1 + T \ln 0.05, \quad (2)$$

$$THR2 = 1 - T. \quad (3)$$

При росте T вид зависимости (1) постепенно приближается к линейному. В этом случае на определенном этапе $THR1$ и $THR2$ принимают отрицательные значения. Они означают отсутствие порогов и в работе принимаются равными нулю. Рис. 1 иллюстрирует разные варианты расположения $THR1$ и $THR2$ на градиенте D на

примере участков сообществ с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (NAT), *C. epigeios* (NAT), *Rubus caesius* (NAT), *Medicago falcata* (DISTa), *Silphium perfoliatum* (DISTex) и *Helianthus tuberosus* (DISTex).

В работе средние значения характеристик даны с их стандартными ошибками. Статистическую значимость разницы между ними оценивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значения рассчитанных характеристик отдельно для NAT, DISTa и DISTex сообществ представлены в табл. 1—3. Расположение в них участков сообществ сверху вниз соответствует росту значений R_{WD} и, соответственно, примерно росту QW_G . Так, отрицательные R_{WD} соответствуют значениям QW_G от 0.6 до 1.0, значения R_{WD} в пределах от 0 до 0.5, от 0.5 до 0.8 и более 0.8 — значениям QW_G преимущественно от 1.0 до 1.5, от 1.5 до 2.5 и от 2.5 до 5.0 соответственно.

Из этих таблиц и рис. 2 следует, что на изученных нами участках растительных сообществ реализованы разные варианты соотношения между участием доминантов и биомассой. При этом соотношение частоты их встречаемости в NAT, DISTa и DISTex сообществах оказалось различным. Так, в NAT сообществах доля участков с отсутствием статистически значимой корреляции между D и W_G составила 65.2%, DISTa — 40.9%, DISTex — 31.8%. Доля участков с отрицательными значениями R_{WD} выше критических для $P < 0.05$ — 8.7, 4.5 и 9.1% соответственно. Доля участков естественных (полуестественных) сообществ со значимыми положительными значениями R_{WD} составила 26.1%, выше 0.8 — 0%. Среди участков синантропных сообществ с доминированием аборигенных видов — 54.5 и 8.7% соответственно; с доминированием чужеродных видов — 59.1 и 18.1%. Средние значения R_{WD} с их ошибками для сообществ рассматриваемых типов составили: 0.12 ± 0.07 ($n = 23$), 0.35 ± 0.08 ($n = 22$) и 0.43 ± 0.09 ($n = 22$) соответственно. Разница является статистически значимой: $F_{3,14} = 4.40$, $P < 0.05$ (здесь и далее нижний индекс параметра F означает его критическое значение для $P < 0.05$).

Сообщества с доминированием ряда видов изучены на двух—шести участках. Среди них только *Rubus caesius* воздействует на биомассу на разных участках сообществ разным способом (табл. 1—3). На двух участках с доминированием *Asclepias syriaca*, на всех пяти участках с доминированием *Medicago falcata* и на всех шести с доминированием *Solidago*

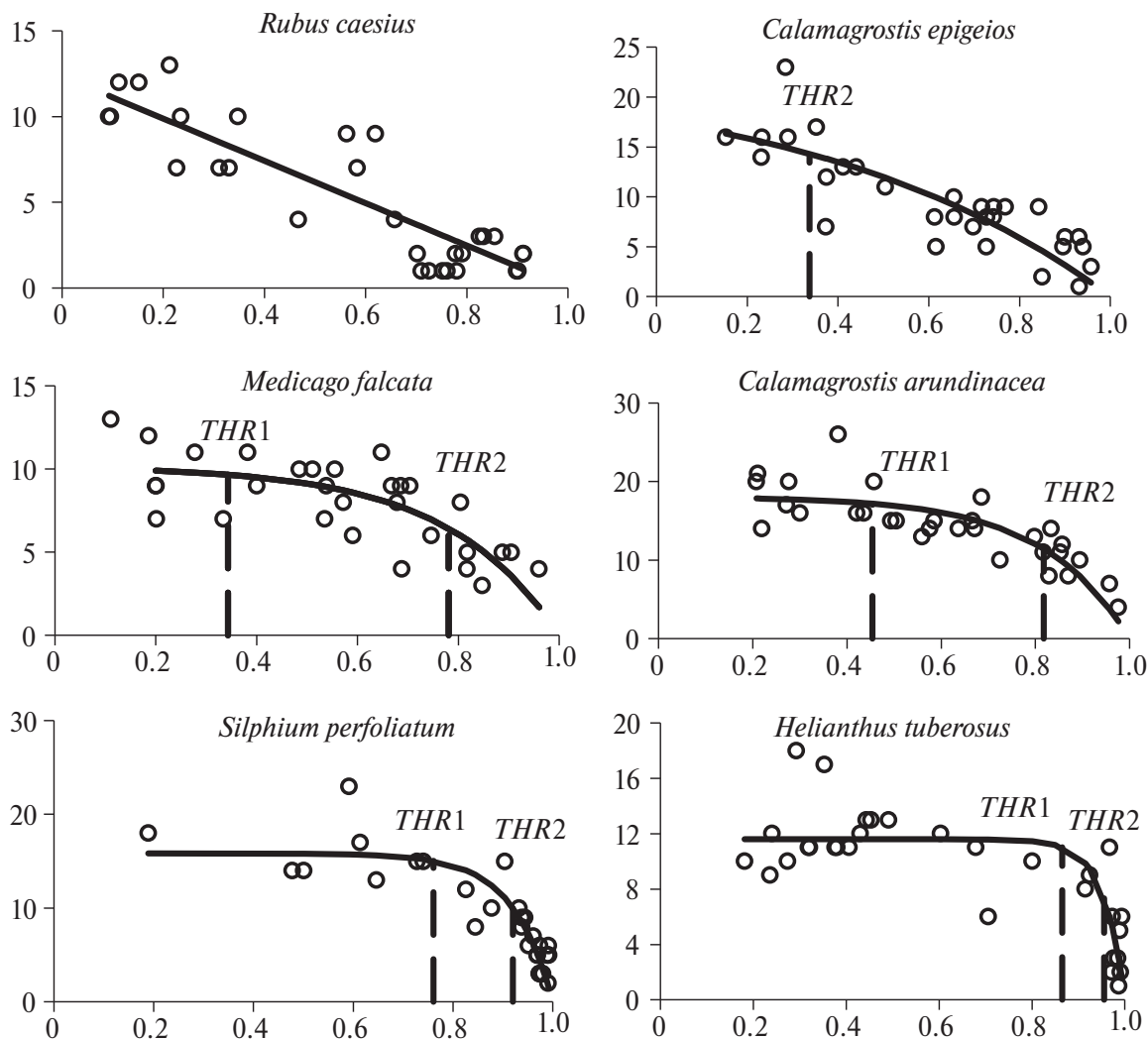


Рис. 1. Иллюстрация разных вариантов расположения порогов *THR1* и *THR2* в соотношении между участием доминантов (D) и видовым богатством (S). По оси абсцисс — $D = W_D / W_G$, где W_G — сырая биомасса сообщества в целом на 0.25 м^2 , W_D — биомасса доминирующего вида на 0.25 м^2 ; по оси ординат — число сопутствующих видов на 0.25 м^2 (S). *THR1* и *THR2* — пороговые значения D в соотношении между D и S , определенные с использованием модели аперриодического звена первого порядка (Бесекиерский, 2007); *THR1* соответствует точке по оси D , для которой отклонение от максимально возможного значения S не более чем на 5%; *THR2* — соответствует существенному ускорению снижения S на градиенте D .

canadensis выявлена положительная статистически значимая корреляция между значениями D и W_G , или по крайней мере существенное превышение значениями QW_G единицы. На двух участках с доминированием *Parthenocissus quinquefolia* — статистически значимая отрицательная корреляция между значениями D и W_G ($QW_G < 1$). На участках с доминированием *Botriochloa ischaemum*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Calamagrostis arundinacea* и *C. epigeios* статистически значимая корреляция между значениями этих характеристик преимущественно отсутствует (табл. 1–3).

На всех изученных участках пробы с наиболее высоким участием доминанта характеризуются значительно более низкой биомассой сопутствующих

видов, по сравнению с пробами с относительно низким его участием, — значения QW_A варьируют от 0.03 до 0.53, среднее значение — 0.24 ± 0.02 ($n = 67$) (табл. 1–3). При этом средние значения этого показателя статистически незначимо отличаются в NAT, DISTa и DISTex: 0.24 ± 0.03 ($n = 23$), 0.28 ± 0.03 ($n = 22$) и 0.20 ± 0.03 ($n = 22$), $F_{3,14} = 1.97$; в низкогорных и высокогорных естественных (полуестественных) сообществах: 0.20 ± 0.03 ($n = 11$) и 0.29 ± 0.03 ($n = 12$), $F_{4,32} = 2.96$; на участках сообществ со статистически значимой положительной корреляцией между D и W_G и на участках, где корреляция между значениями этих характеристик отсутствует или отрицательна: 0.27 ± 0.02 ($n = 30$) и 0.22 ± 0.02 ($n = 37$), $F_{3,99} = 2.67$.

Таблица 1. Характеристика участков естественных (полуестественных) растительных сообществ с доминированием отдельных видов

Доминанты	n	R_{WD}	QW_G	QW_A	R_{SD}	$THR1$	$THR2$	R^2
<i>Agropyron cristatum</i> s.l.	30	-0.54	0.72	0.10	-0.80	0.35	0.78	0.60
<i>Rubus caesius</i>	30	-0.43	0.71	0.20	-0.71	0.00	0.00	0.78
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	30	-0.30	0.64	0.09	-0.50	0.30	0.77	0.25
<i>Brachypodium pinnatum</i>	30	-0.26	0.82	0.21	-0.61	0.58	0.86	0.34
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	-0.21	0.96	0.24	-0.71	0.34	0.78	0.49
<i>Kobresia macrolepis</i>	25	-0.15	0.95	0.16	-0.82	0.00	0.67	0.75
<i>Geranium sanguineum</i>	30	-0.09	0.93	0.39	-0.20	—	—	—
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	30	-0.08	0.8	0.10	-0.65	0.64	0.88	0.32
<i>Botriochloa ischaemum</i>	25	0.00	1.0	0.19	-0.69	0.38	0.79	0.50
<i>Calamagrostis epigeios</i>	25	0.04	1.1	0.10	-0.81	0.00	0.34	0.68
<i>Geranium gymnocaulon</i>	30	0.12	1.27	0.22	-0.33	—	—	—
<i>Medicago falcata</i>	30	0.16	1.32	0.52	-0.40	0.00	0.64	0.20
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	30	0.22	1.15	0.12	-0.85	0.45	0.82	0.65
<i>Alchemilla retinervis</i>	25	0.23	1.24	0.08	-0.83	0.48	0.83	0.70
<i>Botriochloa ischaemum</i>	30	0.34	1.58	0.41	-0.34	—	—	—
<i>Alchemilla persica</i>	30	0.34	1.02	0.30	-0.76	0.24	0.75	0.65
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	30	0.35	1.29	0.21	-0.59	0.59	0.86	0.38
<i>Allium ursinum</i>	25	0.41	1.44	0.27	-0.63	0.82	0.94	0.27
<i>Rubus caesius</i>	30	0.46	1.26	0.46	-0.51	0.07	0.69	0.25
<i>Rubus caesius</i>	30	0.48	1.13	0.33	-0.68	0.00	0.37	0.42
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	30	0.50	1.38	0.26	-0.32	—	—	—
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	30	0.51	1.64	0.40	-0.42	0.62	0.87	0.12
<i>Inula orientalis</i> subsp. <i>grandiflora</i>	30	0.60	1.56	0.24	-0.73	0.41	0.80	0.29

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: n — число проб; R_{WD} — теснота связи между степенью доминирования определенного вида (D) и биомассой сообщества (W_G), оцененная путем расчета коэффициента корреляции рангов Спирмена (полу жирным выделены значения R_{WD} и R_{SD} выше критических для $P < 0.05$); R_{SD} — коэффициент корреляции Спирмена для соотношения между степенью доминирования определенного вида (D) и числом сопутствующих видов (S); QW_G — отношение средней биомассы для пяти проб с наиболее высоким участием доминанта к значению этой характеристики для пяти проб с наименьшим его участием; QW_A — аналогичное отношение для биомассы сопутствующих видов; $THR1$ и $THR2$ — пороговые значения D в соотношении между D и S , определенные с использованием модели апериодического звена первого порядка (Бесекерский, 2007); R^2 — коэффициент детерминации, отражающий долю дисперсии соотношения $S(D)$, объясняемую этой моделью.

В NAT сообществах доля участков с отсутствием статистически значимой корреляции между D и S составила 17.4%, DISTa — 27.3%, DISTex — 31.8%; с относительно тесной связью между этими характеристиками (R_{SD} ниже -0.7) — 39.1, 31.8 и 22.7% соответственно (табл. 1–3, рис. 3). То есть в естественных (полуестественных) сообществах теснота такой связи в среднем выше, чем в синантропных, в отличие от ситуации с соотношением между D

и W_G . Это может свидетельствовать о том, что характер воздействия доминантов на биомассу сообществ не оказывает существенного влияния на тесноту связи между степенью их участия и видовым богатством. На рис. 4 показано соотношение между значениями R_{WD} и R_{SD} . Видно, что связь между ними в целом отсутствует, но несколько более высокие значения R_{SD} наблюдаются на участках сообществ с отрицательной и наиболее тесной

Таблица 2. Характеристика участков синантропных растительных сообществ с доминированием аборигенных видов (обозначения как в табл. 1)

Доминанты	<i>n</i>	R_{WD}	QW_G	QW_A	R_{SD}	<i>THR1</i>	<i>THR2</i>	R^2
<i>Rubus caesius</i>	30	-0.46	0.67	0.08	-0.81	0.00	0.00	0.57
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	-0.20	0.7	0.03	-0.88	0.28	0.76	0.68
<i>Botriochloa ischaemum</i>	25	-0.20	0.85	0.32	-0.75	0.00	0.30	0.66
<i>Setaria viridis</i>	25	-0.15	0.78	0.06	-0.78	0.46	0.82	0.57
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	0.04	1.0	0.26	-0.34	—	—	—
<i>Medicago falcata</i>	30	0.23	1.37	0.25	-0.57	0.10	0.70	0.20
<i>Botriochloa ischaemum</i>	30	0.24	1.2	0.23	-0.10	—	—	—
<i>Echinochloa crus-galli</i>	25	0.27	2.0	0.33	-0.69	0.23	0.74	0.47
<i>Sisymbrium loeselii</i>	30	0.28	1.34	0.29	-0.25	—	—	—
<i>Glycyrrhiza glabra</i>	25	0.31	1.19	0.50	-0.69	0.00	0.00	0.53
<i>Botriochloa ischaemum</i>	30	0.36	1.35	0.20	-0.36	—	—	—
<i>Cynanchum acutum</i>	30	0.38	1.12	0.27	-0.45	0.48	0.83	0.18
<i>Trifolium pratense</i>	30	0.52	1.66	0.30	-0.61	0.54	0.85	0.28
<i>Medicago falcata</i>	30	0.55	1.75	0.37	-0.52	0.43	0.81	0.34
<i>Melilotus officinalis</i>	30	0.59	1.73	0.20	-0.65	0.82	0.94	0.18
<i>Rubus caesius</i>	30	0.60	1.85	0.37	-0.73	0.04	0.68	0.41
<i>Medicago falcata</i>	30	0.68	2.17	0.33	-0.71	0.34	0.78	0.53
<i>Echium vulgare</i>	30	0.69	5.17	0.16	-0.15	—	—	—
<i>Calamagrostis epigeios</i>	30	0.71	1.64	0.28	-0.70	0.00	0.63	0.47
<i>Medicago falcata</i>	30	0.71	2.09	0.26	-0.61	0.69	0.90	0.28
<i>Trifolium arvense</i>	30	0.75	2.28	0.45	-0.40	0.37	0.79	0.20
<i>Equisetum telmateia</i>	30	0.82	4.29	0.53	-0.31	—	—	—

Таблица 3. Характеристика участков синантропных растительных сообществ с доминированием чужеродных видов (обозначения как в табл. 1)

Доминанты	<i>n</i>	R_{WD}	QW_G	QW_A	R_{SD}	<i>THR1</i>	<i>THR2</i>	R^2
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	25	-0.41	0.63	0.04	-0.76	0.88	0.96	0.22
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	25	-0.40	0.81	0.21	-0.16	—	—	—
<i>Paspalum thunbergii</i>	30	-0.02	0.98	0.30	-0.30	—	—	—
<i>Duchesnea indica</i>	30	0.00	1.14	0.20	-0.23	—	—	—
<i>Bidens frondosa</i>	30	0.04	1.47	0.18	-0.16	—	—	—
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	30	0.08	1.09	0.12	-0.56	0.32	0.77	0.31
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	30	0.15	0.84	0.19	-0.33	—	—	—
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	30	0.29	1.20	0.40	-0.63	0.00	0.59	0.37
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	30	0.32	1.18	0.24	-0.28	—	—	—
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	30	0.45	1.72	0.32	-0.19	—	—	—
<i>Solidago canadensis</i>	25	0.56	1.32	0.07	-0.66	0.52	0.84	0.35
<i>Xanthium albinum</i>	25	0.58	1.64	0.12	-0.64	0.78	0.93	0.31
<i>Solidago canadensis</i>	25	0.65	1.40	0.15	-0.74	0.41	0.80	0.41
<i>Solidago canadensis</i>	30	0.68	1.51	0.38	-0.79	0.58	0.86	0.64

Таблица 3. Окончание

<i>Solidago canadensis</i>	25	0.68	2.0	0.09	-0.42	0.92	0.97	0.27
<i>Asclepias syriaca</i>	30	0.75	2.56	0.26	-0.68	0.53	0.84	0.46
<i>Solidago canadensis</i>	25	0.76	1.94	0.10	-0.71	0.73	0.91	0.57
<i>Solidago canadensis</i>	25	0.79	2.33	0.22	-0.65	0.63	0.87	0.52
<i>Helianthus tuberosus</i>	30	0.85	3.01	0.04	-0.66	0.87	0.95	0.63
<i>Impatiens glandulifera</i>	30	0.86	2.78	0.43	-0.69	0.66	0.89	0.36
<i>Silphium perfoliatum</i>	30	0.87	4.03	0.07	-0.89	0.76	0.92	0.79
<i>Asclepias syriaca</i>	30	0.89	3.42	0.31	-0.57	0.77	0.92	0.33

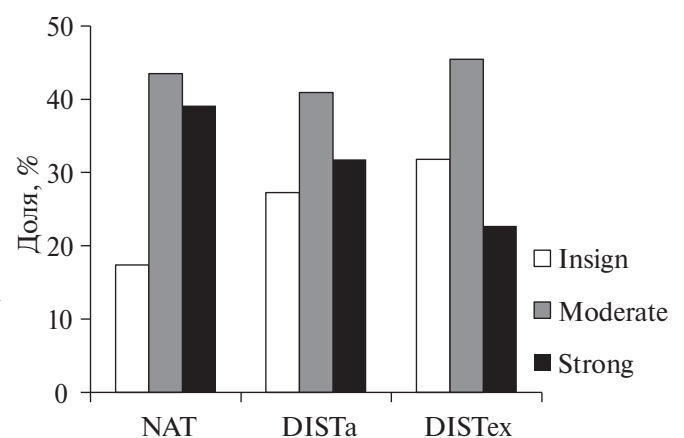
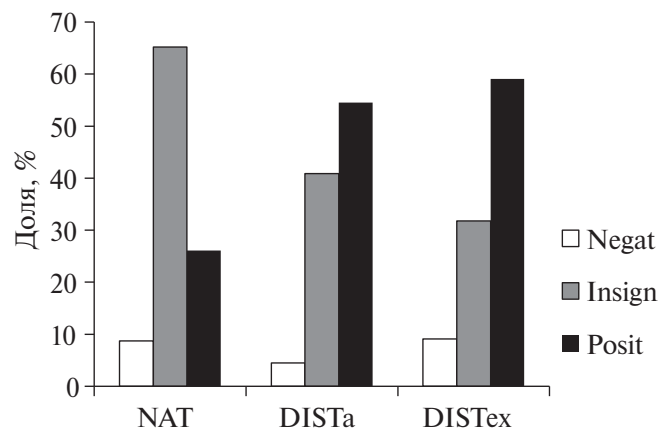


Рис. 2. Гистограммы соотношения изученных естественных (полуестественных) и синантропных растительных сообществ с разным характером и теснотой связи между участком доминанта (D) и сырой биомассой на 0.25 м^2 (W_G). Характер (знак) и теснота связи между D и W_G оценивались с использованием коэффициента корреляции рангов Спирмена (R_{WD}): Insign — доля участков с отсутствием статистически значимой ($P < 0.05$) корреляции между D и W_G , Negat — доля участков с отрицательными значениями R_{WD} выше критических для $P < 0.05$, Posit — со статистически значимыми ($P < 0.05$) положительными значениями R_{WD} . Здесь и на рис. 3 и 5: NAT — естественные (полуестественные) сообщества, DISTa — синантропные сообщества с доминированием аборигенных видов, DISTex — синантропные сообщества с доминированием чужеродных видов.

положительной связью между D и W_G (R_{WD} менее 0 и более 0.5). Однако различие средних значений R_{SD} для этих двух групп сообществ и сообществ на участке градиента R_{WD} от 0 до 0.5 оказалось статистически незначимым ($F_{3,14} = 2.74$).

Участки сообществ с отсутствием значимой корреляции между D и S были исключены из анализа соотношения между R_{WD} и значениями порогов первого и второго типов ($THR1$ и $THR2$). Его результаты показали, что между данными характеристиками наблюдается статистически значимая

Рис. 3. Гистограммы соотношения естественных (полуестественных) и синантропных растительных сообществ с разной теснотой связи между участком доминанта (D) и числом сопутствующих видов на 0.25 м^2 (S). Теснота связи между D и S оценивалась с использованием коэффициента корреляции рангов Спирмена (R_{SD}): Insign — доля участков с отсутствием статистически значимой ($P < 0.05$) корреляции между D и S , Moderate — доля участков со статистически значимыми ($P < 0.05$) отрицательными значениями R_{WD} ниже -0.7 , Strong — выше -0.7 .

связь. Средние значения $THR1$ на участках сообществ с R_{WD} менее 0.5 ($n = 29$) равны 0.28 ± 0.05 (пределы варьирования — от 0 до 0.5), более 0.5 ($n = 22$) — 0.53 ± 0.06 (0.4–0.8) ($F_{4,04} = 11.14$, $P < 0.05$); $THR2$: 0.65 ± 0.06 (0.4–0.8) и 0.83 ± 0.03 (0.8–0.9) соответственно ($F_{4,04} = 8.37$, $P < 0.05$).

Учитывая, что характер и теснота связи между D и W_G в среднем отличаются в NAT, DISTa и DISTex сообществах, можно было бы ожидать, что в среднем будут отличаться и значения $THR1$ и $THR2$. Так, в NAT сообществах они в среднем должны были бы быть наиболее низкими, в DISTex сообществах — наиболее высокими. Это предположение подтвердилось, но не полностью. Средние значения $THR1$ для сообществ этих типов составили 0.33 ± 0.06 ($n = 19$), 0.30 ± 0.06 ($n = 16$) и 0.60 ± 0.06 ($n = 16$) ($F_{3,2} = 6.78$, $P < 0.05$); $THR2$ — 0.71 ± 0.05 ,

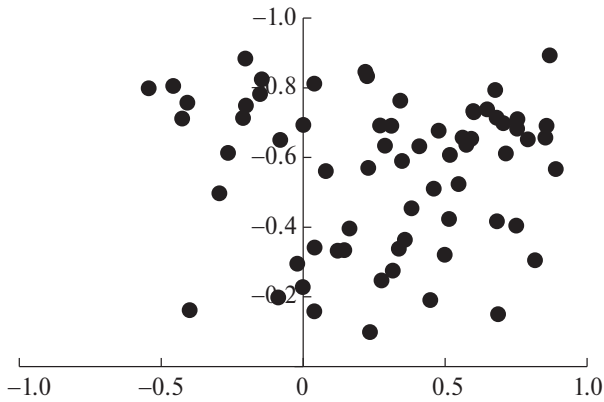


Рис. 4. Соотношение между характером связи $W_G(D)$ и $S(D)$ на участках естественных (полуестественных) и синантропных растительных сообществ. По оси абсцисс — R_{WD} , по оси ординат — R_{SD} . R_{WD} — теснота связи между степенью доминирования определенного вида (D) и биомассой сообщества (W_G), оцененная путем расчета коэффициента корреляции рангов Спирмена; R_{SD} — коэффициент корреляции Спирмена для соотношения между степенью доминирования определенного вида (D) и числом сопутствующих видов (S).

0.66 ± 0.07 и 0.86 ± 0.02 ($F_{3,2} = 3.46$, $P < 0.05$). То есть в NAT и DISTa сообществах средние значения $THR1$ и $THR2$ оказались близкими. При этом существенно более высокими значениями порогов обоих типов характеризуются синантропные сообщества с доминированием чужеродных видов (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

В изученных растительных сообществах наблюдаются разные варианты соотношения между участием доминантов и биомассой, а значит, в соответствии с Вилá и Вейнером (Vilá, Weiner, 2004), реализуются разные механизмы воздействия доминирующих видов на сопутствующие. При этом масштаб распространения этих механизмов существенно отличается в естественных (полуестественных) и синантропных сообществах, а также зависит от происхождения доминирующего вида (аборигенный или чужеродный). Так, на большинстве участков естественных (полуестественных) сообществ (NAT) чаще наблюдается отсутствие статистически значимой связи между D и W_G , реже она положительная. В синантропных сообществах (DISTa и DISTex) — наоборот. Причем в сообществах с доминированием чужеродных видов (DISTex) доля участков с положительной связью между значениями этих характеристик наиболее высокая. В соответствии с Вилá и Вейнером (Vilá, Weiner, 2004), это может свидетельствовать о том, что рост участия доминантов в NAT

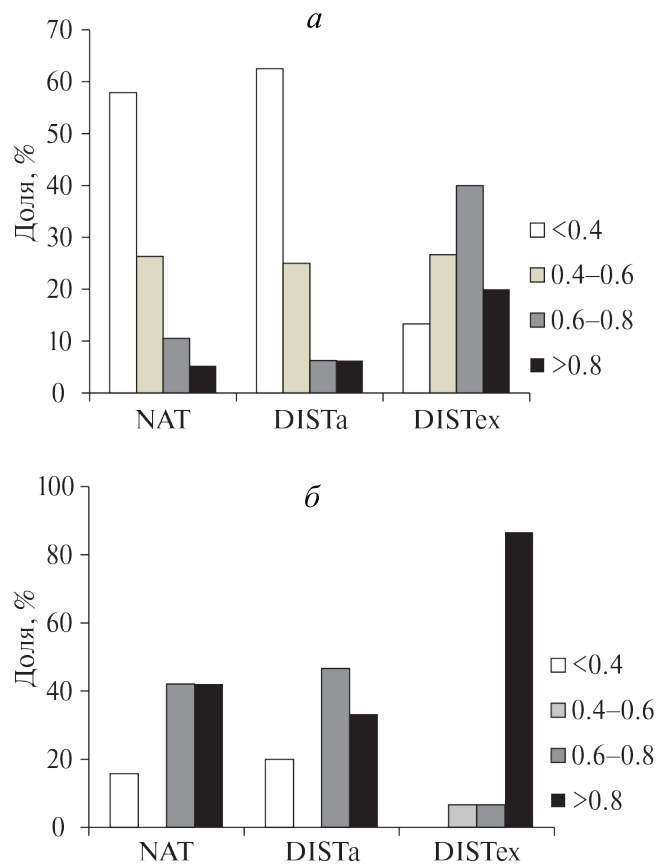


Рис. 5. Гистограммы распределения пороговых значений D в соотношении между D и S : а — $THR1$, б — $THR2$. По оси абсцисс — классы значений D (доля доминанта в сырой биомассе сообщества на 0.25 м^2), по оси ординат — частота встречаемости значений $THR1$ и $THR2$ в пределах каждого класса. Обозначения как на рис. 1.

чаще происходит путем перераспределения ресурсов других видов; в DISTa и DISTex — так же, но и в значительной степени за счет потребления ресурсов, не использованных другими видами. Если бы рост степени доминирования сопровождался увеличением биомассы сопутствующих видов или значения этой характеристики в сообществах с высоким и низким участием доминантов были бы в среднем близкими ($QW_A \geq 1$), то это могло бы свидетельствовать о положительном воздействии доминанта на большинство других видов, или по крайней мере об отсутствии конкуренции между ними (Vilá, Weiner, 2004). Однако на всех изученных нами участках сообществ значения QW_A оказались существенно ниже единицы (преимущественно менее 0.3). Причем средние значения QW_A на участках синантропных и естественных сообществ, так же как расположенных в низкогорной и высокогорной зонах с доминированием аборигенных и чужеродных видов, оказались сходными.

К росту биомассы сообществ чаще ведет увеличение степени доминирования видов, которые существенно превышают по размеру (высоте) сопутствующие виды растений: *Equisetum telmateia*, *Echium vulgare*, *Silphium perfoliatum*, *Impatiens glandulifera*, *Asclepias syriaca* и *Helianthus tuberosus* (табл. 2 и 3). Это преимущественно синантропные (чаще чужеродные) виды. В сообществах с их высоким участием сырая биомасса может быть в 3—5 раз выше, чем в травостое, расположенном рядом, но где их доминирование выражено слабо. Можно предположить, что в определенной степени это связано с формированием такими видами более сложной ярусной структуры, позволяющей эффективнее (в целом для сообщества) использовать солнечное излучение. В естественных (полуестественных) среднетравных и низкотравных сообществах, которые были объектом нашего изучения, различие доминирующих и сопутствующих видов по размеру (высоте) выражено в меньшей степени. Однако, как следует из работы К.В. Дудовой с соавт. (2019), низкопродуктивные сообщества, занимающие небольшой объем воздушной среды, не обязательно характеризуются относительно низкой степенью дифференцированности видов по высоте, по сравнению с более продуктивными, занимающими большой объем воздушной среды.

Значимое снижение биомассы при росте участия доминантов мы выявили только на пяти участках сообществ. Причем на четырех из них доминировали фанерофиты со стелющимися и укореняющимися побегами, образующими над травяным покровом плотный полог (*Rubus caesius* и *Parthenocissus quinquefolia*). Можно предположить, что они существенно ухудшают освещенность для других видов, а также механически препятствуют их росту вверх. При этом, достигая высокого проективного покрытия, эти виды имеют относительно невысокую плотность побегов, а соответственно, относительно низкую биомассу. То есть, достигнув господства, они менее эффективно используют ресурсы, чем вытесненные ими виды. Однако отметим, что отрицательная связь между D и W_G была обнаружена на обоих изученных участках с доминированием *Parthenocissus quinquefolia*, но только на двух из четырех участков сообществ с доминированием *Rubus caesius*. На двух других наблюдалась противоположная тенденция. В связи с этим обратим внимание, что особенности доминирования девяти видов были изучены нами на нескольких участках, но только *Rubus caesius* на разных участках воздействовал на биомассу сообществ разным способом.

В целом наши данные подтверждают результаты других авторов, свидетельствующие о невысокой

роли эффекта взаимодополняемости между видами в образовании биомассы сообществ (Mokany et al., 2008; Elumeeva et al., 2017; Wasof et al., 2018; Lisner et al., 2023, и др.). Кроме того, если отрицательную связь между участием доминантов и биомассой рассматривать как признак ухудшения ими среды обитания для других видов (Vilá, Weiner, 2004), то можно предположить, что данное явление также не имеет широкого распространения в нелесном растительном покрове района исследования. К такому выводу мы уже приходили ранее на основе результатов изучения другого аспекта организации растительных сообществ — характера (избирательного, случайного) вытеснения доминантами сопутствующих видов (Акатов и др., 2022a). Отметим также, что возможности эффектов доминирования и комплементарности ниш по созданию биомассы могут оказаться примерно равными (Mokany et al., 2008). Можно предположить, что именно с этим связано отсутствие значимой связи между участием доминантов и биомассой на многих изученных нами участках сообществ.

Характер (знак) и сила воздействия доминантов на биомассу, вопреки ожиданию, не оказывает существенного влияния на тесноту связи между степенью их доминирования и видовым богатством, но в значительной степени определяет пороги их воздействия на видовое богатство. Из 51 участка растительного покрова, на котором была выявлена статистически значимая отрицательная связь между D и S , только на 10 участках отсутствовал порог первого типа ($THR1$), на трех (все с доминированием *Rubus caesius*) — второго ($THR2$). При этом на участках сообществ с отсутствием либо умеренным положительным или отрицательным воздействием доминирующих видов на биомассу пороги их воздействия на видовое богатство находятся на уровне D менее 0.5 ($THR1$) и 0.35—0.85 ($THR2$). На участках с R_{WD} выше 0.5 доминанты начинают существенно воздействовать на сопутствующие виды лишь при достижении ими весьма значительного участия: 0.4—0.8 ($THR1$) и 0.8—0.9 ($THR2$). Поскольку положительная связь между D и W_G наиболее выражена в синантропных сообществах с доминированием чужеродных видов (DISTex), то и пороги их воздействия на видовое богатство сообществ также выражены в большей степени, чем в сообществах других типов. В среднем оно начинает проявляться, когда их участие в формировании биомассы достигает 60%, становится существенным при достижении участия более 85%. В сообществах других типов — при степени доминирования примерно 30 и 65% соответственно. По мнению Тиле с соавт. (Thiele et al.,

2010), пороги воздействия на видовое богатство сообществ конкретных доминантов могут зависеть также от особенностей типа местообитания. Наши данные в одних случаях подтверждают это предположение, в других нет. Так, на шести участках с доминированием *Solidago canadensis* значения *THR1* варьируют в относительно широком пределе — от 0.41 до 0.92, так же как на пяти участках с доминированием *Medicago falcata* — 0.10—0.68. При этом на четырех участках с *Calamagrostis arundinacea* амплитуда варьирования ниже — от 0.30 до 0.64; на всех пяти участках с *Rubus caesius* порог первого типа (*THR1*) отсутствует.

Но насколько часто аборигенные и чужеродные виды достигают степени доминирования, превышающей *THR2*, и, соответственно, представляют реальную угрозу для видового богатства синантропных сообществ? Ранее мы оценили частоту и степень доминирования аборигенных и чужеродных видов на девяти крупных участках синантропной растительности в окрестностях нескольких населенных пунктов юга России (Акатов и др., 2022б). С этой целью в пределах обследованных участков было регулярным способом заложено 24 847 учетных площадок по 1 м². На каждой из них глазомерно определяли проективное покрытие доминантов. Результаты показали, что доля учетных площадок с покрытием доминантов более 60% (независимо от происхождения) в среднем составляет около 24%, более 80% — 11%. При этом чужеродные виды в среднем для всех участков доминировали только на 12% учетных площадок, а покрытия более 80% достигали лишь на 2.9% (Акатов и др., 2022б). Исследование наиболее распространенных естественных (полуестественных) сообществ в высотном интервале от нижнегорного (340 м над ур. моря) до альпийского (2200 м) поясов Западного Кавказа (крупнотравье, луга, пустоши, ковры) показало, что доля учетных площадок с отсутствием доминирующих видов или с низкой степенью их участия (покрытие менее 40%) от общего числа площадок в среднем составила около 80%, с покрытием доминантов более 60% — 7.7%, более 80% — только 2.4% (неопубликованные данные). Это означает, что в настоящее время доминанты растительных сообществ (как аборигенные, так и чужеродные) нечасто достигают участия, превышающего пороговый уровень второго типа (*THR2*). То есть их существенное воздействие на видовое богатство можно ожидать лишь на относительно небольших по площади участках естественной и синантропной растительности этого региона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, нами показано, что в растительных сообществах района исследования наблюдаются разные варианты соотношения между участием доминантов и биомассой, а значит, предположительно, реализуются разные механизмы воздействия доминирующих видов на сопутствующие. При этом масштаб распространения этих механизмов существенно отличается в естественных (полуестественных) и синантропных сообществах, а также зависит от происхождения доминирующего вида (аборигенный или чужеродный). Так, рост участия доминантов в первых (*NAT*) чаще происходит путем перераспределения ресурсов других видов, во вторых (*DISTa* и *DISTex*) — так же, но и в значительной степени за счет использования ресурсов, не использованных другими видами. Значимое снижение биомассы при росте участия доминантов было выявлено только в 10% изученных сообществ.

Мы также обнаружили, что характер воздействия доминантов на биомассу в той или иной степени определяет пороги их воздействия на локальное видовое богатство. Поскольку положительная связь между доминированием и биомассой наиболее выражена в синантропных сообществах с доминированием чужеродных видов (*DISTex*), то и пороги их воздействия на видовое богатство этих сообществ также выражены в большей степени, чем в сообществах других типов. При этом, как показали результаты исследований, выполненных нами ранее, аборигенные и чужеродные виды не часто достигают степени доминирования, представляющей реальную угрозу для видового богатства сообществ (пороговый уровень второго типа — *THR2*). Соответственно, наши результаты свидетельствуют в поддержку точки зрения, что программы борьбы с инвазивными и экспансивными видами растений должны быть направлены не столько на полное их уничтожение, сколько на ограничение плотности их популяций на уровне порога воздействия или немного ниже (Thiele et al., 2010).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

В статье приведены результаты исследований, выполненных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 16-04-00228 и 20-04-00364).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Рогожникова Д.Р., 2021. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden., Apiaceae) в Башкортостане // Росс. журн. биол. инвазий. № 1. С. 2—12.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М. и др., 2022а. Воздействие доминантов на видовое богатство растительных сообществ в контексте энергетической гипотезы // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 5. С. 336—345 [Akatov V.V., Akatova T.V., Afanasyev D.F., Eskina T.G., Sazonets N.M., et al., 2023. Effect of dominants on the species richness of plant communities in the context of the species—energy hypothesis // Biol. Bull. Rev. V. 13. № 3. P. 238—246].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф., Сушкова Е.Г., Чефранов С.Г., 2021. Результат воздействия доминантов на видовое богатство растительных сообществ: упорядоченное или случайное исчезновение видов? // Экология. № 4. С. 243—253 [Akatov V.V., Akatova T.V., Afanasyev D.F., Eskina T.G., Sushkova E.G., Chefranov S.G., 2021. Result of impact of dominants on species richness of plant communities: ordered or random species loss? // Russ. J. Ecol. V. 52. № 4. P. 257—266].
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Ескина Т.Г., Сазонец Н.М., Чефранов С.Г., 2022б. Частота и степень доминирования чужеродных и аборигенных видов в синантропных растительных сообществах юга России // Росс. журн. биол. инвазий. № 3. С. 2—17 [Akatov V.V., Akatova T.V., Eskina T.G., Sazonets N.M., Chefranov S.G., 2022. Frequency of occurrence and level of dominance of alien and native species in synanthropic plant communities of southern Russia // Russ. J. Biol. Invasions. V. 13. № 4. P. 399—411].
- Бесекерский В.А., 2007. Теория систем автоматического управления. М.: Профессия. 752 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В., 2010. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС. 512 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Росс. журн. биол. инвазий. № 1. С. 2—8.
- Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В. и др., 2019. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 6. С. 439—450.
- Зернов А.С., 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК. 664 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем. 488 с.
- Морозова О.В., 2023. Археофиты во флоре Европейской России // Росс. журн. биол. инвазий. № 1. С. 53—129.
- Неронов В.М., Луцкекина А.А., 2001. Чужеродные виды и сохранение биологического разнообразия // Успехи соврем. биологии. Т. 121. № 1. С. 121—128.
- Онипченко В.Г., 2013. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: Красанд. 640 с.
- Работнов Т.А., 1983. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 296 с.
- Сенатор С.А., Розенберг А.Г., 2016. Эколого-экономическая оценка ущерба от инвазивных видов растений // Успехи соврем. биологии. Т. 136. № 6. С. 531—538.
- Bartha S., Szentes Sz., Horváth A., Ház J., Zimmermann Z., et al., 2014. Impact of mid-successional dominant species on the diversity and progress of succession in regenerating temperate grasslands // Appl. Veg. Sci. V. 17. № 2. P. 201—213.
- Berger W.H., Parker F.L., 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. V. 168. P. 1345—1347.
- Callaway R.M., Ridenour W.M., 2004. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability // Front. Ecol. Environ. V. 2. № 8. P. 436—443.
- Chabrierie O., Massol F., Facon B., Thevenoux R., Hess M., et al., 2019. Biological invasion theories: Merging perspectives from population, community and ecosystem scales // Preprints. <https://www.researchgate.net/publication/336894588>.
- Czarniecka-Wiera M., Kacki Z., Chytry M., Palpurina S., 2019. Diversity loss in grasslands due to the increasing dominance of alien and native competitive herbs // Biodivers. Conserv. V. 28. P. 2781—2796.
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M., Gemmill N.J., 2005. Are invasive species the drivers of ecological change // Trends Ecol. Evol. V. 20. P. 470—474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>
- Eger A., Best R.J., Baum J.K., 2021. Dominance determines fish community biomass in a temperate seagrass ecosystem // Ecol. Evol. V. 11. № 15. P. 10489—10501. <https://doi.org/10.1002/ece3.7854>
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Weger M.J.A., 2017. No other species can replace them: Evidence for the key role of dominants in an alpine *Festuca varia* grassland // J. Veg. Sci. V. 28. P. 674—683.
- Eyre T.J., Wang J., Venz M.F., Chilcott C., Whish G., 2009. Buffel grass in Queensland's semi-arid woodlands: Response to local and landscape scale variables, and relationship with grass, forb and reptile species // Rangeland J. V. 31. P. 293—305.
- Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M., 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis // Prog. Phys. Geogr. V. 33. P. 319—338.

- Grime J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects // *J. Ecol.* V. 86. P. 902–910.
- Hejda M., Pyšek P., Jarošík V., 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // *J. Ecol.* V. 97. P. 393–403.
- Hejda M., Sádlo J., Kutlvašr J., Petřík P., Vítková M., et al., 2021. Do invasive alien plants impact the diversity of vegetation more compared to native expansive dominants? // *Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts / Eds Dgebuadze Yu.Yu., Krylov A.V., Petrovskiy V.G., Karabanov D.P. Kazan: Buk.* P. 88–89.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W., 2008. Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // *Ecology.* V. 89. № 6. P. 1510–1520.
- Houlahan J.E., Findlay C.S., 2004. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity // *Conserv. Biol.* V. 18. № 4. P. 1132–1138.
- Levine J.M., Vilá M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K., Lavorel S., 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions // *Proc. Biol. Sci.* V. 270. P. 775–781.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Lisner A., Konečná M., Blažek P., Lepš J., 2023. Community biomass is driven by dominants and their characteristics — The insight from a field biodiversity experiment with realistic species loss scenario // *J. Ecol.* V. 111. № 1. P. 240–250.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.14029>
- Magguran A., 1988. *Ecological Diversity and its Measurement.* Princeton: Princeton Univ. Press. 181 p.
- Maureaud A., Hodapp D., Denderen P.D., van, Hillebrand H., Gislason H., et al., 2019. Biodiversity–ecosystem functioning relationships in fish communities: Biomass is related to evenness and the environment, not to species richness // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 286. № 1906.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1189>
- Mokany K., Ash J., Roxburgh S., 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland // *J. Ecol.* V. 96. P. 884–893.
- Piazzì L., Balata D., Bulleri F., Gennaro P., Ceccherelli G., 2016. The invasion of *Caulerpa cylindracea* in the Mediterranean: the known, the unknown and the knowable // *Mar. Biol.* V. 163. № 7. Art. 161.
<https://doi.org/10.1007/s00227-016-2937-4>
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M., 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Am. J. Bot.* V. 98. № 3. P. 539–548.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000402>
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M., 2013. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // *Science.* V. 339. P. 316–318.
<https://doi.org/10.1126/science.1226817>
- Prach K., Wade M., 1992. Population characteristics of expansive perennial herbs // *Preslia.* V. 64. P. 45–51.
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G., Williamson M., Kirschner J., 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // *Taxon.* V. 53. P. 131–143.
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P., 2013. Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation Ecology, 2nd ed. / Eds Maarel E., van der Franklin J. Chichester: Wiley & Sons, Ltd.* P. 387–424.
- Sheley R.L., Jacobs J.S., Carpinelli M.F., 1998. Distribution, biology, and management of diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) and spotted knapweed (*Centaurea maculosa*) // *Weed Technol.* V. 12. P. 353–362.
- Thiele J., Kollmann J., Markussen B., Otte A., 2010. Impact assessment revisited — improving the theoretical basis for management of invasive alien species // *Biol. Invasions.* V. 12. P. 2025–2035.
<https://doi.org/10.1007/s10530-009-9605-2>
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., Mielke T., Lehman C., 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment // *Science.* V. 294. P. 843–845.
<https://doi.org/10.1126/science.1060391>
- Vilá M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., et al., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // *Ecol. Lett.* V. 14. № 7. P. 702–708.
- Vilá M., Weiner J., 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments // *Oikos.* V. 105. № 2. P. 229–238.
- Vinogradova Y.K., Kuklina A.G., 2020. Genesis of the scientific discipline “Invasive Biology” in Russia // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* V. 579. Art. 012164.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/579/1/012164>
- Vinogradova Y.K., Tokhtar V.K., Notov A.A., Mayorov S.R., Danilova E.S., 2021. Plant invasion research in Russia: Basic projects and scientific fields // *Plants.* V. 10. Art. 1477.
<https://doi.org/10.3390/plants10071477>
- Wasof S., Lenoir J., Hattab T., Jamoneau A., Gallet-Moron E., et al., 2018. Dominance of individual plant species is more important than diversity in explaining plant biomass in the forest understory // *J. Veg. Sci.* V. 29. № 3. P. 521–531.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12624>

Dominants in plant communities: The nature of impact on biomass determines the thresholds of impact on local species richness

V. V. Akatov^{a, b, *}, T. V. Akatova^b, T. G. Eskina^b, N. M. Sazonets^a, S. G. Chefranov^a

*^aMaykop State Technological University
Pervomaiskaya str., 191, Maykop, 385000 Russia*

*^bCaucasus State Nature Biosphere Reserve
Sovetskaya str., 187, Maykop, 385000 Russia*

**E-mail: akatovmgti@mail.ru*

In accordance with existing ideas, a state of dominance in plant communities by some species (including alien and expansive ones) can be achieved through the use of resources of other species (1), also and additionally through the use of previously unused resources (2), also and additionally by allelopathy or changes in environmental conditions (3). It is believed that in the first case this process does not affect the total biomass of communities, in the second it is accompanied by its increase, in the third it is mainly reduced. It can be assumed that the mechanism of increasing the degree of dominance of individual species also determines the nature of their influence on species richness. To test this hypothesis, we compared the participation of dominants, biomass, and the number of accompanying species in a series of biomass samples taken from 67 sites of terrestrial plant communities in the Western Caucasus and Ciscaucasia (high and low mountain meadows and steppes, communities of wastelands, old fallows, etc.). The results showed that 1) in these communities different variants of the relationship between the participation of dominants and biomass are observed, which means that, presumably, different mechanisms of influence of dominants on accompanying species are realized; 2) the distribution of these mechanisms differs in natural (semi-natural) and synanthropic communities, with the dominance of native and alien species; 3) the nature of the impact of dominants on biomass determines the thresholds for their impact on local species richness; 4) in synanthropic communities with the dominance of alien species, these thresholds are more pronounced than in communities of other types. At the same time, our earlier obtained results showed that native and alien species do not often reach the degree of dominance, the excess of which poses a significant threat to the species richness of plant communities.

УДК 582.475.7:581.1:630*181

ОСОБЕННОСТИ МОДЕЛИ ФОТОСИНТЕЗА ПИХТЫ СИБИРСКОЙ КАК РЕЗУЛЬТАТ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЯ К УСЛОВИЯМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

© 2024 г. С. И. Тарасов*, Н. В. Герлинг**

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: tarasov@ib.komisc.ru

**E-mail: gerling@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 04.05.2023 г.

После доработки 16.09.2023 г.

Принята к публикации 10.12.2023 г.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) входит в категорию основных лесообразующих пород северо-востока европейской части России. По сравнению с другими лесообразующими породами пихта сибирская изучена слабо, целостных моделей, которые описывают динамику фотосинтеза пихты в зависимости от факторов среды и условий произрастания, не существует. Моделирование интенсивности фотосинтеза пихты в зависимости от факторов среды по вертикальным градиентам и анатомо-морфологической структуры хвои пихты сибирской, изменяющейся от расположения внутри растительного полога по высоте, — цель настоящего исследования. Исследование проводили в средней подзоне тайги Республики Коми в ельнике чернично-сфагновом на двух высотных уровнях. Объекты исследования представлены двумя деревьями пихты сибирской, занимающими в структуре древостоя разное положение, одно входящее в состав основного яруса, другое — в состав второго яруса. В кронах выбранных деревьев на неотрезанных побегах измеряли скорость ассимиляции CO_2 хвоей пихты, интенсивность падающей фотосинтетически активной радиации, температуру воздуха, относительную влажность воздуха и концентрацию CO_2 в атмосфере; изучали анатомо-морфологическую структуру хвои пихты в зависимости от расположения по высоте в структуре древостоя. На основе экспериментальных данных получено регрессионное уравнение, моделирующее зависимость скорости ассимиляции CO_2 хвоей пихты сибирской от факторов окружающей среды. Валидация показала адекватность и статистическую значимость модели. Выявлена специфика модели и анатомо-морфологических особенностей хвои пихты в зависимости от высоты расположения в древостое.

DOI: 10.31857/S0044459624020032, EDN: vvuwmy

На бореальные леса приходится 38% площади, занимаемой растительностью в планетарном масштабе, что свидетельствует о значимости вклада бореальных лесов в обмен углеродом и водой между растительностью и атмосферой (Soja et al., 2007; Olsson, 2009). Одна из основных лесообразующих пород бореальной зоны — пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), являясь участником глобального круговорота веществ, она оказывает непосредственное влияние на окружающую среду на всех уровнях организации лесных экосистем. Однако, по сравнению с другими лесообразующими породами, вклад пихты в обмен энергией и веществом с атмосферой практически не изучен.

Биологов, как правило, интересует не собственно взаимовлияние среды и растения,

а воздействие экологических факторов на продуктивность растений. Это объясняется практическим интересом: модельные оценки интенсивности ассимиляции могут заменить оценки поглощения углекислого газа древостоем, сделанные на основании длительных и трудоемких мониторинговых измерений (например, методом модельных деревьев). Для оценки влияния факторов среды на жизненный цикл растительных сообществ используют различные экспериментальные подходы и математические модели (Korpilahti, 1988; Mäkelä et al., 2000; Цельникер и др., 2002; Hari, Mäkelä, 2003; Hari et al., 2009). Широкое распространение получила теоретическая модель Фаркухара с соавт. (Farquhar et al., 1980).

Традиционно основным фактором, определяющим продуктивность растений, считается

интенсивность падающей фотосинтетически активной радиации (ФАР). При оценке продукции фотосинтеза у хвойных растений выделяют “световую” и “теневую” хвою (Цельникер и др., 2002), но, принимая во внимание наличие вертикального градиента интенсивности ФАР в лесных экосистемах, определяемого высотой солнца над горизонтом, а также горизонтальный градиент, обусловленный азимутальным эффектом, такое деление условно. Более того, для древостоев характерны не только вертикальные градиенты интенсивности ФАР, но и градиенты других факторов среды, в частности относительной влажности воздуха и концентрации CO_2 . При этом значения факторов среды не постоянны и, как правило, отклоняются от оптимума для конкретного вида. Известно, что повышение устойчивости растительного организма в изменяющихся условиях среды осуществляется через механизм адаптации. Адаптация включает в себя все процессы и приспособления: анатомические, морфологические, физиологические и др. В контексте изучения влияния факторов среды на продуктивность пихты сибирской можно полагать, что скорость ассимиляции CO_2 хвоей пихты, а также анатомо-морфологические особенности строения хвои должны зависеть от ее расположения в структуре полога по вертикали.

Таким образом, в общей проблеме изучения влияния факторов среды на фотосинтез пихты сибирской были выделены две задачи:

- 1) исследование зависимости скорости ассимиляции CO_2 хвоей пихты сибирской от факторов окружающей среды и высоты расположения ассимиляционного аппарата в естественных условиях;
- 2) исследование анатомо-морфологических особенностей строения хвои пихты сибирской в зависимости от места расположения хвои в структуре растительного полога.

Первая задача может быть решена с использованием инфракрасного газоанализатора на основе открытой системы газообмена, позволяющего синхронизировать измерение многих факторов среды с измерением скорости ассимиляции CO_2 . Конечная цель поставленной задачи — построение регрессионной модели, связывающей множество значений входных переменных (факторов среды) с множеством значений выходной переменной (скорость ассимиляции CO_2). Для регрессионной модели логичным будет применение системного подхода. Опираясь на базовую модель “черного ящика” и используя известные корреляции входных и выходных величин, можно получить теоретическую модель

внутренней структуры и причинных механизмов, позволяющую перейти к модели “серого ящика” и количественно выразить суммарное влияние нескольких факторов среды на скорость ассимиляции CO_2 .

Вторая задача решается методами световой и электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в лесном насаждении с участием пихты сибирской, расположенном в бореальной зоне северо-востока европейской части России, а именно в Княжпогостском административном районе Республики Коми.

Исследования проводили с мая по октябрь 2020, 2021 и 2022 гг. в ельнике чернично-сфагновом ($62^{\circ}16'03''$ с.ш., $50^{\circ}41'07''$ в.д.) на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН, расположенного в подзоне средней тайги. Характеристика фитоценоза приведена в работе “Коренные еловые леса Севера...” (2006).

Объектами исследования были выбраны два дерева пихты. Дерево 1: высота 18 м, диаметр ствола на высоте 1.3 м равен 20 см; Дерево 2: высота 4 м, диаметр ствола на высоте 1.3 м равен 6 см. В древостое была установлена вышка, с которой проводились измерения в средней части кроны Дерева 1 (высота измерения 15 м); высота, на которой проводились измерения в кроне Дерева 2, равна 1.5 м. Фотосинтез измеряли на неотрезанных побегах (хвоя 2-го года жизни) с помощью инфракрасного газоанализатора LI-COR LI-6400 и непрозрачной камеры для хвойных типа 6400-22 (LI-COR Inc., США). В процессе управляемого эксперимента измерялись и контролировались: температура воздуха, интенсивность падающей ФАР, концентрация углекислого газа в камере с образцом (побегом пихты), скорость ассимиляции CO_2 и относительная влажность воздуха в камере с образцом.

С каждого дерева было отобрано по пять охвоенных побегов 2-го года развития. Длину хвоинок (L) измеряли линейкой, погрешность измерения ± 0.5 мм.

Поперечные и продольные срезы хвои готовили на микротоме МЗП-01 (“ТЕХНОМ”, Россия). Готовые препараты просматривали в световом микроскопе Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия) и фотографировали. Фотосъемку производили цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия). Измерение морфометрических параметров (ширины (W), толщины (T),

периметра (P) и площади поперечного сечения (S) в средней части хвои) проводили на полученных фотоснимках с использованием программы Carl Zeiss Vision (Carl Zeiss, Германия), погрешность измерения длины ± 0.05 мкм.

Для ультраструктурных исследований хвою пихты сибирской фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида, далее — в 1%-ном растворе осмиевой кислоты. После дегидратации в серии растворов этилового спирта и ацетона объекты заливали в смолу Epon. Срезы готовили на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США) и просматривали с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500 (Tesla, Чехия). Число гран на срез хлоропласта принимали за среднее число гран в хлоропласте клетки мезофилла. Суммарное количество тилакоидов на срез принимали за среднее число тилакоидов в хлоропласте клетки мезофилла.

Для определения содержания пигментов навеску хвои фиксировали в кипящем ацетоне. Концентрацию пигментов в ацетоновых вытяжках определяли на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) (Маслова и др., 1986). Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе определяли по Лихтенталеру (Lichtenthaler, 1987).

Среднее число устьиц, приходящееся на единицу длины хвоинки, измеряли с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10 (АО “ЛЗОС”, Россия) и окуляр-микрометра (квадрат измерительной сетки — 2×2 мм, увеличение — 15-кратное). Устьица пихты сибирской располагаются только на абаксиальной стороне хвоинки в двух устьичных полосах. Отношение суммарного числа устьиц в двух полосах к длине стороны квадрата окуляр-микрометра принимали за оценку среднего числа устьиц, приходящихся на единицу длины хвоинки. Измерение размеров надустыичной ямки проводили на продольных и поперечных срезах хвои. Диффузное сопротивление устьиц рассчитывали согласно методике А.Т. Коппель и К.Х. Ваииико (1988).

Оценку количества клеток мезофилла в единице объема хвоинки производили по следующей методике. Оценивали среднее количество клеток мезофилла на поперечном срезе хвоинки; измеряли площадь поперечного среза хвоинки. По формуле объема цилиндра определяли объем слоя поперечного сечения хвоинки высотой, равной толщине клетки мезофилла. Разделив количество клеток мезофилла в слое поперечного сечения на объем слоя поперечного сечения,

оценивали количество клеток мезофилла в единице объема хвоинки.

По этой же методике на продольном и поперечном срезах клетки мезофилла оценивали среднее количество хлоропластов в клетке. Окончательно за среднее количество хлоропластов в единице объема клетки мезофилла принимали отношение среднего полученных величин к объему клетки.

Клетку палисадного мезофилла хвои пихты сибирской моделировали эллипсоидом с полуосями a , b , c . Объем палисадной клетки мезофилла рассчитывали по формуле эллипсоида:

$$V_m = \frac{4}{3} \pi abc, \quad (1)$$

где a — половина длины клетки мезофилла на продольном срезе хвоинки, b — половина ширины клетки мезофилла на продольном сечении хвоинки, c — половина ширины клетки мезофилла на поперечном сечении хвоинки.

Хлоропласт моделировали эллипсоидом вращения с полуосями a и b . Объем хлоропласта рассчитывали по формуле эллипсоида вращения:

$$V_{ch} = \frac{4}{3} \pi ab^2, \quad (2)$$

где a — половина длины хлоропласта на продольном срезе клетки мезофилла, b — половина ширины хлоропласта на продольном срезе клетки мезофилла.

Среднюю площадь поверхности хвоинки определяли по методике, изложенной в работе С.И. Тарасова и Н.В. Герлинг (2021), которую затем использовали для определения средней площади хвоинок на побеге в эксперименте. Объем хвоинки определяли как произведение площади S_f сечения хвоинки в средней части на длину хвоинки L .

Световые кривые, характеризующие зависимость скорости ассимиляции CO_2 от факторов среды, получали с помощью портативной системы измерения фотосинтеза LI-6400XT стандартным методом, описанным в руководстве (LI-COR, Inc., 2003). Погрешность измерения скорости ассимиляции CO_2 во всем диапазоне значений больше либо равна 15% (Тарасов, Герлинг, 2022). Побег пихты помещали в непрозрачную камеру для хвойных типа 6400-22 (LI-COR: Interfacing..., 2016). Измерения проводили при значениях интенсивности ФАР 50, 100, 200, 400, 600, 800, 1000 моль квантов $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при молярном расходе воздуха F , равном 300 моль $\cdot \text{с}^{-1}$. Время измерения одного

значения скорости ассимиляции CO_2 задавали равным 5 мин. Температуру хвои задавали в диапазоне от 6 до 30 °C. При измерениях концентрация углекислого газа в воздухе задавалась равной 400 ppm с помощью смесителя 6400-01 CO_2 Injector System (<https://www.licor.com/env/pdf/photosynthesis/6400-01Installation.pdf>).

Оптимизация параметров модели осуществлялась методом наименьших квадратов, оценка параметров проводилась для уровня значимости $\alpha = 0.05$ с использованием программного продукта *KyPlot 6.0, version 6.0.2*. Для анализа использовали 5 световых кривых, полученных на Дереве 1, и 23 – на Дереве 2.

Валидацию модели проводили методом регрессии Деминга, т.е. линейной регрессии с ошибками в независимых переменных и данных замеров (<https://www.ncss.com/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структурная модель ассимиляции CO_2 хвоей пихты сибирской. В рамках системного подхода моделирование взаимодействия пихты сибирской с факторами среды осуществляли по следующей методике. На побеге пихты, находящемся в камере газового анализатора, выделяли отдельную хвоинку и рассматривали ее как открытую систему (S), которая взаимодействует со средой, представляющей собой пространство камеры образца (Росс, 1959; Severance, 2009; Тарасенко, 2015). Поток вещества (поток CO_2 , поглощаемый хвоинкой в процессе фотосинтеза) рассматривали как вход системы, за наблюдаемый отклик системы на воздействия среды принимали изменение скорости ассимиляции CO_2 ($A(t)$). Так как поток CO_2 направлен в систему, для удобства рассматривали $A(t)$ не как выходную переменную, а как входную или контролируемый вход. В свою очередь, переменные среды, такие как температура листа $T(t)$, интенсивность ФАР $I(t)$, концентрация CO_2 в воздухе $C(t)$, рассматривали как управляемые входы (параметры), а относительную влажность воздуха $W(t)$ – как наблюдаемый вход (параметр). Здесь и далее t означает время. Таким образом, хвоинка как биологический объект с учетом параметров среды, поддающихся измерению и контролю, сводится к открытой системе с пятью входами. Схематично это показано на рис. 1.

Свойство функциональности любой системы предполагает, что состояние выходов системы функционально зависит от состояния ее входов (Severance, 2009). В данном случае

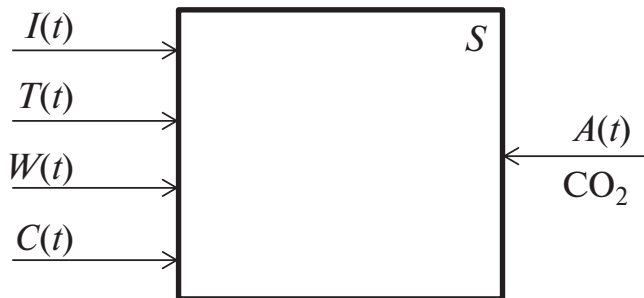


Рис. 1. Схематичное представление хвоинки как открытой системы (обозначения см. в тексте).

состояние входа $A(t)$ зависит от состояния входов $I(t), T(t), C(t), W(t)$. То есть входы системы связаны между собой некоторым соотношением, которое в общем случае не известно, а в символическом виде представляет собой преобразование входов оператором системы S :

$$A(t) = S[I(t), T(t), C(t), W(t)]. \quad (3)$$

Тогда всякому заданному управляющему воздействию $I^*(t), T^*(t), C^*(t)$ и $W^*(t)$ соответствует определенное состояние $A^*(t)$ контролируемого входа системы:

$$A^*(t) = S[I^*(t), T^*(t), C^*(t), W^*(t)]. \quad (4)$$

Оператор S неизвестен, но может быть реализован в виде некоторой модели S_m взаимодействия системы (хвоинки) с факторами среды. Обозначив состояние входа системы как $A(t)$, можно записать:

$$\hat{A}(t) = S_m[I^*(t), T^*(t), C^*(t), W^*(t)]. \quad (5)$$

Очевидно, модель тем лучше описывает взаимодействие системы с окружающей средой, чем ближе $\hat{A}(t)$ к $A^*(t)$.

В эксперименте состояние входов системы задается в дискретной форме; соответственно, эти состояния обозначаем $A_i^*, \hat{A}_i, I_i, T_i, W_i$ и C_i , где индекс i соответствует значению параметра в момент времени t_i .

Если выбрать метод наименьших квадратов в качестве базового метода, то “мерой близости” эмпирического и модельного состояний выхода системы будет сумма квадратов разностей $A_i^* - \hat{A}_i$. Таким образом, задача изучения влияния выбранных факторов среды на скорость ассимиляции CO_2

хвоей пихты заключается в подгонке модели таким образом, чтобы выполнялось следующее соотношение:

$$\sum_i [A_i^* - \hat{A}_i]^2 \rightarrow \min_i. \quad (6)$$

Чтобы перейти к построению математической модели взаимодействия хвоинки со средой, необходимо детализировать внутреннюю структуру системы S_m .

Примем основную гипотезу, описывающую взаимодействие хвоинки с окружающей средой: при любом значении параметров среды значение входа системы не может превысить некоторую заданную величину, которая определяется внутренними свойствами системы. Иными словами, для хвоинки пихты сибирской существует предельное значение скорости ассимиляции CO_2 — обозначим его A_m . Тогда влияние, например, интенсивности ФАР на скорость ассимиляции CO_2 хвоинкой можно выразить в виде следующей структурной модели, которая схематично представлена на рис. 2.

Солнечная радиация в диапазоне ФАР (I_i) поступает на вход операторного блока, отображающего значения входной переменной в выходное значение, которое описывается функцией $f_1(I_i)$ — *частной функцией отклика* переменной I_i , — изменяющейся в диапазоне от 0 до 1 при любых значениях I_i , $0 \leq f_1(I_i) \leq 1, \forall I_i$ (Ризниченко, 2003). Выход операторного блока преобразования соединен с входом операторного блока умножения $\times A_m$, осуществляющего умножение на A_m . На другой вход этого блока поступает входная переменная \hat{A}_i , скорость поступления которой в систему зависит от $f_1(I_i)$ и определяется выражением $\hat{A}_i = A_m f_1(I_i)$. На входе операторного блока умножения (и, соответственно,

на контролируемом входе системы) при любых значениях входного сигнала I_i будет некоторая величина \hat{A}_i , принимающая значение в диапазоне от 0 до A_m , т.е. $0 \leq \hat{A}_i \leq A_m, \forall I_i$. Преобразование входной переменной I_i во входную переменную \hat{A}_i можно формально записать как:

$$\hat{A}_i = S_m [I_i] = A_m f_1(I_i), \text{ где } 0 \leq f_1(I_i) \leq 1, \forall I_i. \quad (7)$$

Аналогичные структурные модели можно использовать для описания влияния температуры, относительной влажности воздуха и концентрации углекислого газа в атмосфере на скорость ассимиляции CO_2 :

$$\hat{T}_i = S_m [T_i] = A_m f_2(T_i), \text{ где } 0 \leq f_2(T_i) \leq 1, \forall T_i; \quad (8)$$

$$\hat{W}_i = S_m [W_i] = A_m f_3(W_i), \text{ где } 0 \leq f_3(W_i) \leq 1, \forall W_i; \quad (9)$$

$$\hat{C}_i = S_m [C_i] = A_m f_4(C_i), \text{ где } 0 \leq f_4(C_i) \leq 1, \forall C_i. \quad (10)$$

Совместное влияние внешних факторов на скорость ассимиляции CO_2 может быть описано с помощью обобщенной функции, представляющей собой результат отображения частных функций отклика управляемых и наблюдаемых входных переменных. Очевидно, что значение обобщенной функции при любых значениях входных параметров также не должно превышать 1. Данное положение проще всего реализуется при использовании мультипликативного преобразования частных функций отклика. Логичным обобщением частных структурных моделей в этом случае будет общая структурная модель, представленная в виде схемы на рис. 3.

Входные переменные поступают на входы подсистем $S_{m,1}$, $S_{m,2}$, $S_{m,3}$ и $S_{m,4}$, осуществляющих отображение входных переменных в частные функции отклика соответствующих входных переменных, изменяющиеся в диапазоне от 0 до 1 при любых значениях входной переменной. Выходы подсистем $S_{m,1}$, $S_{m,2}$, $S_{m,3}$ и $S_{m,4}$ соединены с входами подсистемы $S_{m,5}$, осуществляющей умножение входных частных функций отклика. Результатом умножения является обобщенная функция отклика $f_5(I_i, T_i, W_i, C_i)$, которая далее умножается на A_m . На другой вход подсистемы $S_{m,5}$ поступает входная переменная \hat{A}_i , значение которой теперь определяется как $\hat{A}_i = A_m f_5(I_i, T_i, W_i, C_i) = A_m f_1(I_i) f_2(T_i) f_3(W_i) f_4(C_i)$. Таким образом, величина \hat{A}_i на входе подсистемы $S_{m,5}$ (или на контролируемом входе системы) при любых значениях входных сигналов будет

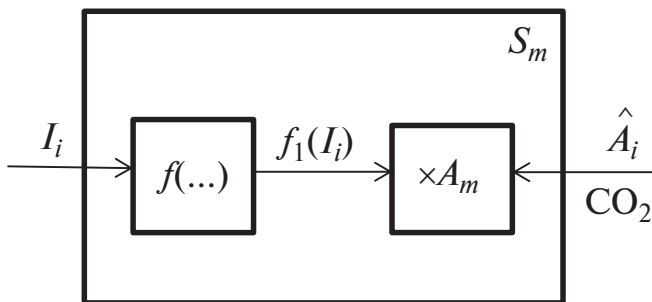


Рис. 2. Структурная модель влияния интенсивности ФАР на скорость ассимиляции CO_2 : $f(\dots)$ — операция отображения, \times — операция умножения (обозначения см. в тексте).

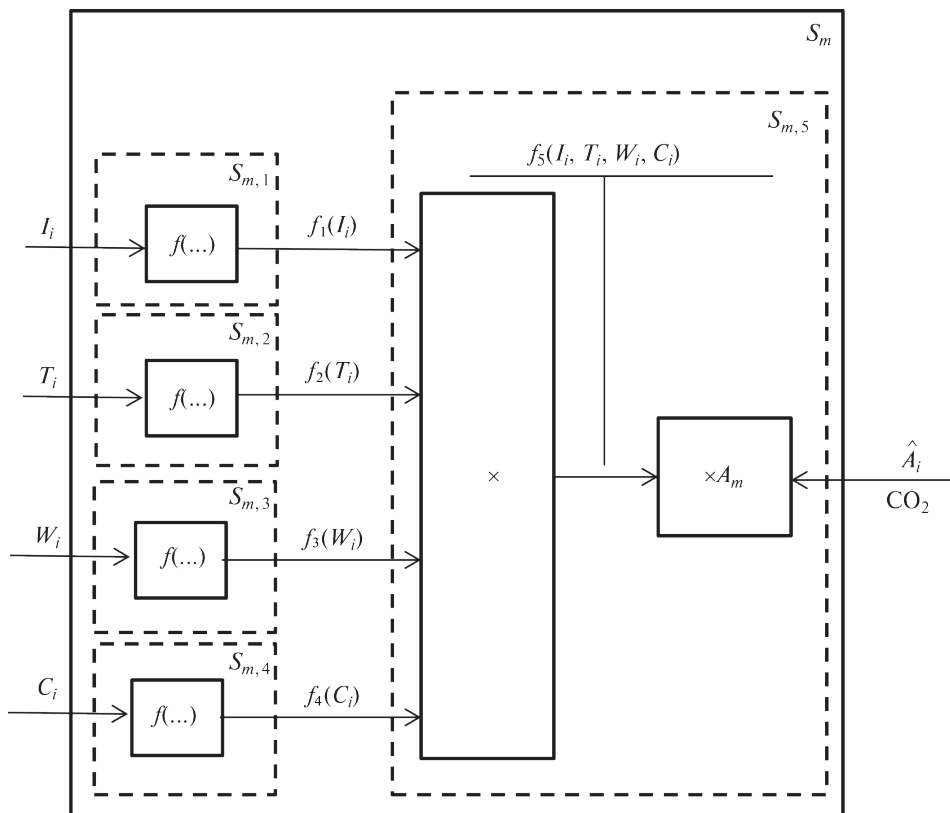


Рис. 3. Обобщенная структурная модель влияния факторов среды на скорость ассимиляции CO₂ (обозначения см. в тексте).

принимать значение в диапазоне от 0 до A_m , т.е. $0 \leq \hat{A}_i \leq A_m, \forall I_i, T_i, W_i, C_i$.

Согласно общей структурной модели, преобразование входных переменных I_i, T_i, W_i и C_i во входную переменную \hat{A}_i формально может быть записано как:

$$\begin{aligned} \hat{A}_i &= S_m [I_i, T_i, W_i, C_i] = A_m S_{m,5} [S_{m,1} [I_i] \cdot \\ &\cdot S_{m,2} [T_i] \cdot S_{m,3} [W_i] \cdot S_{m,4} [C_i]] = \\ &= A_m f_1(I_i) f_2(T_i) f_3(W_i) f_4(C_i), \end{aligned} \tag{11}$$

где $0 \leq f_1(I_i) \leq 1, \forall I_i, 0 \leq f_2(T_i) \leq 1, \forall T_i, 0 \leq f_3(W_i) \leq 1, \forall W_i, 0 \leq f_4(C_i) \leq 1, \forall C_i$, откуда следует $0 \leq f_1(I_i) f_2(T_i) f_3(W_i) f_4(C_i) \leq 1, \forall I_i, T_i, W_i, C_i$.

Полученная общая структурная модель (11) может быть распространена на n -е количество хвоинок и является основой для выбора конкретного вида функций $f_1(I_i), f_2(T_i), f_3(W_i)$ и $f_4(C_i)$.

Математическая модель частной функции отклика переменной I_i . Для описания зависимости скорости ассимиляции CO₂ (A) от интенсивности ФАР наиболее часто применяется уравнение Михаэлиса–Ментен (Korpilahti, 1988; Hari et al.,

2009) или уравнение прямоугольной гиперболы (Торнли, 1982):

$$A = A_m \frac{I}{I + b}, \tag{12}$$

где I – интенсивность ФАР, A_m и b – специфические параметры для единицы площади хвои.

Однако результаты моделирования (здесь и далее под моделированием при подборе частных функций отклика подразумевается аппроксимация зависимости скорости ассимиляции CO₂ от температуры и относительной влажности воздуха, интенсивности ФАР, концентрации CO₂) с использованием экспериментальных данных показывают, что фотосинтетическую реакцию хвои пихты лучше, чем прямоугольная гипербола, описывает уравнение, имеющее следующий вид (Торнли, 1982):

$$A = A_m \left(1 - e^{-(\alpha I / A_m)}\right), \tag{13}$$

где A_m – максимальное значение скорости ассимиляции CO₂, I – интенсивность ФАР, α – коэффициент масштаба.

Принимая во внимание результаты моделирования, в качестве частной функции отклика переменной I_i выбираем функцию вида:

$$f_1(I_i) = 1 - e^{-(\alpha I_i)}, \quad (14)$$

где I_i — интенсивность ФАР, α — коэффициент масштаба.

Математическая модель частной функции отклика переменной T_i . Температура воздуха влияет на фотосинтез через биохимические реакции: повышение температуры воздуха стимулирует фотосинтез, однако превышение температурой воздуха некоторого оптимального значения угнетает фотосинтез. В настоящее время зависимость скорости фотосинтеза от температуры, как правило, описывается колоколообразной функцией (June et al., 1997; Cmmereger, 2000). За основу частной функции отклика переменной T_i , как и в работе Джун соавт. (June et al., 1997), нами была взята функция Гаусса. В процессе моделирования функция была преобразована к виду:

$$f_2(T_i) = \exp\left(-\frac{(T_i - T_{opt})^2}{\beta^2}\right), \quad (15)$$

T_{opt} — оптимальная температура среды, °C; T_i — температура листа, принимаемая равной температуре среды (Korpilaht, 1988), °C; β — коэффициент масштаба, °C. В графическом виде данная зависимость представлена на рис. 4. Выражение (15) применяется в диапазоне температур, встречающихся в естественных условиях исследуемой территории.

Мематическая модель частной функции отклика переменной W_i . Устьица реагируют как на факторы внешней среды, такие как свет, температура, атмосферная влажность, так и на условия внутри листа, включая концентрацию CO_2 в мезофилле, состоян водного режима эпидермиса (Gutschick, Simonneau, 2002; Schulze et al., 2005; Gaëlle et al., 2010). Реакция устьиц на изменение всех этих факторов, как правило, носит нелинейный характер и часто имеет противоположные тенденции.

Принимая во внимание сложность подбора функции, зависящей от стольких факторов, частную функцию отклика переменной W_i выбирали, опираясь на следующие базовые предположения. Относительная влажность воздуха влияет на фотосинтез через взаимодействие с замыкающими клетками устьица. Стопроцентная

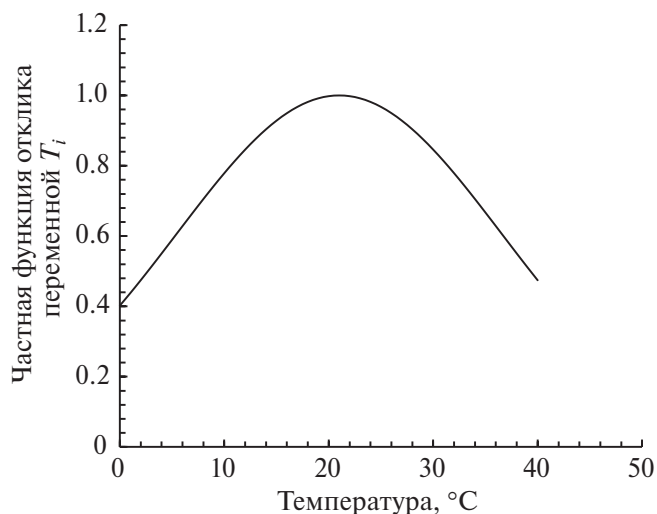


Рис. 4. Зависимость частной функции отклика переменной T_i от текущей температуры листа при заданных параметрах: $T_{opt} = 21$ °C, $\beta = 22$ °C.

относительная влажность воздуха способствует полному раскрытию устьиц; при относительной влажности, стремящейся к минимуму, устьица имеют тенденцию закрываться. Размер устьичной щели регулирует расход входящих и выходящих потоков газов (Schulze et al., 2005).

В качестве частной функции отклика переменной W_i в процессе моделирования была выбрана функция вида:

$$f_3(W_i) = 0.01 \cdot W_i, \quad (16)$$

где W_i — относительная влажность среды. Коэффициент 0.01 соответствует 1/100%.

Математическая модель частной функции отклика переменной C_i . В диапазоне концентраций CO_2 в атмосфере от 350 до 450 ppm зависимость скорости ассимиляции углекислого газа C_3 -растениями от концентрации может быть принята линейной (Schulze et al., 2005). Прогноз средней концентрации CO_2 в атмосфере Земли на 2022 г., согласно работе Волк (Volk, 2010), составляет 410 ppm. При моделировании полагали, что концентрация CO_2 в атмосфере изменяется от 350 до 450 ppm. С учетом вышесказанного в качестве частной функции отклика переменной C_i была выбрана линейная функция вида:

$$f_4(C_i) = 0.01C_i - 3.5, \quad (17)$$

где C_i — концентрация углекислого газа в окружающей среде. Коэффициент 3.5 соответствует 350 ppm/100.

Общая модель. Подстановка полученных математических моделей частных функций

отклика в выражение (9) дает следующую общую математическую модель:

$$\begin{aligned} \hat{A}(t_i) &= \hat{A}_i = A_m f_1(I_i) f_2(T_i, W_i) f_4(C_i) = \\ &= A_m \cdot [1 - e^{-(\alpha t_i)}] \cdot \exp\left(-\frac{(T_i - T_{opt})^2}{\beta^2}\right) \cdot \\ &\cdot 0.01 \cdot W_i \cdot [0.01 C_i - 3.5], \end{aligned} \quad (18)$$

где I_i – интенсивность ФАР, моль квантов·м⁻²·с⁻¹; α – коэффициент масштаба, моль квантов⁻¹·м²·с¹; T_{opt} – оптимальная температура среды, °С; T_i – температура листа, °С; W_i – относительная влажность среды, %; β – коэффициент масштаба, (°С)²; C_i – концентрация углекислого газа в окружающей среде, ppm.

Уравнение (18) рассматривали как модель, описывающую взаимодействие хвои пихты и факторов окружающей среды. Модель может быть экстраполирована на любое количество хвоинок, в частности на хвою побега.

Проверка качества модели. Результаты нелинейной регрессии зависимости скорости ассимиляции от интенсивности ФАР, температуры, влажности и концентрации приведены в табл. 1–2. Для анализа использовали 5 световых кривых (40 значений скорости ассимиляции), полученных в верхней части кроны (Дерево 1), и 23 световых кривых (184 значения скорости ассимиляции) – в нижней части кроны (Дерево 2).

Анализ результатов показывает, что предлагаемая модель адекватна, статистически значима и хорошо описывает зависимость скорости ассимиляции CO₂ хвоей пихты от внешних факторов как в кроне деревьев первого яруса, так и под пологом древостоя. Сравнение параметров модели для верха (Дерево 1) и для низа (Дерево 2) обнаруживает близость параметров A_m и α , однако параметры T_{opt} и β значительно различаются.

Валидация подобных моделей проводится, как правило, путем сравнения суточных изменений скорости ассимиляции CO₂, измеренной газовым анализатором в естественных условиях, со скоростью ассимиляции CO₂, оцененной с помощью модели при тех же условиях (Korpilahti, 1988). Однако однозначное соответствие измеренной скорости и ее оценки можно получить только при выполнении определенных условий. Газовые анализаторы являются инерционными приборами, имеющими значительное время задержки. Время реакции газового анализатора

зависит от молярного расхода воздуха (скорости прокачки) и объема системы и характеризуется постоянной времени системы τ (LI-COR, Inc., 2003; Weiss et al., 2009). Например, для портативной системы измерения фотосинтеза LI-6400XT и непрозрачной камеры для хвойных типа 6400-22 при молярном расходе воздуха F , входящего в камеру образца, равном 300 моль·с⁻¹, время, необходимое для установления равновесия в системе, составляет приблизительно 5 мин, т.е. $\tau \approx 1.7$ мин (Weiss et al., 2009).

В управляемом эксперименте измерительный интервал (время между последовательными значениями ФАР) выбирается экспериментатором равным по крайней мере 3τ . При измерении скорости ассимиляции CO₂ в естественных условиях интенсивность ФАР меняется произвольным образом в зависимости от изменения прозрачности атмосферы, высоты солнца над горизонтом (Биопродукционный процесс..., 2002). В этом случае ситуация, когда τ превышает длительность импульса ФАР определенной амплитуды, является вероятным событием.

Для газового анализатора превышение длительности входного импульса ФАР постоянной времени системы приводит к появлению постоянной составляющей в выходном сигнале. Фактически кривая зависимости скорости ассимиляции CO₂ от времени будет смещена относительно нуля на некоторую величину. Соответственно, такая кривая будет смещенной оценкой истинной зависимости скорости ассимиляции CO₂ от времени (подробно, на основе электрического аналога, это рассматривается в работе Ю.А. Браммера и И.Н. Пащук (1976)). Как следствие, кривые, полученные опытным путем, и кривые, полученные с помощью модели, могут не совпадать (Korpilahti, 1988), что, в свою очередь, ведет к принятию решения о неадекватности модели.

Учитывая вышеизложенное, валидацию модели предпочтительнее проводить на стандартных световых кривых, которые получают с учетом инерционности измерительной системы. Практически валидация модели осуществлялась с использованием регрессии Деминга ($Y = \beta_0 + \beta_1 \cdot X$) (<https://www.ncss.com/>), которая позволяет оценить, насколько значения световых кривых, полученные прямым измерением (Y), отличаются от значений световых кривых, рассчитанных с помощью модели (X). Результаты валидации модели для Дерева 1 приведены в табл. 3, 4 и на рис. 5, для Дерева 2 – в табл. 5, 6 и на рис. 6.

Для Дерева 1 результаты парной проверки гипотез для общей гипотезы ($Y = X$) показывают,

Таблица 1. Показатели качества и параметры регрессионной модели для Дерева 1

Критерии качества					
стандартная ошибка	R^2		нормированный R^2	R	
0.0889	0.95038		0.9462	0.9749	
Оценка параметров			$t(36; 0.05) = 2.0281$		
параметр	оценка	t-критерий Стьюдента	p-значение	нижний асимптотический 95%-ный доверительный интервал	верхний асимптотический 95%-ный доверительный интервал
A_m	3.8294	35.3686	0	3.6098	4.0490
α	0.0057	11.8146	0	0.0047	0.0067
T_{opt}	20.6731	6.0674	0	13.7629	27.5833
β	21.8966	2.2066	0	1.7715	42.0216

Таблица 2. Показатели качества и параметры регрессионной модели для Дерева 2

Критерии качества					
стандартная ошибка	R^2		нормированный R^2	R	
0.096702	0.942263		0.941301	0.970702	
Оценка параметров			$t(180; 0.05) = 1.973231$		
параметр	оценка	t-критерий Стьюдента	p-значение	нижний асимптотический 95%-ный доверительный интервал	верхний асимптотический 95%-ный доверительный интервал
A_m	3.9471	68.2490	0	3.8329	4.0612
α	0.0076	22.7309	0	0.0069	0.0082
T_{opt}	14.8851	68.7448	0	14.4579	15.3124
β	11.6234	28.6341	0	10.8224	12.4244

что наклон (β_1) статистически не отличается от единицы (H_0 с p -значением, равным 0.2566, не отвергается), параметры местоположения равны (H_0 с p -значением, равным 0.4351, не отвергается). Это, в свою очередь, указывает на отсутствие систематического различия между двумя переменными.

Для Дерева 2 результаты парной проверки гипотез для общей гипотезы ($Y = X$) также показывают, что наклон (β_1) статистически не отличается от единицы (H_0 с p -значением, равным 0.8095, не отвергается), параметры местоположения равны (H_0 с p -значением, равным 0.6238, не отвергается).

Таким образом, валидация предлагаемой модели показывает, что измеренные значения скорости ассимиляции CO_2 статистически не отличаются от модельных оценок как для Дерева 1, так и Дерева 2. Следовательно, модель может использоваться для оценки скорости ассимиляции CO_2 хвоей пихты сибирской по значениям внешних факторов без прямого измерения скорости ассимиляции с помощью газового анализатора.

Анализ структуры хвои. Исследование анатомо-морфологического строения хвои пихты выявило следующие особенности в ее структуре.

Таблица 3. Показатели регрессии Деминга для Дерева 1

Регрессионный коэффициент	Оценка	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
β_0	-0.0346	0.0193	39	-0.0735	0.0044
β_1	1.0345	0.0300	39	0.9739	1.0951

Таблица 4. Результаты проверки нулевой гипотезы $H_0: Y = X$ для Дерева 1

	Оценка параметра	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	p -значение	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
$H_0: \beta_1 = 1$ vs. $H_1: \beta_1 \neq 1$	-0.0345	0.0300	39	0.2566	-0.1044	0.0354
$H_0: \bar{Y} - \bar{X} = 0$ vs. $H_1: \bar{Y} - \bar{X} \neq 0$	-0.0106	0.0134	39	0.4351	-0.0418	0.0207

Таблица 5. Показатели регрессии Деминга для Дерева 2

Регрессионный коэффициент	Оценка	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
β_0	-0.0003	0.0097	183	-0.0195	0.0188
β_1	0.9953	0.0194	183	0.9571	1.0335

Таблица 6. Результаты проверки нулевой гипотезы $H_0: Y = X$ для Дерева 2

Гипотеза	Оценка параметров	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	p -значение	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
$H_0: \beta_1 = 1$ vs. $H_1: \beta_1 \neq 1$	0.0047	0.0194	183	0.8098	-0.0391	0.0484
$H_0: \bar{Y} - \bar{X} = 0$ vs. $H_1: \bar{Y} - \bar{X} \neq 0$	-0.0035	0.0071	183	0.6236	-0.0194	0.0125

Измерение линейных размеров хвои показало, что средняя толщина и ширина хвои Дерева 1 и Дерева 2 отличий не имеют, так же как и площадь поперечного сечения хвоинки. Длина хвои достоверно различается (табл. 7).

Хвоинка имеет толстостенную эпидерму с мощной кутикулой и глубоко погруженными устьицами. Устьица расположены в два ряда на абаксиальной стороне хвоинки. Оценку диффузного сопротивления надустыичной полости хвои пихты сибирской проводили по методике,

изложенной в работе А.Т. Коппель и К.Х. Ваиико (1988). Различий в диффузном сопротивлении устьиц у хвои в верхней и нижней части кроны не выявлено. Количество устьиц на единицу длины хвоинки значимо различается (табл. 7): большее количество устьиц приходится на единицу длины хвоинки в верхней части кроны.

Мезофилл пихты сибирской дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму (Эзау, 1980), клеткам палисадного мезофилла приписывают наибольший вклад в фотосинтетическую

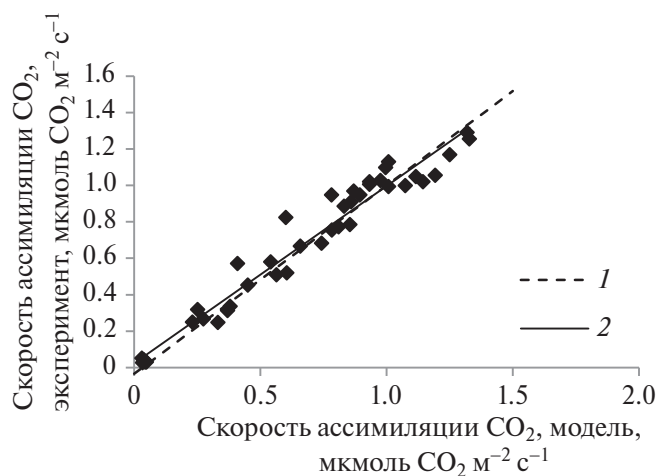


Рис. 5. Диаграмма рассеяния регрессии Деминга: $1 - y = 1.0345x - 0.0346$, линия регрессии Деминга; $2 - y = 0.952x + 0.0434$, линейная регрессия ($R^2 = 0.9536$).

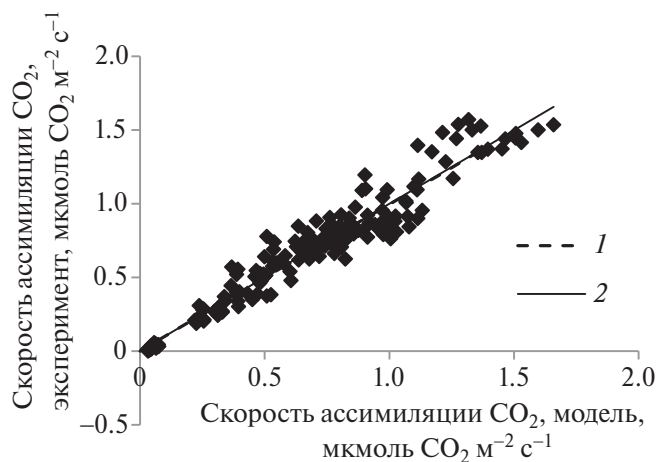


Рис. 6. Диаграмма рассеяния регрессии Деминга: $1 - y = 0.9953x - 0.0003$, линия регрессии Деминга; $2 - y = 0.9848x + 0.0137$, линейная регрессия ($R^2 = 0.9426$).

Таблица 7. Анатомо-морфологические показатели хвои пихты сибирской

Показатель	Дерево 1			Дерево 2		
	значение	стандартная ошибка	<i>n</i>	значение	стандартная ошибка	<i>n</i>
Длина хвои, мм	19.2	2.5	27	29.5	3.6	28
Ширина хвои, мм	1.23	0.08	24	1.28	0.04	30
Толщина хвои, мм	0.41	0.03	24	0.40	0.03	30
Число устьиц на единицу длины, шт.·мм ⁻¹	81	2	20	64	2	20
Объем клетки мезофилла, 10 ³ мкм ³	29	1.3	30	20	0.8	30
Число клеток мезофилла в единице объема хвоинки, шт.·мкм ⁻³	1900	105	10	2200	148	10
Число хлоропластов в единице объема клетки, 10 ³ шт.·мм ³	380	18	38	680	23	30
Объем хлоропласта, мкм ³	52	4	18	160	20	18
Число гран на срез хлоропласта, шт.	17	1	7	34	2	7
Число тилакоидов в грани, шт.	6	1	9	12	1	10

активность хвои (Мокронос и др., 1973). Объем клеток палисадного мезофилла больше в верхней части кроны (табл. 7). Вышесказанное является проявлением ксероморфных черт организации структуры ассимиляционного аппарата Дерева 1.

В структуре самих клеток палисадного мезофилла имеются отличия в зависимости от места хвои в структуре кроны. Число хлоропластов в единице объема клетки мезофилла в хвое Дерева 2 больше, при этом они крупнее, и в них наблюдается большая плотность мембранных структур (табл. 7). Это проявляется в повышенном количестве пигментов в хвое Дерева 2. По нашим данным, содержание зеленых

пигментов в хвое Дерева 2 на 53% больше, чем в хвое Дерева 1. Светособирающий комплекс (ССК) более развит у хвои Дерева 2, что является реакцией на недостаток ФАР в данных условиях произрастания (табл. 8).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение построенных регрессионных моделей ассимиляции CO₂ хвоей пихты сибирской для Дерева 1 (верх) и Дерева 2 (низ) выявило следующие особенности.

Для оценки совместного влияния факторов среды на суточные изменения скорости

Таблица 8. Содержание пигментов в хвое пихты сибирской ($n = 5$)

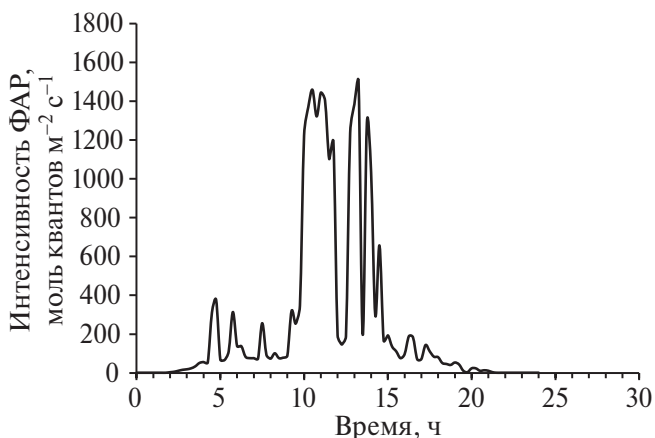
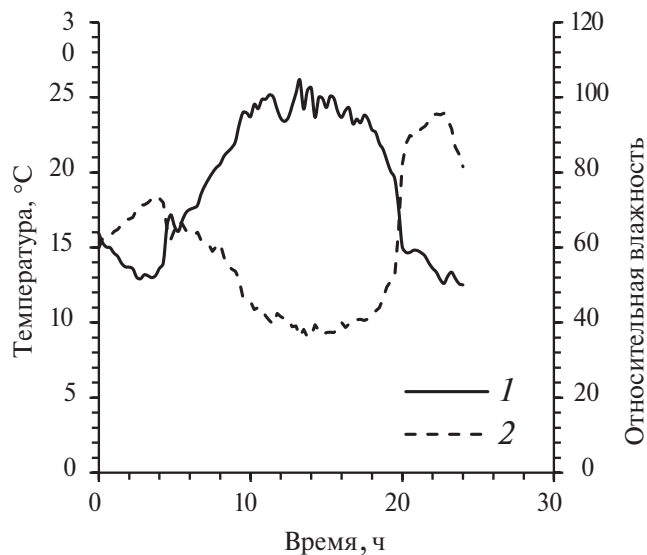
Показатель	Дерево 1		Дерево 2	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Хлорофилл <i>a</i> , мг·г ⁻¹ сухой массы	1.1	0.05	1.7	0.02
Хлорофилл <i>b</i> , мг·г ⁻¹ сухой массы	0.4	0.02	0.6	0.01
Доля хлорофилла в ССК, %	55.3	1.0	57.7	0.6

ассимиляции CO_2 хвоей пихты были использованы натурные значения интенсивности ФАР, температуры среды и относительной влажности, измеренные 06.06.2021 на высоте 15 м (рис. 7, 8). Температуру воздуха в верхней и нижней части кроны полагали одинаковой, также принимали, что относительная влажность внизу превышает относительную влажность вверху в 1.7 раз (Галенко, 1983; Биопродукционный процесс..., 2001). Интенсивность ФАР в нижней части кроны принимали в 3 раза меньше, чем в верхней (Галенко, 1983; Биопродукционный процесс..., 2001). Концентрация CO_2 в нижней части кроны была принята равной 400 ppm, концентрация CO_2 вверху была уменьшена на 5 ppm (Биопродукционный процесс..., 2001). Суточные изменения скорости ассимиляции CO_2 при данных значениях внешних факторов в графическом виде представлены на рис. 9.

Как следует из графиков, представленных на рис. 7 и 9, при больших (400 моль квантов·м⁻²·с⁻¹ и более) интенсивностях ФАР скорость ассимиляции CO_2 внизу может превышать скорость ассимиляции CO_2 вверху, что, по-видимому, обусловлено повышенной относительной влажностью воздуха внизу, обеспечивающей максимальное открытие устьиц. Однако при небольших значениях интенсивности ФАР скорость ассимиляции CO_2 вверху превышает скорость ассимиляции внизу, так как интенсивность ФАР внизу значительно снижается. Очевидно, что приведенные оценки скорости ассимиляции CO_2 вверху и внизу растительного полога будут зависеть от точности оценки отношения значений факторов среды.

Анатомо-морфологическая структура хвои пихты сибирской в зависимости от расположения внутри пологового пространства древостоя также имеет свои особенности.

Так, у хвои, расположенной на высоте 15 м, отмечаются ксероморфные черты строения, что является ее реакцией на высокую инсоляцию, низкую относительную влажность воздуха, а также более низкую концентрацию CO_2 в атмосфере.

**Рис. 7.** Динамика интенсивности ФАР, 06.06.2021.**Рис. 8.** Динамика температуры воздуха (1) и относительной влажности воздуха (2), 06.06.2021.

Адаптация выражается в укорочении хвои, увеличении плотности устьиц, уменьшении объема хлоропластов и количества гран на срезе хлоропласта, а также уменьшении концентрации пигментов в хвое.

Под пологом леса структура хвои проявляет сциоморфные признаки, а именно: большие линейные размеры хвои, крупные хлоропласты, большое количество фотосинтезирующих

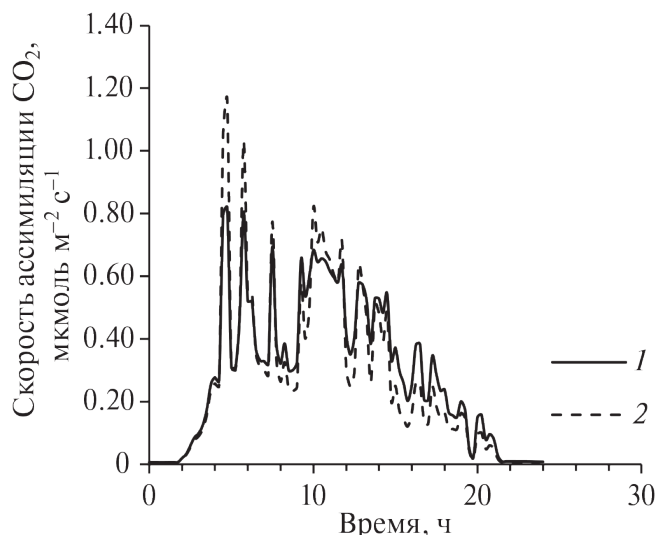


Рис. 9. Суточная динамика скорости ассимиляции CO_2 (06.06.2021): 1 – Дерево 1; 2 – Дерево 2.

мембран, большой пул пигментов, а также большая доля хлоропластов в составе светособирающего комплекса в хвое. Выявленные особенности являются следствием адаптации ассимиляционного аппарата пихты сибирской к затенению хвои.

Таким образом, анализ модели фотосинтеза показывает, что ассимиляция CO_2 хвоей пихты сибирской существенно меняется по вертикальным градиентам факторов окружающей среды, которые имеют место в хвойных древостоях таежной зоны, т.е. фактически зависит от расположения хвои в кроновом пространстве. Анатомо-морфологические показатели структуры хвои также изменяются в зависимости от расположения хвои по высоте в пространстве растительного полога. Сопоставляя полученные результаты, можно полагать, что отмеченные различия в скорости ассимиляции CO_2 хвоей пихты и структуре хвои пихты сибирской обусловлены адаптацией к вертикальному градиенту факторов окружающей среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложена и апробирована нелинейная регрессионная модель фотосинтеза пихты сибирской, связывающая множество значений входных переменных с множеством значений выходной переменной. Модель может быть представлена уравнением вида:

$$\hat{A}_i = A_m \cdot [1 - e^{-(\alpha I_i)}] \cdot \exp\left(-\frac{(T_i - T_{opt})^2}{\beta^2}\right) \cdot 0.01 \cdot W_i \cdot [0.01 C_i - 3.5], \quad (19)$$

где \hat{A}_i – мгновенное значение скорости ассимиляции CO_2 , A_m – максимальное значение скорости ассимиляции CO_2 , I_i – интенсивность ФАР, α и β – коэффициенты масштаба, T_{opt} – оптимальная (или максимальная) температура среды, T_i – температура листа (принимается равной температуре среды), W_i – относительная влажность среды, C_i – концентрация углекислого газа в окружающей среде.

Полученное уравнение может быть принято в качестве практической модели для оценки скорости ассимиляции CO_2 хвоей пихты сибирской в зависимости от внешних факторов среды.

Максимальное значение скорости ассимиляции CO_2 хвоей пихты сибирской и масштабирующий коэффициент α в диапазоне значений факторов окружающей среды, наблюдаемых в естественных условиях, остаются постоянными и, вероятно, могут рассматриваться как видовой признак.

Другие параметры модели, соответственно, оценка продуктивности пихты сибирской, как и анатомо-морфологические параметры структуры хвои, зависят от расположения ассимилирующих органов по вертикали во внутривидовом пространстве древостоя. С практической точки зрения это означает, что экстраполяция модели на древостой должна проводиться с учетом выявленных особенностей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы НИР “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем Европейского Северо-Востока России” (№ 122040100031-8).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера, 2001. СПб.: Наука. 278 с.
- Браммер Ю.А., Пащук И.Н., 1976. Импульсная техника. М.: Высш. шк. 319 с.
- Галенко Э.П., 1983. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука. 129 с.

- Коппель А.Т., Ваушко К.Х.*, 1988. Изменчивость и экофизиологическая роль предварительных двориков устьиц хвой ели европейской // Лесоведение. № 4. С. 11–16.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функция, 2006. СПб.: Наука. 337 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф.*, 1986. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. Т. 33. № 3. С. 615–619.
- Мокронос А.Т., Багаутдинов Р.И., Бубнова Е.А., Кобелева И.В.*, 1973. Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа // Физиология растений. Т. 20. № 6. С. 1191–1197.
- Ризниченко Г.Ю.*, 2003. Математические модели в биофизике и экологии. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований. 184 с.
- Росс Э.У.*, 1959. Введение в кибернетику. М.: Изд-во Иностранной литературы. 432 с.
- Тарасенко Ф.П.*, 2015. Прикладной системный анализ. М.: КНОРУС. 220 с.
- Тарасов С.И., Герлинг Н.В.*, 2021. Новый подход к оценке площади поверхности хвой пихты сой // Лесоведение. № 2. С. 217–224.
- Тарасов С.И., Герлинг Н.В.*, 2022. Измерение потоков CO₂ и H₂O между средой и растениями с использованием инфракрасных газоанализаторов на основе открытых систем газообмена: инструментальная ошибка // Науч. приборостроение. Т. 32. № 3. С. 75–103.
- Торнли Дж.Г.М.*, 1982. Математические модели в физиологии растений. Киев: Наукова думка. 312 с.
- Цельникер Ю.Л., Выгодская Н.Н., Милюкова И.М., Корзунин М.Д.*, 2002. Влияние условий погоды на фотосинтез ели (*Picea abies*). Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. XVIII. СПб.: Гидрометеиздат. С. 337–357.
- Эзю К.*, 1980. Анатомия семенных растений. М.: Мир. Т. 2. 558 с.
- Caemmerer S., von*, 2000. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. Collingwood: CSIRO Publishing. 165 p.
- Farquhar G.D., Caemmererand S., von, Berry J.A.*, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species // Planta. V. 149. P. 78–90.
- Gaëlle D., Thierry S., Hervé C., Laurent U.*, 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level // Plant Cell Environ. V. 33. P. 1419–1438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x>
- Gutschick V.P., Simonneau T.*, 2002. Modelling stomatal conductance of field-grown sunflower under varying soil water content and leaf environment: Comparison of three models of stomatal response to leaf environment and coupling with an abscisic acid based model of stomatal response to soil drying // Plant Cell Environ. V. 25. P. 1423–1434.
- Hari P., Hänninen H., Berninger F., Kolari P., Nikinmaa E., Mäkelä A.*, 2009. Predicting boreal conifer photosynthesis in field conditions // Boreal Environ. Res. V. 14 (suppl. A). P. 19–28.
- Hari P., Mäkelä A.*, 2003. Annual pattern of photosynthesis in Scots pine in the boreal zone // Tree Physiol. V. 23. P. 145–155.
- June T., Farquhar G.D., Evans J.R.*, 1997. Short term effects of temperature on electron transport capacity as determined by whole leaf fluorescence measurement // Annual Report Research School of Biological Sciences, Institute of Advanced Studies, Australian National University / Eds Ball M., Clark-Walker G.D., Farquhar G.D., Gunning B.E.S., Morgan I.G., Osmond C.B. Canberra: Australian National University. 99 p.
- Korpilahti E.*, 1988. Photosynthetic production of Scots pine in the natural environment // Acta Forestalia Fennica. № 202. Art. 7649. <https://doi.org/10.14214/aff.7649>
- LI-COR, Inc., 2003. Using the LI-6400. Portable photosynthesis system. OPEN Software version 5.1. 1998–2003. 846 p.
- LI-COR: Interfacing custom chambers to the LI-6400 sensor head, 2016. <https://www.licor.com/env/support/LI-6400/topics/custom-chamber.html>
- Lichtenthaler H.K.*, 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // Method Enzymol. V. 148. P. 350–382.
- Mäkelä A., Landsberg J., Ek A.R., Burk T.E., Ter-Mikaelian M., et al.*, 2000. Process-based models for forest ecosystem management: Current state of the art and challenges for practical implementation // Tree Physiol. V. 20. P. 289–298.
- Olsson R.*, 2009. Boreal Forest and Climate Change. AirClim report 23. Göteborg: Air Pollution and Climate Secretariat. 32 p.
- Schulze E.-D., Beck E., Müller-Hohenstein K.*, 2005. Plant Ecology. Berlin; Heidelberg: Springer. 702 p.
- Severance F.L.*, 2009. System Modeling and Simulation: An Introduction. N.-Y.: Wiley. 520 p.
- Soja A.J., Tchepakova N.M., French N.H.F., Flannigan M.D., Shugart H.H., et al.*, 2007. Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations // Global Planet. Change. V. 56. P. 274–296.
- Volk T.*, 2010. CO₂ Rising: The World's Greatest Environmental Challenge. Cambridge: MIT Press. 240 p.
- Weiss I., Mizrahi Y., Raveh E.*, 2009. Chamber response time: A neglected issue in gas exchange mments // Photosynthetica. V. 47. № 1. P. 121–124.

Peculiarities of Siberian fir photosynthesis model as a result of plant adaptation to environmental conditions

S. I. Tarasov*, N. V. Gerling**

*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch, RAS
Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russia*

**E-mail: tarasov@ib.komisc.ru*

***E-mail: gerling@ib.komisc.ru*

Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) is one of the main forest-forming species of northeastern European Russia. Compared to other forest-forming species, Siberian fir is poorly studied and there are no integral models describing the dynamics of fir photosynthesis depending on environmental factors and growing conditions. Modeling of intensity of fir photosynthesis depending on vertical gradients of environmental factors and anatomo-morphological structure of Siberian fir needles varying from the location within the vegetation canopy by height is the purpose of the present study. The study was conducted in the middle taiga subzone of the Komi Republic in a bilberry-sphagnum spruce forest at two altitudinal levels. The objects of the study are represented by two Siberian fir trees occupying different positions in the stand structure, one being a part of the main tier, the other being a part of the second tier. The CO₂ assimilation rate of fir needles, the intensity of incident photosynthetically active radiation, air temperature, relative air humidity, and atmospheric CO₂ concentration were measured in the crowns of selected trees on uncut shoots; the anatomical and morphological structure of fir needles depending on their height position in the stand structure was studied. A regression equation modeling the dependence of CO₂ assimilation rate by Siberian fir needles on environmental factors was obtained on the basis of experimental data. Validation showed the adequacy and statistical significance of the model. Specificity of the model and anatomo-morphological features of Siberian fir needles depending on their height in the stand was revealed.

УДК 593.714.2: 591.112.3: 573.7: 573.22

РЕАКЦИЯ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ГИДРОПЛАЗМЫ В КОЛОНИИ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНЫЙ ТЕРМОШОК И ПОСЛЕДУЮЩЕЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПРИ ОПТИМАЛЬНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ У *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

© 2024 г. Н. Н. Марфенин*, В. С. Дементьев, Е. В. Николаев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных

Ленинские горы, Москва, 119991 Россия

*E-mail: marf47@mail.ru

Поступила в редакцию 06.10.2023 г.

После доработки 10.11.2023 г.

Принята к публикации 16.11.2023 г.

Ранее было установлено, что перемещение гидроплазмы у многих видов гидроидов не однонаправленно, а происходит в противоположных направлениях в общем трубковидном теле колониального организма. Тем не менее такая пульсаторно-реверсивная распределительная система эффективна в перемещении частиц пищи. Мы изучили воздействие резкого повышения температуры среды и пятидневного термошока на показатели функционирования распределительной системы колониального гидроида *Dynamena pumila*: период и регулярность пульсаций гидроплазмы, дальность перемещения, рост, пульсации общего тела колонии (ценосарка) и др. После скачкообразного повышения на 10 °С температуры воды, в которой содержались колонии гидроида, в течение нескольких часов возросла активность распределительной системы (частота, амплитуда пульсаций гидроплазмы и протяженность течений), но уже на вторые сутки рост колоний прекратился, а перемещения потоков гидроплазмы стали нерегулярными со значительными паузами. На пятые сутки термошока перемещение гидроплазмы остановилось. В течение суток после прекращения термошока пульсаторные перемещения гидроплазмы в столонах возобновились, а спустя двое суток почти вернулись к норме, за исключением протяженности перемещения пищи по всей колонии. За это время рост колоний еще не восстановился. Реакция перемещений гидроплазмы в столонах у *D. pumila* оказалась опережающей по сравнению с морфологическими показателями и ростом. Благодаря этому появляется возможность точнее и быстрее определять реакцию организма на повышение температуры окружающей среды.

DOI: 10.31857/S0044459624020051, EDN: vvjjkj

У колониальных гидроидов, представляющих собой один из вариантов модульных организмов, единая полость тела, которая называется гастровакулярой, объединяет все побеги и гидранты на них (Наумов, 1960; Марфенин, 1993а; Анцулевич, 2015). Жидкость, заполняющая эту полость — гидроплазма — время от времени перемещается, перенося частички пищи. У многих видов гидроидов гидроплазматические течения (ГПТ) возникают ненадолго. Внутри гастровакуляры ГПТ могут быть направлены дистально (к верхушкам столонов или побегов) или же проксимально (от верхушек столонов или побегов). Направления ГПТ непостоянны, равно как и их скорость. Между отдельными ГПТ могут быть интервалы покоя

различной продолжительности (Марфенин, 1985а; Марфенин, Дементьев, 2019).

Перемещения гидроплазмы вызваны пульсациями гидрантов и ценосарка — тела колониального организма. Множество пульсаторов не скоординированы между собой. Тем не менее регистрация ГПТ выявляет их ритмичность, которая может быть выражена строго или же с отклонениями от среднего значения возникновения однонаправленных ГПТ (Марфенин, 1985а, 1993а). Графики динамики скорости ГПТ отражают состояние колониального организма, в частности его реакцию на изменение факторов среды, таких как температура. Поэтому мы использовали регистрацию ГПТ в колониях гидроидов для определения температурных пределов вида, влияния опреснения на рост колоний,

способности выдерживать непродолжительные осушения, изменения интегрирующей функции распределительной системы в зависимости от факторов среды (Марфенин, Дементьев, 2018б; Дементьев, Марфенин, 2018, 2019, 2021) и пр.

Цель исследования. В данном исследовании нас интересовала возможность гидроида адаптироваться к повышенной температуре воды во время продолжительного термошока. Кроме того, мы хотели выяснить, насколько моментальная реакция распределительной системы на изменение температуры воды информационно значима и отражает ли эта реакция последующее состояние колонии, хотя бы в течение нескольких суток.

В данной статье приведены результаты изучения реакции роста, пульсаций тела колонии у *Dynamena pumila* (L., 1758) при повышении температуры воды с 14–15 до 24–25 °С, а также последующего понижения температуры до нормального значения 15 °С.

Подобных исследований на гидроидах ранее было выполнено мало. Все они были разрозненными и давали лишь общее представление о реакции колоний на небольшое повышение температуры воды (Kinne, 1964, 1971; Kinne, Paffenhöfer, 1965, 1966; Бурыкин, 1980; Лабас и др., 1981; Воеро, 1984; Карлсен, Марфенин, 1988). Лишь в последнее время было проведено исследование моментальной реакции колониального гидроида *D. pumila* на различное повышение температуры и было установлено, что 25 °С — предельная температура, при которой гидроид не погибал (Дементьев, Марфенин, 2019).

Реакция на экстремальное повышение температуры среды для большинства видов не известна (Poloczanska et al., 2016; Moron et al., 2020). В немногочисленных исследованиях была определена критическая температура для ряда видов, при которой наступал летальный исход (Evans, 1948), однако воздействие экстремально высокой температуры было непродолжительным. Как быстро проявляются изменения в жизнедеятельности при продолжительном повышении температуры? Насколько эти реакции жизнедеятельности обратимы? Возможна ли адаптация к экстремальным условиям существования? Эти и подобные вопросы имеют прямое отношение к прогнозу реакции экосистем на возможное потепление климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. Для исследования выбран колониальный гидроид *Dynamena pumila* (L., 1758) — представитель семейства Sertulariidae отряда Leptothecata класса Hydrozoa. На этих гидроидах

было ранее проведено немало исследований роста, интеграции колонии, питания и т.д. (Марфенин, 1993б, 2016).

Морфология колоний. Колониям *D. pumila* свойственны стелющиеся по субстрату нитевидные столоны. От них примерно на равных расстояниях друг от друга (в среднем 3 мм) отходят побеги с двурядным супротивным расположением гидрантов в гидротеках (рис. 1). Новые побеги образуются в пределах верхушки столона, но никогда не между побегами. Зоны роста расположены проксимально от верхушки столона или побега на расстоянии примерно 0.3 мм от апикального конца столона / побега.

Сбор колоний в море. Колонии *D. pumila* обитают на границе литорали и сублиторали. Их можно найти на *Fucus*, *Ascophyllum* и камнях. Материал был собран в плотной популяции *D. pumila* на Еремеевском пороге (66°33.3' с.ш., 33°08' в.д.) в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого

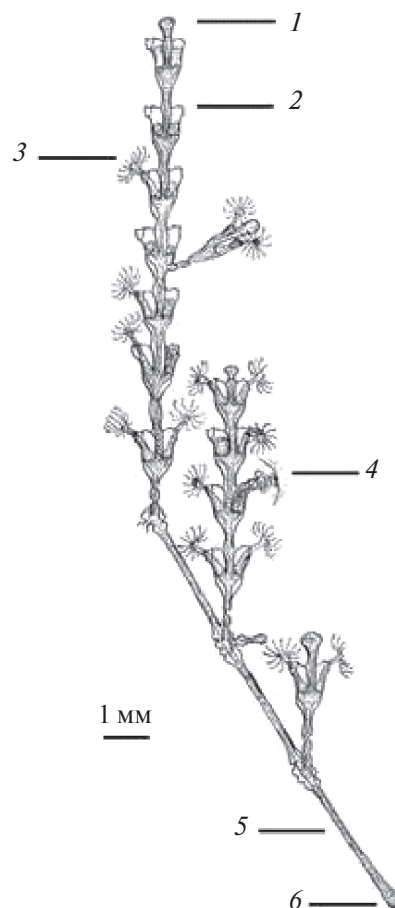


Рис. 1. Рисунок короткой колонии *Dynamena pumila* (L., 1758), выращенной из побега, взятого от большой колонии. Обозначения: 1 — верхушка роста побега; 2 — модуль побега, включающий два гидранта в гидротеках; 3 — гидрант с расправленным венчиком щупалец; 4 — гидрант, поглощающий науплия рачка; 5 — стolon; 6 — верхушка роста столона.

моря вблизи Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, на которой проведено данное исследование.

Во время фазы малой воды 2 июня 2022 г. на Еремеевском пороге был выбран один куст *Fucus serratus* с чистыми, слабо обросшими колониями *D. pumila*, а из них отсечены побеги среднего размера, т.е. от 13 до 20 междоузлий ствола побега. Побеги закреплены поодиночке под поперечными нитями на стеклах по методике, описанной ранее

(Crowell, 1957; Fulton, 1960, 1962; Марфенин, Дементьев, 2017).

Культивирование колоний. Исследование проведено на колониях, выращенных из отдельных побегов, которые были помещены на предметные стекла или на “фотостекла”¹ (размером 9 × 12 см). Все колонии включали кроме первоначального побега еще короткий стolon менее 10 мм в длину и на нем один-два молодых побега (рис. 2). Такие колонии мы называем ювенильными, противопоставляя их разветвленным развитым колониям с множеством столонов и побегов.

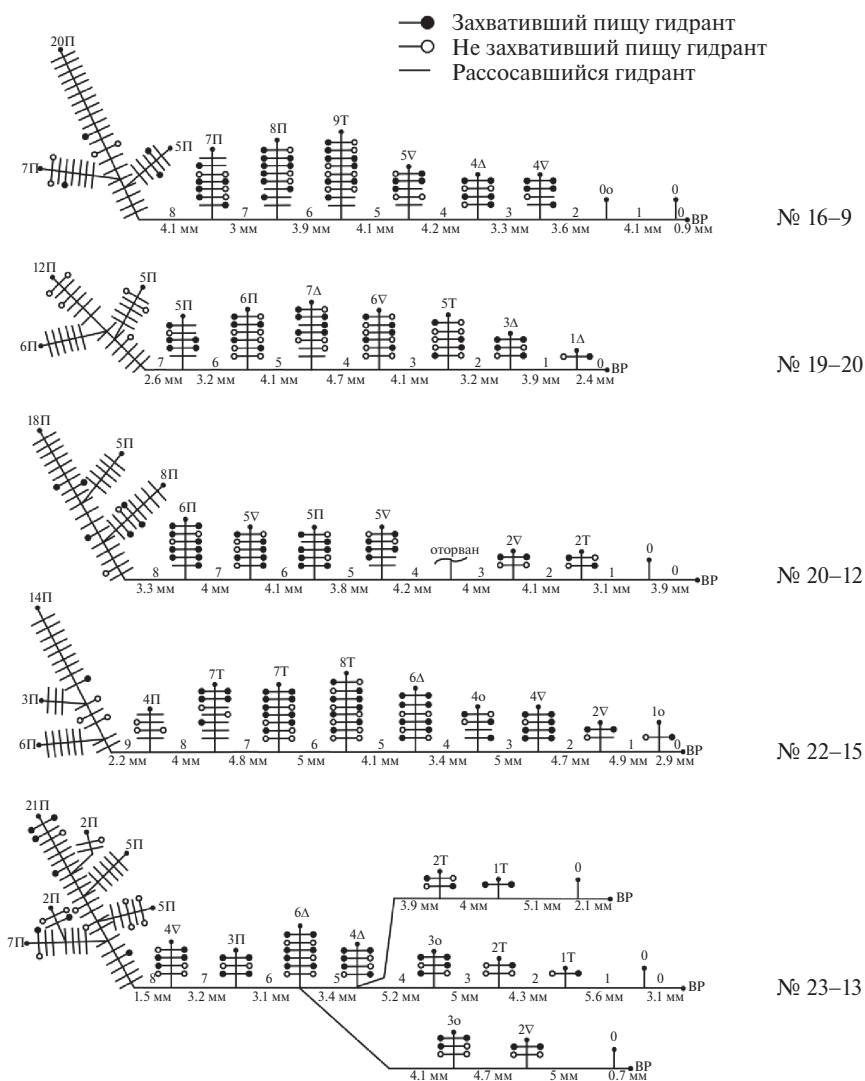


Рис. 2. Схемы вторичных (выращенных из отдельных побегов) колоний *Dynamena pumila* в начале эксперименте (06.07.2022). Справа от схем номера колоний. Обозначения: под столонами указана длина модулей (междоузлий между побегами) в миллиметрах. Над столонами номера модулей от верхушки роста (BP) к первому (материнскому) побегу. Число пар гидрантов на стволах и ветвях побегов обозначены поперечными черточками. Черные кружки — активные гидранты, белые кружки — рассасывающиеся гидранты, отсутствие кружков — пустые гидротекы без гидрантов. Над побегами указано число модулей (пар гидротек) и стадия верхушки побега при формировании модуля побега в последовательности: o → Δ → v → T → П.

¹ Фотопластинки, не покрытые эмульсией.

Стекла с прикрепленными к ним побегами *D. pumila* были помещены в десятилитровый аквариум, размещенный в большом непрозрачном контейнере, заполненном водой. Воду с помощью помпы (300 л/ч) постоянно прогоняли через проточный холодильник (Resun CL-200). Так в контейнере с аквариумами поддерживалась заданная температура 14–15 °С, соответствующая температурному диапазону от 10 до 20 °С, оптимальному для быстрого роста данного вида (Дементьев, Марфенин, 2019). С помощью микрокомпрессора воду в аквариуме постоянно аэрировали, в основном для того, чтобы приводить ее в движение, имитируя течение.

Колонии ежедневно кормили в течение одного часа в отдельном кормовом аквариуме свежесынувшими науплиями *Artemia salina*. Воду в аквариуме ежедневно обновляли, а аквариум промывали пресной водой, перед тем как заполнить морской водой. В свежую воду добавляли науплиусы *Artemia*. После кормления концентрация науплиев составляла 0.6–1.7 экз./мл.

Через несколько дней после начала культивирования от основания отсеченных побегов, которые мы называем материнскими, начинался рост столонов, которые стелились по поверхности субстрата, крепко к нему прикрепляясь. Еще через день-два на столонах появлялось по одному дочернему побегу. Не все колонии подходили для подробного исследования. Прежде всего, они различались между собой по размерам, зависящим от даты начала роста столонов. Однако все выращенные колонии участвовали в эксперименте. Из них в случае необходимости можно было выбрать замену для поврежденной колонии.

Количество колоний в эксперименте. Наш опыт многолетних исследований дает основание считать, что выборки при изучении роста, рассасывания, функционирования распределительной системы должны быть небольшими, для того чтобы иметь возможность индивидуально анализировать исследуемые процессы в каждой колонии, наряду со статистической обработкой. Модульные и особенно разветвленные организмы отличаются друг от друга несопоставимо больше, чем унитарные (одиночные). Эти различия не ограничены возрастом и факторами среды. Например, интенсивность ветвления побегов и столонов влияет на скорость роста и характер функционирования распределительной системы. Не меньшее влияние оказывают и процессы рассасывания гидрантов, зависящие от комплекса обстоятельств. Поэтому во время исследования надо стремиться не к увеличению выборки и ограничению параметров,

а к комплексному индивидуальному рассмотрению множества показателей на примере оптимального количества особей. Такой подход называется идиографическим (Марфенин, Дементьев, 2022). В эксперименте первоначально было пять колоний *D. pumila*, но по ходу опыта одна колония выбыла, а вторую удалось в первые дни эксперимента заменить идентичной. Ограничение числа колоний позволяет проводить при необходимости замены, так как все результаты отслеживаются и сравниваются между собой по каждой колонии в отдельности, а не только усредненно. Таким образом, идиографический подход расширяет возможности статистической обработки количественных данных, особенно при отслеживании изменений, происходящих с объектами в ходе мониторинга.

Методика картирования колоний. После выбора колоний для эксперимента начиналась регистрация их размеров: длины столона, числа побегов, величины побегов (выраженной в числе междоузлий — пар гидротек), образования боковых ветвей столона, числа активных гидрантов, рассасывания гидрантов и участков ценосарка материнского побега. Все эти показатели получали с помощью простой методики “картирования” колоний под биноклем (Марфенин, 1980), т.е. составления схем колоний, на которые заносятся измерения и подсчеты (рис. 1).

Методика цейтраферной микровидеосъемки. Для регистрации показателей жизнедеятельности колоний *D. pumila* использовали цейтраферную микровидеосъемку. Для этого видеокамеру Arecont AV3100M закрепляли на тубусе микроскопа и подключали к персональному компьютеру. Съемку проводили покадрово с частотой 4 кадра/сек. На рабочий столик микроскопа помещали прозрачную кювету с двойными стенками и дном. Внутренний объем — это рабочее пространство, заполненное свежей морской водой для помещения стекла с колониями и проведения съемки, а внешнее пространство между двумя стенками и двумя днищами использовали для постоянного протока воды определенной температуры, которую прогоняли помпой через проточный холодильник. Учитывая размеры кюветы, удобнее всего использовать самый простой микроскоп МБИ-1 с прямым тубусом, на котором закреплена видеокамера. Для освещения объекта использовали отдельный осветитель, луч которого направляли в поле зрения через зеркало. Это помогало избежать перегрева рабочей зоны съемки. Для микроскопирования использовали десятикратный объектив микроскопа без окуляра. За счет тубуса общее увеличение было примерно двухсоткратное. Перед съемкой объекта

проводили съемку масштабной микролинейки, по которой проводили калибровку экранной линейки для последующих измерений при камеральной обработке видеозаписей.

Благодаря цейтраферной съемке можно регистрировать: 1) рост верхушки столона, 2) пульсации верхушки и 3) стенок ценосарка в любом прозрачном месте столона, а также 4) перемещение частичек в гистроваскулярной полости столона, которые переносятся гидроплазмой (внутренней жидкостью, заполняющей полость).

Пульсации ценосарка могут быть экспресс-индикаторами состояния колониального организма гидроидов. Наиболее чувствительные и надежные среди всех показателей пульсаций ценосарка — ростовые пульсации (РП), т.е. регулярные поочередные выпячивания и сокращения терминального конца верхушки столон или побегов (Марфенин, Дементьев, 2018а). В норме ростовые пульсации ритмичны и могут быть охарактеризованы несколькими показателями, в том числе периодом, амплитудой и приростом за один цикл пульсации. Хотя эти показатели не остаются строго постоянными, они тем не менее удобны для сравнения, в том числе графического. На графиках ростовых пульсаций ясно видны различия в деталях. Из них можно извлечь больше информации, чем от усреднения, но для этого надо анализировать ростовые пульсации индивидуально по колониям.

Расшифровку видеозаписей производили следующим образом. Для того чтобы регистрировать процессы в ускоренном режиме, соответствующем полуминутному интервалу, каждые 30 сек экранной микролинейкой осуществляли измерения на мониторе компьютера трех показателей: 1) положения апикального края верхушки столона, 2) величины просвета ценосарка и 3) смещения любых отчетливых частиц в полости колонии в пределах поля зрения².

Статистическая обработка. В основном при обработке первичных данных мы ограничивались показателями средних значений и отклонениями от среднего. Поскольку распределение количественных данных нередко отличается от нормального, мы применяли непараметрическую статистику, используя медиану (*Me*) и квартили Q_1 (25%) и Q_2 (75%). Достоверность различия между сравниваемыми выборками определяли по *U*-критерию Манна—Уитни.

² Результаты регистрации скорости перемещения частиц в статье не приведены.

Терминология и параметры. В тексте статьи используются несколько малоизвестных терминов и параметров, а именно:

Колониальный организм — обычно называется колонией, но термин “колония” полисемантический, его используют и для обозначения колонии чаек или пчел, и для обозначения модульных колониальных беспозвоночных (гидроидов, кораллов, мшанок и др.), тогда как модульные организмы не являются сообществом особей. Однако термин “колония” настолько закрепился, что его используют чаще, чем “колониальный организм”. В данной статье эти термины используются нами как синонимы.

Модуль побега — часть побега, включающая у *D. pumila* две супротивно расположенные гидротек и участок ствола между ними. Границы между модулями условны и “привязаны” к самым узким местам на побеге между парами гидротек.

Модуль столона — часть столона между двумя последовательными побегами.

Верхушка роста (ВР) — апикальная (терминальная) часть ценосарка побега или столона, благодаря пульсациям которой происходит продвижение столона вперед. Верхушки роста морфологически отличаются от трубчатого ценосарка, который они венчают.

Прирост за цикл пульсации — расстояние, на которое верхушка роста продвигается вперед за каждый цикл продольной пульсации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим динамику функционального состояния колоний по ходу эксперимента.

Изменение ГПТ при повышении температуры с 15 до 24 °С

На графиках скорости ГПТ (рис. 3) хорошо различима некая ритмика, периодичность. Эти периоды далеки от идеальных с неизменной продолжительностью между пиками, однако появление мощных ГПТ, отличающихся большой максимальной скоростью, продолжительностью и значительным объемом перенесенной ими гидроплазмы течений, не выглядит хаотичным, а происходит с некоторой периодичностью.

07.07.22. При повышении температуры с 14—15 до 24 °С период ГПТ достоверно ($p < 0.01$) уменьшился более чем в 2 раза, а амплитуда пульсаций ГПТ возросла в 1.5 раза (табл. 1). Уменьшение периода ГПТ произошло в каждой из четырех колоний *D. pumila* (рис. 3). Если усреднение позволило

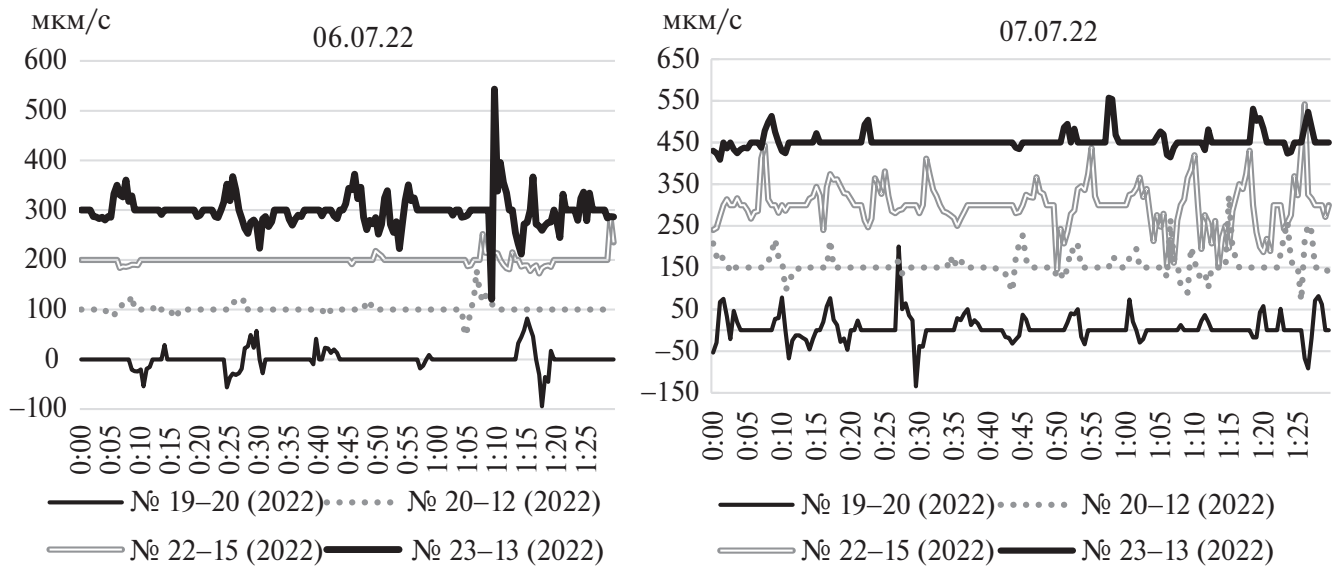


Рис. 3. Динамика скорости гидроплазматических течений у четырех колоний *D. pumila* при 14 °С (06.07.22) и после повышения температуры морской воды до 25 °С (07.07.22) (первые сутки термошока). Продолжительность съемки 1.5 ч каждая. По оси *X* отложено время с начала видеорегистрации.

выявить преобладающую тенденцию к снижению периода ГПТ, то индивидуальный анализ колоний обнаружил существенные вариации в пульсациях ГПТ при 14 °С, т.е. в контроле, и уменьшение вариабельности сразу после повышения температуры воды.

На фоне снижения периода ГПТ, т.е. увеличения частоты пульсаций ГПТ, произошло значительное увеличение объема гидроплазмы, перенесенной (+)ГПТ (табл. 1). Продолжительность (+)ГПТ снизилась, а протяженность увеличилась, однако эти изменения по *U*-критерию Манна–Уитни недостоверны.

Соотношение фаз пульсации ГПТ изменилось. Уменьшилась доля покоя и возросла доля (+)ГПТ, направленных к верхушке столона (табл. 1).

Индивидуальный анализ графиков пульсаций ГПТ (рис. 3) позволяет обнаружить еще несколько закономерностей. Пики на графиках означают, что максимальные скорости ГПТ, как направленных к верхушке столона, так и от нее, непродолжительны. Достигнув максимальной скорости, ГПТ сразу начинают ослабевать и переходят в противоположно направленные (–)ГПТ. Между (+)ГПТ и (–)ГПТ часто нет промежутка покоя.

Нередко пики скорости ГПТ состоят из нескольких пиков, а иногда между однонаправленными пиками есть пауза, т.е. фаза покоя (рис. 3).

По графикам и показателям пульсаций ГПТ видно, что сразу после повышения температуры перемещение гидроплазмы в столоне стало намного более активным, чем в контроле при 14 °С.

08.07.22. Через сутки после повышения температуры среды до 25 °С активность пульсаций ГПТ значительно снизилась (рис. 4, табл. 1). Хотя период пульсаций не изменился по сравнению с предыдущим днем, амплитуда пульсаций уменьшилась почти в 3 раза ($p < 0.01$), продолжительность (+) ГПТ снизилась более чем в 1.5 раза, протяженность уменьшилась более чем в 3 раза, а суммарный перенесенный (+)ГПТ объем гидроплазмы сократился в 7 раз.

Индивидуальный анализ графиков ГПТ колоний позволяет установить, что периодичность ГПТ через сутки после повышения температуры начала нарушаться, а через двое суток (09.07.22) это нарушение периодичности стало еще сильнее, причем у одной из четырех колоний ГПТ и вовсе прекратились (№ 22–15).

ГПТ при длительном воздействии 25 °С

09.07.22. Через двое суток после повышения температуры воды усредненные характеристики ГПТ изменились незначительно (табл. 1). Все показатели, кроме фазы покоя, стали меньше по сравнению с предыдущим днем, но эти изменения недостоверны. Индивидуальный анализ графиков ГПТ в четырех колониях показал, что элементы ритмичности ГПТ сохранились, но увеличилась протяженность фаз покоя, причем не закономерно. Судя по обобщенным данным (табл. 1), продолжительность покоя возросла в 1.3 раза.

10.07.22. На третьи сутки после повышения температуры воды ГПТ у трех колоний прекратились.

Таблица 1. Динамика показателей течений гидроплазмы (ГПТ) в столоне четырех колоний *D. pumila* в ходе эксперимента с изменением температуры воды (14°C → 25°C → 15°C). Показатели периода и амплитуды к верхушке столона, протяженности и продолжительности (+)ГПТ представлены как медианы (*Me*) и квартили ($Q_1 = 25\%$ и $Q_3 = 75\%$); показатель объема гидроплазмы, перенесенной (+)ГПТ, представлен как сумма перенесенной гидроплазмы во всех колониях за час; соотношения фаз пульсаций ГПТ к верхушке столона (+)ГПТ, от верхушки столона (–)ГПТ и покоя представлены в процентном соотношении по четырем колониям совместно. Светло-серым фоном выделены столбцы с данными за период пребывания колоний при температуре 25 °С, темно-серым — строчки с показателем *Me*

Дата		06.07.22	07.07.22	08.07.22	09.07.22	10.07.22	11.07.22	12.07.22	13.07.22	14.07.22	15.07.22	16.07.22
Температура, °С		13.9	23.3	25.1	24.4	24.7	24.2	15.2	15.1	15.1	15.1	15.2
Период (+)ГПТ, мин	<i>Me</i>	17.2	8.0	8.0	7.3	21.7	13.5	12.0	10.7	12.5	10.5	13.5
	Q_1	11.1	7.5	7.0	6.5	7.0	10.2	11.7	8.4	9.0	9.5	12.5
	Q_3	18.9	9.0	9.0	11.1	37.0	17.5	17.0	11.9	20.5	15.0	17.5
Амплитуда (+)ГПТ, мкм/с	<i>Me</i>	51.2	73.8	25.8	21.9	12.5	11.8	25.1	26.1	26.4	36.9	19.5
	Q_1	28.5	50.1	20.0	15.3	12.5	9.7	13.9	19.1	16.7	31.7	13.9
	Q_3	71.2	107.2	40.4	37.2	20.4	13.2	32.0	38.8	42.5	42.8	33.4
Продолжительность (+)ГПТ, мин	<i>Me</i>	2.5	2.0	1.3	1.3	1.0	0.5	2.0	2.0	1.5	2.0	1.5
	Q_1	1.1	1.5	1.0	1.0	0.6	0.5	1.0	1.0	1.0	1.5	1.0
	Q_3	3.0	2.5	1.5	1.6	1.8	0.6	2.5	3.0	2.0	2.5	2.5
Протяженность (+)ГПТ, мкм	<i>Me</i>	3654	5367	1503	1275	1035	396	1962	2328	1755	2673	1608
	Q_1	1926	3423	897	813	459	291	1002	1482	960	1953	1002
	Q_3	6834	7266	2214	2640	1404	513	2841	4119	3738	3612	3258
Суммарный объем гидроплазмы, перенесенной (+)ГПТ за час, млн мкм ³		42.3	378.6	59.0	38.2	4.7	0.9	23.1	106.6	89.6	103.2	82.7
Фаза (+)ГПТ, %		12.48	23.9	11.4	8.8	2.7	1.3	5.1	19.7	11.0	13.7	11.1
Фаза (–)ГПТ, %		18.29	19.2	11.4	7.7	3.0	0.0	4.9	21.3	12.4	11.6	11.1
Фаза покоя (0)ГПТ, %		69.2	56.9	77.2	83.5	94.3	98.7	90.0	59.0	76.6	74.7	77.8

Они сохранились лишь в одной колонии, причем преимущественно (–)ГПТ — от верхушки столона в материнский побег (рис. 5). Объем гидроплазмы, перенесенной (+)ГПТ, сократился в 8 раз, а фаза покоя составила 94.3%.

11.07.22. В последний день содержания колоний при 25 °С перемещения гидроплазмы во всех колониях прекратились. Лишь в одной колонии (№ 19–20) время от времени возникали короткие ГПТ, преимущественно от материнского побега в сторону верхушки столона (рис. 5).

К этому дню прекратился рост столонов у всех колоний, а верхушки столонов были втянуты внутрь перисарка (рис. 6). Верхушки столонов

уже не контактировали всей своей поверхностью с перисарком, как при нормальном росте, а эпителиальные слои истончились, что свидетельствует о далеко зашедшей их деградации.

Изменение ГПТ при снижении температуры до 15 °С

12.07.22. В первый же день пребывания при 15–16 °С у двух колоний из четырех появились ГПТ (рис. 7). Период неустановившихся пульсаций ГПТ незначительно уменьшился, а амплитуда увеличилась. Возросли продолжительность и протяженность (+)ГПТ. Снизилась доля покоя в ГПТ (табл. 1).

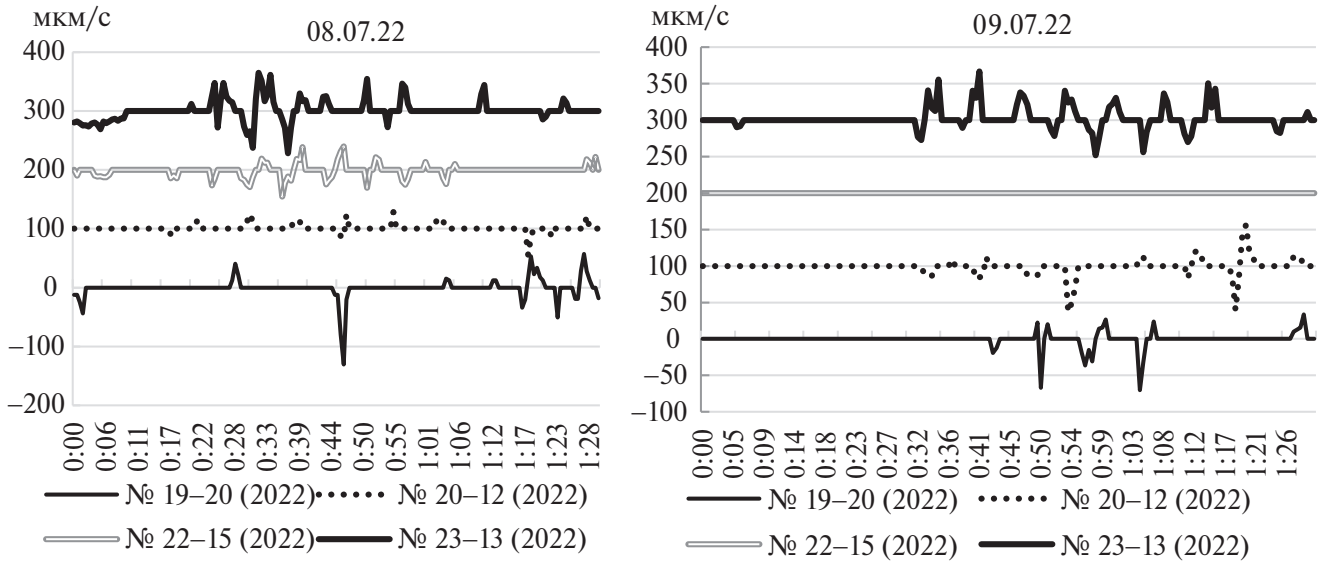


Рис. 4. Динамика скорости гидроплазматических течений у четырех колоний *D. pumila* на вторые (08.07.22) и третьи (09.07.22) сутки после начала термошока. Продолжительность съемки 1.5 ч каждая. По оси X время с начала видеорегистрации.

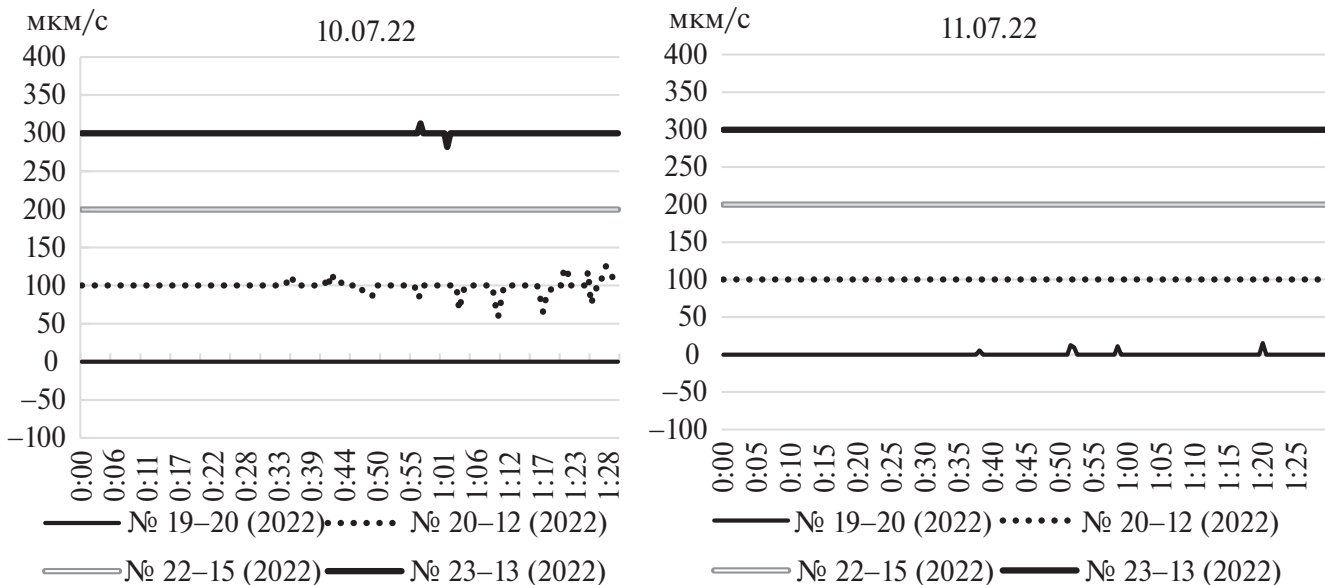


Рис. 5. Динамика скорости гидроплазматических течений у четырех колоний *D. pumila* на четвертые (10.07.22) и пятые (11.07.22) сутки после начала термошока — повышения температуры морской воды до 25 °С. Продолжительность съемки 1.5 ч каждая. По оси X время с начала видеорегистрации.

13.07.22. Во второй день восстановления у трех колоний из четырех оформились нормальные периодичные ГПТ (рис. 7). Период (+)ГПТ оказался не таким, как в начале эксперимента при 14 °С, а меньше в 1.5 раза ($p < 0.01$) и таким остался в последующие дни. Амплитуда, продолжительность и протяженность (+)ГПТ возросли, но остались существенно ниже аналогичных показателей в первый день эксперимента при 14 °С (табл. 1). В последующие два дня ГПТ не изменились (рис. 8, табл. 1).

16.07.22. В последний день эксперимента, т.е. на пятый день восстановления колоний при 15–16 °С, усредненные показатели мало изменились (табл. 1), но индивидуальный анализ графиков пульсаций выявил некоторое снижение активности ГПТ, что выразилось в появлении промежутков покоя между (+)ГПТ и (–)ГПТ, уменьшении числа мощных ГПТ, достигающих большой скорости, снижении объема гидроплазмы, перемещаемой (+)ГПТ и пр.

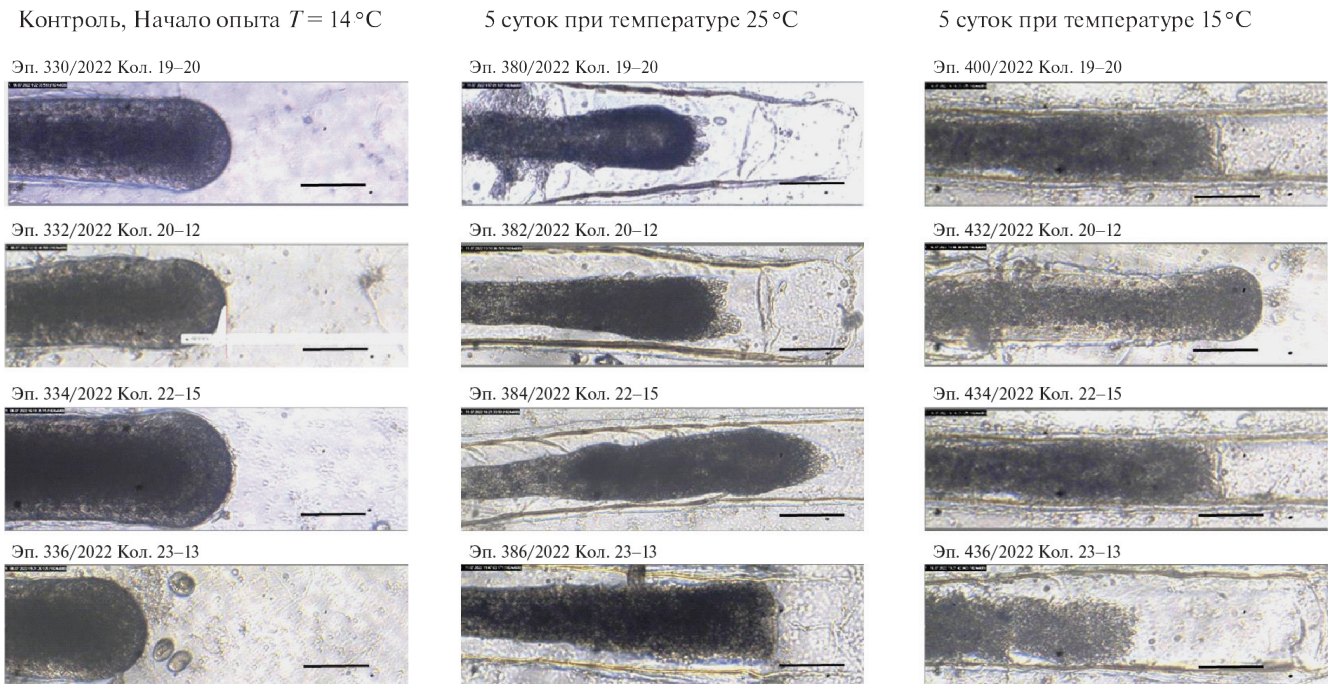


Рис. 6. Фотографии верхушек столонов четырех колоний в начале опыта (слева), в конце пятидневной фазы 25 °C (по центру) и в конце пятидневной фазы восстановления при 15 °C (справа). Масштабная линейка 0.1 мм.

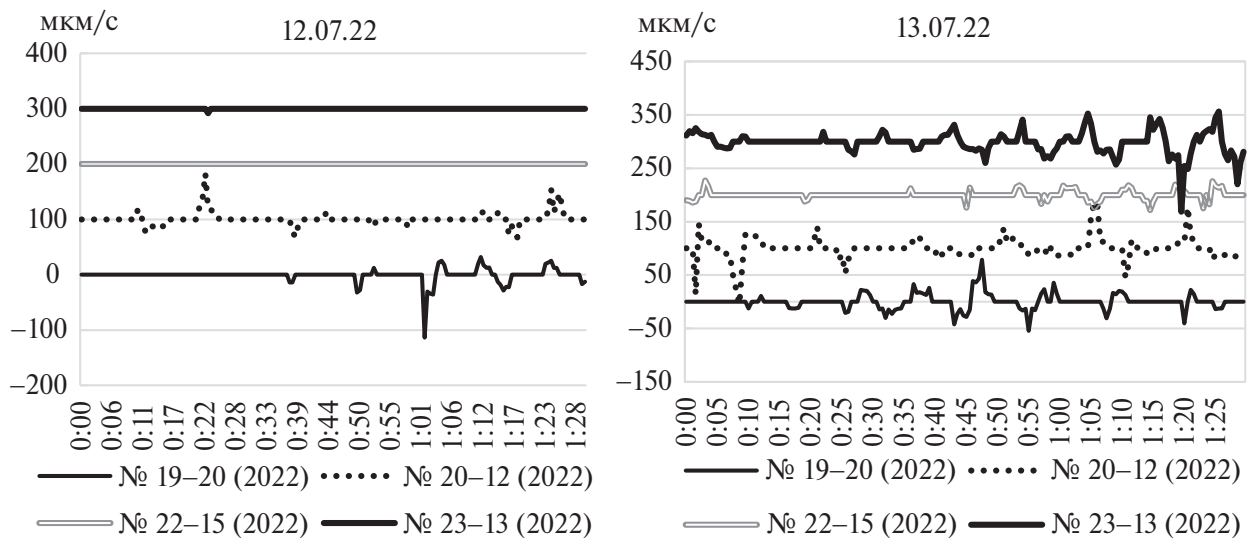


Рис. 7. Динамика скорости гидроплазматических течений у четырех колоний *D. pumila* в первые (12.07.22) и вторые сутки (13.07.22) восстановления колоний при температуре морской воды до 16 °C. Продолжительность съемки 1.5 ч каждая. По оси X время с начала видеорегистрации.

К этому дню частично восстановились верхушки столонов (рис. 6), но рост в колониях еще не возобновился, побеги не начали расти, а новые гидранты не восстановились на местах ранее рассосавшихся. Однако упорядоченные ГПТ уже оформились.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные нами ранее исследования (Дементьев, Марфенин, 2019; Марфенин и др., 2023)

позволили установить, что колонии *D. pumila* при быстром повышении температуры воды выдерживают до 25–26 °C, т.е. в них сохраняются гидроплазматические течения (ГПТ). При 27–28 °C ГПТ прекращаются, останавливается рост столонов и побегов и ускоряется рассасывание (дедифференцировка) гидрантов. Реакция колоний в последующие дни (после повышения температуры воды) в процитированных исследованиях не была прослежена.

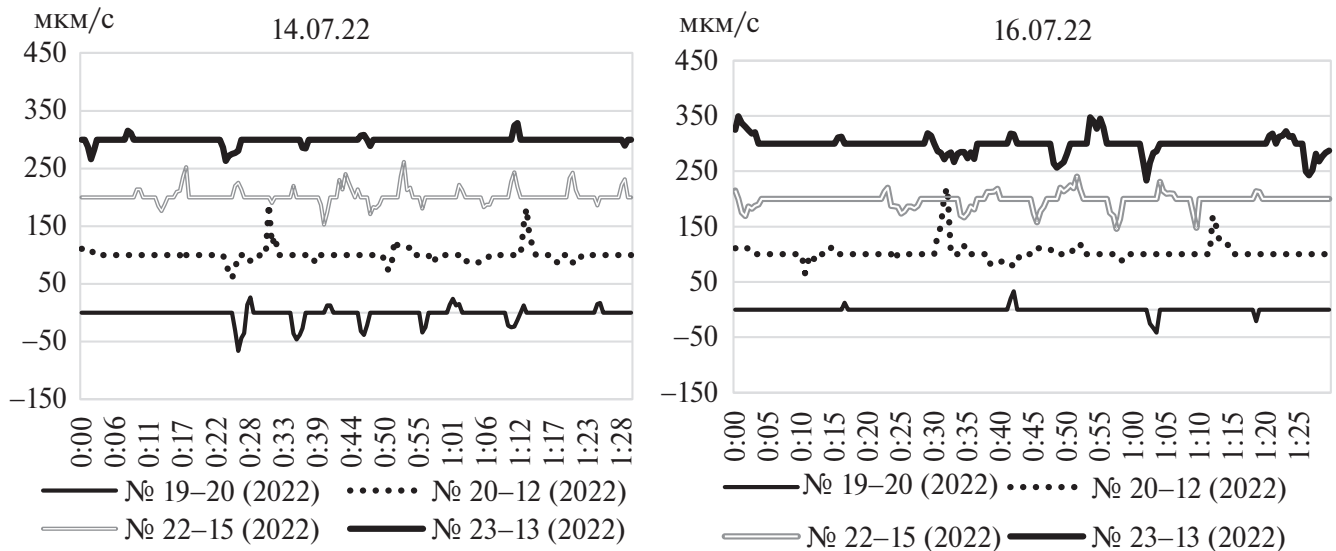


Рис. 8. Динамика скорости гидроплазматических течений у четырех колоний *D. pumila* на третьи (14.07.22) и пятые сутки (16.07.22) восстановления колоний при температуре морской воды до 16 °С. Продолжительность съемки 1.5 ч каждая. По оси X время с начала видеорегистрации.

Результаты эксперимента, представленные в данной статье, подтвердили выводы предыдущих исследований относительно изменения показателей ГПТ при 25 °С и дополнительно показали, что в течение по крайней мере пяти суток колонии не адаптируются к повышенной температуре. Следовательно, метод видеорегистрации ГПТ вполне подходит для тестирования реакции колониальных гидроидов на повышение температуры. Отклонение от нормы параметров ГПТ в первые же часы внешнего воздействия (термошока) отражает долгосрочные, а не временные краткосрочные изменения в функционировании распределительной системы у *D. pumila*.

При последующем, после пятидневного термошока, снижении температуры воды до исходных значений 14–15 °С возможно восстановление роста колоний (Марфенин и др., 2023), которое осуществляется в течение нескольких дней. Теперь выяснилось, что задолго до появления первых признаков восстановления роста колонии происходит восстановление функционирования распределительной системы (рис. 7, табл. 1).

Восстановление системы ГПТ проявилось в появлении ГПТ, их ритмичности, равномерности пульсаций, значительной протяженности и нормальной продолжительности ГПТ, а также в большом объеме перенесенной одним ГПТ гидроплазмы (табл. 1).

Для оценки эффективности функционирования восстанавливающейся системы ГПТ надо иметь в виду два обстоятельства. Во-первых, необходимо принять во внимание, что восстановление системы

ГПТ произошло еще не в полной мере за пять суток, поскольку амплитуда и протяженность ГПТ остались ниже исходных (06.07.10) почти вдвое (табл. 1). Во-вторых, средней протяженности ГПТ в период восстановления колоний (1.7–2.6 мм) недостаточно для обеспечения переноса частиц пищи к верхушке столона от наиболее удаленной части колонии. Как было показано нами ранее, для обеспечения переноса частиц по колонии достаточно, чтобы ГПТ были более 3 мм по своей протяженности (Дементьев, Марфенин, 2021). За время содержания колоний при 25 °С протяженность ГПТ снизилась до 4 мм (3654 мкм), и тогда перемещения гидроплазмы вовсе прекратились в колониях. Снижение температуры воды до 15 °С сразу же привело к появлению локальных ГПТ, причем средние значения их протяженности возросли в 5 раз. Этого, впрочем, недостаточно для формирования цепочек локальных ГПТ, составляющих совместно “конвейер” транспортировки частиц в полости столона вплоть до верхушек роста.

Протяженное перемещение частиц внутри трубки ценосарка, изолированной от внешней среды и не образующей кольцо, представляется невозможным, так как столб гидроплазмы оказывается в тупике. У некоторых гидроидов ценосарк подразделен на две или более части продольной перегородкой, и гидроплазма может смещаться под воздействием биения жгутиков гастродермы однонаправленно: по одной стороне ценосарка дистально, а по противоположной стороне проксимально (Марфенин, 1985б). Однако у *D. pumila*, как и у других представителей отряда Leptothecata,

ценосарк не подразделен на продольные полутрубки. Гидроплазма не может течь однонаправленно. Она смещается у *D. pumila* внутри ценосарка на небольшое расстояние за счет пульсаций гидрантов и самого ценосарка. Возникают короткие локальные ГПТ. Перемещение частиц на расстояния, соизмеримые с размером всей колонии, возможно в такой пульсаторной распределительной системе благодаря своеобразной рокировке порциями гидроплазмы. Находящаяся перед частицей порция гидроплазмы заходит в ближайшее ответвление (обычно в очередной побег), частица прогоняется дальше, а эта порция гидроплазмы выдавливается обратно в столон, но уже после того, как частица прошла вперед (Марфенин, 1985а).

Для успешного однонаправленного и протяженного перемещения частиц в ценосарке необходимо, чтобы локальные ГПТ были не меньше, чем расстояние между соседними разветвлениями ценосарка. У многих гидроидов таковым является расстояние между побегами, отходящими от столона, примерно 3 мм. Поэтому локальных ГПТ менее 3 мм недостаточно для успешного перемещения частиц от одного конца колонии к другому. В нашем случае протяженность локальных ГПТ в начале эксперимента при 14 °С была выше 3 мм, притом что максимальные ГПТ были в 2 раза длиннее (табл. 1), а в первый день воздействия повышенной температуры средняя протяженность ГПТ составила 5367 мкм. Поэтому локальные ГПТ могли складываться в цепочки, достаточные для безостановочного перемещения частиц вплоть до верхушки столона или самого молодого побега, но уже на вторые сутки и позже локальные ГПТ стали слишком короткими, что и привело к разбалансировке системы ГПТ, а фактически — к ее остановке.

При понижении температуры воды 12.07.22 снова возникли перемещения гидроплазмы, но они оставались недостаточно протяженными, чтобы восстановилась полноценная система ГПТ. Верхушки столон уже начали восстанавливаться (рис. б). Как только они достигнут нормального размера и станут более объемными, их пульсации уравновесят пульсации на противоположных концах колоний, что будет способствовать увеличению объема перегоняемой гидроплазмы и протяженности локальных ГПТ. Тогда система ГПТ оформится как единое целое, частицы снова будут перемещаться безостановочно на любые расстояния внутри колоний, а пульсации ГПТ станут более стабильными.

ВЫВОДЫ

При скачкообразном повышении температуры воды с 14 до 25 °С перемещение гидроплазмы в колониях гидроида *Dynamena pumila* сначала активизируется, а через сутки и далее дестабилизируется и прекращается.

В течение пяти суток пребывания колоний при 25 °С не произошло адаптации к повышенной температуре.

После снижения температуры через пять суток до 15 °С гидроплазматические течения сразу восстановились, хотя их мощности еще пять суток не хватало для объединения в единую систему, достаточную для перемещения частиц пищи на трансколонийные расстояния.

Реакция системы гидроплазматических течений на несколько суток опережает восстановление роста столон и побегов и может быть ранним индикатором состояния колониального организма.

Метод цейтраферной микровидеорегистрации перемещения гидроплазмы в ценосарке колонии может быть использован для экспресс-мониторинга реакции гидроидов на изменения показателей внешней среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Беломорскую биологическую станцию им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова за предоставленные возможности в проведении исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме “Адаптивные стратегии в строении, размножении и развитии морских беспозвоночных” № гос. регистрации 121032300118-0 и при финансовой поддержке РФФ, проект № 22-24-00209 “Колониальные гидроиды — индикаторы состояния морской среды”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ ИНТЕРЕСОВ

Биоэтическая экспертиза не требуется, поскольку Директива 2010/63/Еу Европейского парламента и Совета от 22 сентября 2010 г. о защите животных, используемых в научных целях, не распространяется на низших беспозвоночных.

КОНФЛИКТЫ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциуевич А.Е., 2015. Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) Морей России. СПб.: Изд-во СПбГУ. 859 с.
- Бурькин Ю.Б., 1980. Регулирующая роль некоторых экологических факторов в процессах роста и интеграции колониальных гидроидов // Теоретическое и практическое значение кишечнорастных. Л.: ЗИН АН СССР. С. 16—19.
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dunatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 376—392. <https://doi.org/10.1134/S0044459618050044>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2019. Воздействие температуры на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dunatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 1. С. 22—42. <https://doi.org/10.1134/S0044459619010032>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2021. Эффективность распределительной системы гидроида *Dunatena pumila* (L., 1758) при различных абиотических воздействиях // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 5. С. 323—336. <https://doi.org/10.31857/S0044459621050031>
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1988. Повышение эффективности использования гидроидов при биотестировании: выбор вида, сезона, температурного режима // Изв. АН СССР. Сер. Биол. № 2. С. 198—206.
- Лабас Ю.А., Белоусов Л.В., Баденко Л.А., Летунов В.Н., 1981. О пульсирующем росте у многоклеточных организмов // ДАН СССР. Т. 257. № 5. С. 1247—1250.
- Марфенин Н.Н., 1980. Метод картирования пространственной организации колониальных Hydrozoa и его значение при изучении частей колонии // Теоретическое и практическое значение кишечнорастных. Л.: ЗИН АН СССР. С. 66—69.
- Марфенин Н.Н., 1985а. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 153—164.
- Марфенин Н.Н., 1985б. Морфофункциональный анализ организации моноподиальных колоний гидроидов с терминально расположенными зооидами на примере *Tubularia larynx* Ell. et Sol. // Изв. АН СССР. Сер. Биол. № 2. С. 238—247.
- Марфенин Н.Н., 1993а. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.
- Марфенин Н.Н., 1993б. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: ЗИН РАН. 151 с.
- Марфенин Н.Н., 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. Т. 8. № 3. С. 315—337.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dunatena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 4. С. 3—20.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018а. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dunatena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 85—96.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dunatena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветках // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 97—107.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2019. К вопросу о протяженности гидроплазматических течений у колониального гидроида *Dunatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 5. С. 348—363. <https://doi.org/10.1134/S0044459619050051>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2022. Влияние потребления пищи на функционирование пульсаторно-реверсивной распределительной системы у гидроидов — идиографический подход // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 2. С. 83—105. <https://doi.org/10.31857/S0044459622020038>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., Николаев Е.В., 2023. Выносливость колониального организма к повышению температуры среды в зависимости от его размеров на примере колониального гидроида *Dunatena pumila* (L., 1758) // Rus. J. Ecosyst. Ecol. V. 8. № 3. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-3-2>
- Наумов Д.В., 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.
- Boero F., 1984. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: A review // Mar. Ecol. V. 5. P. 93—118.
- Crowell S., 1957. Differential responses of growth zones to nutritive level, age, and temperature in the colonial hydroid *Campanularia* // J. Exp. Zool. V. 134. P. 63—90.
- Evans R.G., 1948. The lethal temperatures of some common British littoral molluscs // J. Anim. Ecol. V. 17. № 2. P. 165—173.
- Fulton C., 1960. Culture of a colonial hydroid under controlled conditions // Science. V. 132. P. 473—474.
- Fulton C., 1962. Environmental factors influencing the growth of *Cordylophora* // J. Exp. Zool. V. 151. № 1. P. 61—78.
- Kinne O., 1964. Non-genetic adaptation to temperature and salinity // Helgolander Wiss. Meeresunters. V. 9. P. 433—458.
- Kinne O., 1971. Salinity: 3. Animals: 1. Invertebrates // Marine Ecology. V. 1. Environmental Factors, part 2 / Ed. Kinne O. L.: Wiley. P. 821—995.
- Kinne O., Paffenhöfer G.-A., 1965. Hydranth structure and digestion rate as a function of temperature and salinity

- in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa) // Helgoland Mar. Res. V. 12. № 4. P. 329–341.
- Kinne O., Paffenhöfer G.-A., 1966. Growth and reproduction as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa) // Helgolander Wiss. Meeresunters. V. 13. P. 62–72.
- Moron L.S.C., Baumeister M., Nour O.M., Wolf F., Stumpp M., Pansch C., 2020. Warming and temperature variability determine the performance of two invertebrate predators // Sci. Rep. V. 10. № 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63679-0>
- Poloczanska E.S., Burrows M.T., Brown C.J., García Molinos J., Halpern B.S., et al., 2016. Responses of marine organisms to climate change across oceans // Front. Mar. Sci. V. 3. Art. 62. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00062>

Reaction of the movement of hydroplasma in the colony to a prolonged thermal shock and subsequent recovery at the optimal temperature in *Dynamena pumila* (L., 1758)

N. N. Marfenin*, V. S. Dementyev, E. V. Nikolaev

Lomonosov State University, Faculty of Biology, Department of Invertebrate Zoology
Leninskiye Gory, 1, Moscow, 119234 Russia

*E-mail: marf47@mail.ru

It was previously established that the movement of hydroplasma in many species of hydroids is not unidirectional, but pulsates in opposite directions in the common tube-like body (coenosarc) of the colonial organism. However, this pulsating reversible distribution system is effective in moving food particles. We studied the impact of a sharp increase in environmental temperature and a five-day thermal shock on the performance indicators of the distribution system of the colonial hydroid *Dynamena pumila*: the period and regularity of hydroplasma pulsations, range of movement, growth, coenosarc pulsations, etc. After an abrupt increase of 10 °C in the temperature of the water in which the colonies of the hydroid were kept in the laboratory within several hours, the activity of the distribution system increased (the frequency and amplitude of hydroplasma pulsations and the extent of flows), but already on the second day the growth of colonies stopped, and the coenosarc pulsations of hydroplasma flows became irregular with significant pauses. On the fifth day of thermal shock, the movement of hydroplasma stopped. Within a day after the cessation of the thermal shock, pulsatory movements of hydroplasma in the stolons resumed, and two days later they almost returned to normal, except for the insufficient extent to move food throughout the colony. During this time, the growth of the colonies has not yet recovered. The reaction of hydroplasmic movements in the stolons of *D. pumila* turned out to be advanced compared to morphological indicators and growth. Thanks to this, it becomes possible to more accurately and quickly determine the body's response to an increase in ambient temperature.

УДК 599.325:591.32

РЕЗУЛЬТАТИВНОСТЬ ЖЕВАНИЯ У МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ-ФИТОФАГОВ – ФУНКЦИЯ РАЗМЕРОВ ТЕЛА?

© 2024 г. Е. И. Наумова*, Т. Ю. Чистова, Г. К. Жарова

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

**E-mail: einaumova@gmail.com*

Поступила в редакцию 18.01.2023 г.

После доработки 30.09.2023 г.

Принята в печать 01.12.2023 г.

На основании оригинальных данных по фракционированию содержимого желудка и экскрементов рассмотрена результативность работы жевательного аппарата и постгастральной трансформации пищевых частиц у 182 особей мелких млекопитающих-фитофагов – представителей 6 семейств. Выяснено, что в группе мелких животных с массой тела от 20 до 200 г результативность жевания не зависит от размеров тела, а обусловлена спецификой функционирования жевательного аппарата. Редукция частиц вдоль пищеварительного тракта в этой группе замаскирована быстрой сменой режимов пищеварения, интенсивностью неспецифической или специализированной копрофагии (цекотрофии) и развитием механизма сепарации волокон в толстом отделе кишечника, что приводит к высокой вариабельности результатов. Влияние размеров тела реализуется при введении в сравнение более крупных фитофагов с массой тела до 3–5 кг (зайцы) и до 20 кг (бобры). В этом случае между весовыми показателями отчетливо проявляется влияние размеров тела на эффективность жевания. В этом взаимодействии между выделенными нами группами животных выявлены эффекты, аналогичные установленным ранее в широком сравнительном ряду крупных фитофагов с массой тела до 3000 кг. Результативность жевания, таким образом, можно рассматривать как функцию размеров тела при сравнении животных, существенно различающихся по массе тела. Особое внимание уделено анализу функционального значения фракции самых мелких частиц, как содержащей не только фрагменты растительных волокон, но и непищевые включения.

DOI: 10.31857/S0044459624020069, EDN: vvgqww

Измельчение растительных кормов зубами — важная составляющая комплекса адаптаций млекопитающих к кормам низкой питательной ценности, формирующих стратегию пищеварения. От успеха этого процесса в значительной степени зависит эффективность пищеварения в целом, особенно у потребителей кормов с высоким содержанием структурных углеводов. В результате измельчения пищи зубами освобождается питательное содержимое растительных клеток, а содержащиеся в клеточных оболочках структурные углеводы становятся более доступными для микробной атаки. При этом мелкие растительные фрагменты легче подвергаются воздействию микросимбионтов, чем крупные (Bjorndal et al., 1990; Udén, 1992; Bowman, Firkins, 1993; Hummel et al., 2020). Мацерация волокон под воздействием кислой среды железистого желудка также способствует уменьшению их размеров. Редукция размеров растительных волокон за время продвижения корма по пищеварительному

тракту животных — один из важных показателей использования диетарной целлюлозы в качестве нутриента. Однако, в соответствии с распространенным мнением, степень редукции волокон в пищеварительном тракте фитофагов зависит главным образом от качества измельчения пищи зубами, по крайней мере у крупных млекопитающих, а вклад микробного пищеварения в этот процесс незначителен (Poppi et al., 1980; Murphy, Nicoletti, 1984; McLeod, Minson, 1988; Spalinger, Robbins, 1992). Этот посыл стал основополагающим при оценке качества измельчения корма зубами на основании изучения размеров растительных волокон, содержащихся в экскрементах (Udén, Van Soest, 1982; Okamoto, 1997; Clauss et al., 2002, 2015; Clauss, Hummel, 2005; Fritz et al., 2009, 2010). В результате этих исследований было выяснено, что между размерами волокон в экскрементах (отражающими эффективность работы жевательного аппарата) и размерами тела существует определенная

зависимость. Аналогичные выводы были получены и в специальных исследованиях эффективности жевания (Fortelius, 1985; Shipley et al., 1994; Pérez-Barbería, Gordon, 1998).

В исследовании размеров частиц в экскрементах относительно размеров тела у 193 видов млекопитающих с массой тела до 3000 кг была установлена очевидная аллометрическая взаимосвязь между средним размером частиц (СРЧ) в экскрементах и массой тела в степени 0.22 (Fritz et al., 2009). Основные различия в СРЧ экскрементов были выявлены между группами с разной стратегией пищеварения — жвачными, нежвачными с преджелудочной или кишечной ферментацией. В пределах каждой выделенной группы крупных фитофагов результат может варьировать в зависимости от размеров тела животных, объема их пищеварительного тракта, уровня потребления кормов и длительности пищеварительного цикла, в частности микробной ферментации (Demment, Van Soest, 1985; Illius, Gordon, 1992; Clauss, Hummel, 2005; Clauss et al., 2007). На основании результатов подобных исследований способ оценки эффективности жевания по размеру частиц в экскрементах был признан удобным и близким к реальности. Хотя в исследовании были включены мелкие млекопитающие, в том числе и с массой тела менее 1 кг, детального сравнительного анализа результативности жевания и связи этого показателя с пищеварением и размерами тела у таких животных предпринято не было.

Понятно, что малые размеры тела должны соответствовать и тонкому, более эффективному измельчению пищи зубами. Для оценки характера взаимодействий таких категорий, как размер тела и степень измельчения корма зубами, у млекопитающих-фитофагов с малыми и средними размерами тела необходимы фактические данные, отражающие результативность как непосредственно жевания, так и суммарного процесса редукиции. Нами накоплен значительный многолетний материал по сепарации содержимого пищеварительного тракта и экскрементов на размерные фракции у млекопитающих-фитофагов разной таксономической принадлежности с разными размерами тела. Частично он был рассмотрен ранее у отдельных видов в морфофункциональном и экологическом аспектах для выяснения возможности использования животными волокнистых фрагментов корма в качестве нутриента (Наумова и др., 2017, 2021; Naumova et al., 2021).

Сравнительный анализ имеющихся в нашем распоряжении эмпирических данных предпринят для изучения эффективности работы жевательного аппарата у мелких млекопитающих, уровня постгастральной редукиции пищевых частиц

и взаимосвязи этих показателей с размерами тела животных. Результаты позволили также выяснить возможность опосредованной оценки эффективности жевания по размеру волокон в экскрементах, как это было выполнено для крупных млекопитающих (Clauss et al., 2002; Fritz et al., 2009). Преимущество используемого нами материала заключается в том, что объектом исследования послужили не расчетные данные, а фактические, полученные путем фракционирования содержимого желудков и экскрементов диких и в отдельных случаях экспериментальных животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выполнения детального сравнительного анализа мы использовали данные по сепарации содержимого желудка и сформированных экскрементов из каудальной части толстого кишечника у 19 видов млекопитающих-фитофагов с широким диапазоном массы тела — от 0.02 до 20 кг: 15 видов грызунов, относящихся к 4 семействам, и 4 видов зайцеобразных, представителей 2 семейств (табл. 1). Все животные были добыты в природе в разные сезоны года (взрослые и полувзрослые особи), но в отдельных случаях были использованы экспериментальные грызуны (*Microtus obscurus*, *M. oeconomus* и *Ellobius talpinus*), что позволило выявить внутривидовые флуктуации редукиции волокон в зависимости от условий обитания и кормового рациона. Данные по массе тела грызунов и зайцеобразных получены путем взвешивания тушек в лаборатории.

Применение унифицированной процедуры фракционирования всех образцов, детально описанной в предшествующих публикациях (Наумова и др., 2012, 2015; Naumova et al., 2021), обеспечило сопоставимость результатов. Содержимое разных участков пищеварительного тракта промывали проточной водой на ситах с диаметром ячеек 1, 0.5 и 0.25 мм (Vibrotechnik C20/50, Россия), а осадок с частицами, проходящими через ячейки 0.25 мм, собирали на фильтровальной бумаге с размером пор 3–5 мкм (далее фракция обозначена как “осадок”). Сформированные экскременты извлекали из прямой кишки и дистальной части ободочной кишки.

На основании данных по размерному составу частиц в желудке и экскрементах был рассчитан средний размер частиц (СРЧ), степень редукиции пищевых волокон за время прохождения по пищеварительному тракту и взаимосвязь этих показателей с массой тела животных. Расчет СРЧ выполняли по формуле, предложенной Фриц с соавт. (Fritz et al., 2012):

Таблица 1. Масса тела и размер частиц в желудке и экскрементах у исследованных видов

Вид	Семейство	n	Масса тела (г), среднее (min–max)	СРЧ в желудке, среднее ± SD	СРЧ в экскрементах, среднее ± SD
Отряд Rodentia					
<i>Arvicola terrestris</i> Водяная полевка	Cricetidae	9	38.5 (35.1–78.6)	0.66 ± 0.231	0.44 ± 0.208
<i>Microtus arvalis</i> Обыкновенная полевка	Cricetidae	2	22.3 (18.5–26.1)	0.35	0.15
<i>Microtus obscurus</i> Алтайская полевка	Cricetidae	6	20.0 (16.2–24.4)	0.67 ± 0.078	0.41 ± 0.080
<i>Microtus rossiaemeridionalis</i> Восточноевропейская полевка	Cricetidae	15	20.1 (16.1–30.4)	0.67 ± 0.363	0.55 ± 0.593
<i>Microtus oeconomus</i> Полевка-экономка	Cricetidae	9	41.2 (32.4–57.8)	0.75 ± 0.380	0.30 ± 0.107
<i>Ellobius talpinus</i> Слепушонка обыкновенная	Cricetidae	7	36.7 (30.4–39.2)	1.11 ± 0.198	0.73 ± 0.164
<i>Myodes clethrionomys</i> Рыжая полевка	Cricetidae	30	20.3 (14.1–31.7)	0.48 ± 0.321	0.41 ± 0.216
<i>Apodemus agrarius</i> Полевая мышь	Muridae	3	28.0 (23.1–32.9)	0.41 ± 0.234	0.33 ± 0.126
<i>Sylvaemus uralensis</i> Лесная мышь	Muridae	1	28.4	0.41	0.21
<i>Sylvaemus flavicollis</i> Желтогорлая мышь	Muridae	5	43.6 (34.7–60.6)	0.63 ± 0.414	0.32 ± 0.141
<i>Gerbillus dasyurus</i> Песчанка Вагнера	Gerbillidae	6	28.5 (21.1–42.7)	0.26 ± 0.097	0.22 ± 0.031
<i>Gerbillus pyramidum</i> Песчанка египетская	Gerbillidae	6	40.6 (35.0–46.5)	0.28 ± 0.111	0.33 ± 0.208
<i>Meriones crassus</i> Песчанка Сундевалла	Gerbillidae	24	111.0 (66.1–150.4)	0.40 ± 0.092	0.31 ± 0.073
<i>Psammomys obesus</i> Песчанка дневная	Gerbillidae	23	168.5 (142.2–231.3)	0.65 ± 0.207	0.43 ± 0.135
<i>Castor fiber</i> Бобр обыкновенный	Castoridae	7	20 000.0 (18 000.0–23 000.0)	1.52 ± 0.315	1.42 ± 0.179
Отряд Lagomorpha					
<i>Lepus timidus</i> Заяц-беляк	Leporidae	4	3100.0 (3000.0–3400.0)	0.98 ± 0.220	0.77 ± 0.133
<i>Lepus europaeus</i> Заяц-русак	Leporidae	14	3800.0 (3500.0–4500.0)	0.93 ± 0.135	0.75 ± 0.194
<i>Ochotona pallasi</i> Монгольская пищуха	Ochotonidae	5	110.2 (102.5–161.3)	0.34 ± 0.076	0.31 ± 0.040
<i>Ochotona dauurica</i> Даурская пищуха	Ochotonidae	6	110.4 (101.0–138.8)	0.49 ± 0.098	0.32 ± 0.092

$$\text{СРЧ} = \sum_{i=1}^n p_i \frac{S_{i+1} + S_i}{2},$$

где p_i — доля частиц, осевших на сите S_i , $[(S_{i+1} + S_i)/2]$ — диаметр ячеек. Во избежание завышения расчетных результатов по исходным данным фракционирования содержимого пищеварительного тракта мы использовали два варианта расчета СРЧ — с учетом осадка и без него. Последнее действие было предпринято в настоящей работе в связи с высказанным ранее предположением, что эта фракция может содержать непищевые включения, такие как микроорганизмы (Naumova et al., 2021), а также элементы почвы, или вторичные растительные компоненты, например оксалаты (Palgi et al., 2005, 2008).

Полученные данные обрабатывали с использованием методов непараметрической статистики (Statistica 12).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для выяснения характера взаимосвязи результативности жевания и размеров тела у мелких млекопитающих-фитофагов, а также функциональной подоплеку особенностей этой взаимосвязи мы рассмотрели следующие аспекты. Была проанализирована зависимость СРЧ содержимого желудка и экскрементов от массы тела с учетом и без учета осадка. Изученные виды были сгруппированы по стратегии пищеварения и питанию (что совпало с таксономической принадлежностью), а также по весовым категориям (с массой тела до 200 г, до 3000 и 20000 г). Эти группы были рассмотрены отдельно.

Зависимость СРЧ в содержимом желудка и экскрементах от массы тела

СРЧ в содержимом желудка у исследованных нами животных представлен довольно широким спектром — от 0.3 до 1.5 мм, а без учета осадка — от 0.4 до 1.6 мм (табл. 1). Хотя масса тела исследованных видов лежит в большом диапазоне — от 0.02 до 20 кг, их весовые категории представлены неравномерно, большинство видов относятся к весовой категории до 200 г. При рассмотрении СРЧ содержимого желудка у отдельных видов, расположенных по возрастанию массы тела, заметна тенденция к росту этого показателя с увеличением массы тела, но среди мелких грызунов с массой тела в диапазоне от 20 до 200 г не выявлено четкой зависимости между этими показателями. В этой группе, характеризующейся небольшой дистанцией между видами по массе тела, СРЧ содержимого желудка не коррелирует с массой тела ($r = 0.03258$).

Заметные различия в СРЧ содержимого желудка и экскрементов проявились при рассмотрении всего спектра животных, объединенных в три группы по размеру тела (табл. 2). Различия оказались достоверными при сравнении аналогичных СРЧ у животных трех разных весовых категорий в обоих вариантах расчета ($p < 0.0001$). При существенном увеличении массы тела наблюдается заметное увеличение СРЧ в содержимом желудка до 1.5 мм и более, а за вычетом осадка эта величина возрастает. Значения СРЧ, полученные для этих весовых категорий, продемонстрировали аллометрическую зависимость от средней массы тела объектов группы. При этом в группах, разделенных большой дистанцией по массе тела, возникает заметная положительная корреляция в обоих вариантах расчета — с учетом всех размерных фракций и за вычетом осадка (рис. 1). Хотя основной материал

Таблица 2. СРЧ содержимого желудка и экскрементов у животных, отнесенных к разным весовым категориям (среднее \pm SD, min–max)

Масса тела (г)	n	СРЧ в желудке	СРЧ в экскрементах	СРЧ в желудке	СРЧ в экскрементах
		с учетом осадка		без учета осадка	
< 200	157	0.52 \pm 0.217	0.35 \pm 0.137	0.74 \pm 0.217	0.57 \pm 0.146
		(0.26–1.11)	(0.15–0.73)	(0.41–1.15)	(0.38–0.85)
3000–5000	18	0.95 \pm 0.166	0.76 \pm 0.162	1.06 \pm 0.170	0.86 \pm 0.132
		(0.59–1.26)	(0.52–1.12)	(0.69–1.33)	(0.65–1.18)
> 17000	7	1.52 \pm 0.315	1.42 \pm 0.179	1.56 \pm 0.326	1.59 \pm 0.162
		(1.16–2.01)	(1.21–1.69)	(1.17–2.04)	(1.41–1.83)

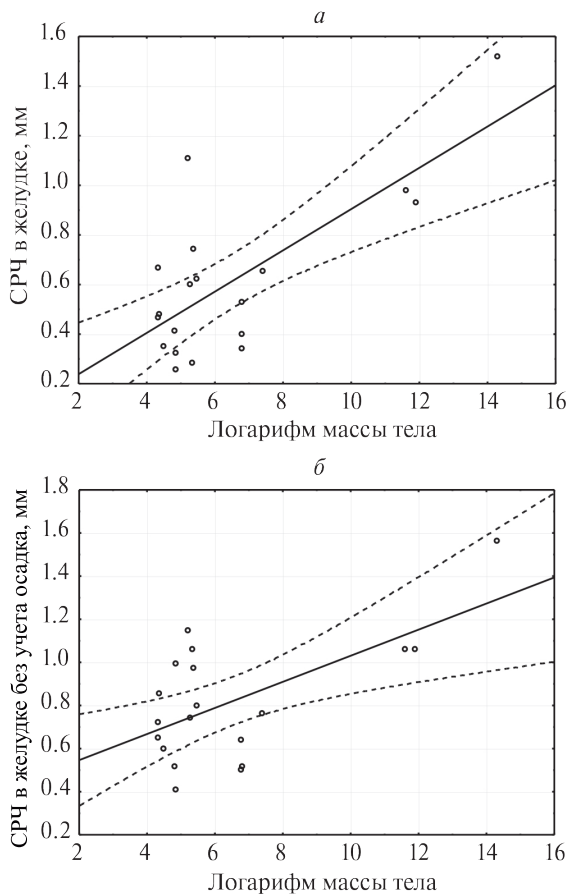


Рис. 1. Зависимость СРЧ в желудке от массы тела при разных вариантах расчета: *a* — с учетом всех размерных фракций ($r = 0.73736$), *b* — без учета осадка ($r = 0.61325$).

в нашей работе представлен мелкими грызунами, при включении в сравнение нескольких видов со средними размерами тела проявляется зависимость результативности жевания и СРЧ экскрементов от размеров тела, показанная на примере крупных фитофагов. Изъятие осадка из расчетов СРЧ существенно повышает значение этого показателя. Доля осадка в массе волокон в желудке у разных видов грызунов и зайцеобразных неодинакова и демонстрирует отрицательную корреляцию с СРЧ (рис. 2).

СРЧ в экскрементах при рассмотрении всего ряда исследуемых животных закономерно уменьшается, по сравнению с СРЧ содержимого желудка, и коррелирует с массой тела. Но в группе мелких грызунов строгой зависимости СРЧ экскрементов от массы тела нет, так же как это происходит с СРЧ в содержимом желудка ($r = 0.00131$). Диапазон СРЧ экскрементов колеблется от 0.15 до 0.73 мм, а при исключении из расчета СРЧ осадка — от 0.37 до 0.84 мм. Корреляция СРЧ экскрементов и массы тела становится очевидной при включении в рассмотрение более крупных видов — зайцев и бобра,

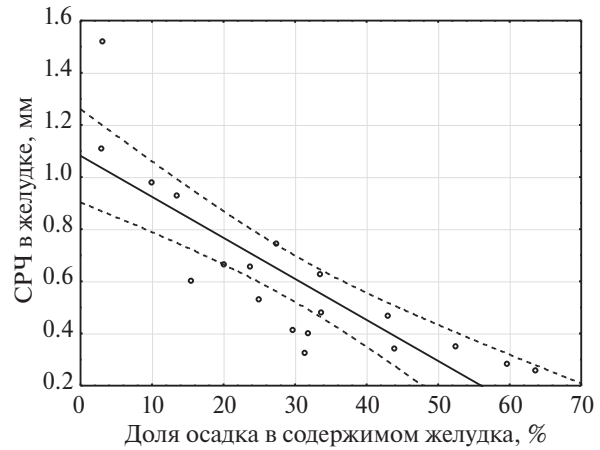


Рис. 2. Зависимость СРЧ в содержимом желудка от доли осадка ($r = -0.8378$).

когда у бобра СРЧ достигает 1.4 мм (рис. 3). Между СРЧ содержимого желудка и экскрементов (в обоих случаях расчета) наблюдается строгая положительная корреляция (рис. 4). Как и в содержимом желудка, СРЧ экскрементов зависит от доли осадка в образце, при этом характер зависимости существенно не изменяется при исключении из расчета осадка.

Влияние пищевой специализации и стратегии пищеварения на СРЧ

Рассматриваемые виды фитофагов различались не только по массе тела, но и по пищевой специализации и стратегии пищеварения. В группу фитофагов с массой тела до 200 г вошли зеленоядные полевки, семяядные мыши и песчанки (обе группы с преджелудочной и/или кишечной ферментацией), а также пищухи — специализированные копрофаги с кишечной ферментацией. В этой весовой категории самые большие значения СРЧ в желудке и экскрементах показали семяядные грызуны, но зависимости СРЧ от массы тела не было выявлено (рис. 5).

При рассмотрении отдельно группы специализированных копрофагов, куда вошли пищухи, зайцы и бобры, проявилась четкая зависимость СРЧ в желудке и экскрементах от размеров тела (рис. 6). У пищух СРЧ оказался меньше, чем у грызунов с аналогичной массой тела (более 100 г), а значительно более крупные копрофаги превысили по значению СРЧ всех остальных животных.

Степень редукации частиц и размеры тела

Постгастральная редукация СРЧ у мелких фитофагов не связана ни с размером тела ($r = -0.1041$), ни с эффективностью жевания ($r = -0.0618$),

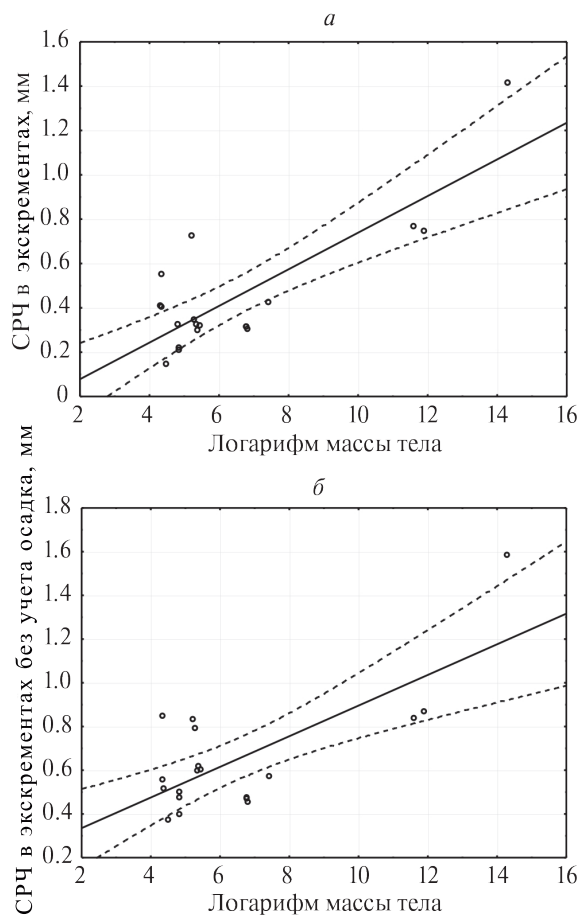


Рис. 3. Зависимость СРЧ экскрементов от массы тела при разных вариантах расчета: *a* — с учетом всех размерных фракций ($r = 0.81085$), *б* — без учета осадка ($r = 0.72977$).

ни с долей осадка в желудке ($r = -0.0565$), ни с СРЧ в содержимом желудка за вычетом осадка ($r = -0.1877$). У крупных грызунов и зайцев эта величина самая маленькая, тогда как у некоторых грызунов достигает более 50% размеров измельченных зубами волокон (рис. 7*a*). При исключении из расчета осадка редукция в некоторых случаях не выражена, а напротив, СРЧ даже увеличивается вдоль кишечника (рис. 7*б*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Не касаясь адаптивных особенностей процедуры жевания у разных животных, зависящих от строения и функционирования зубного аппарата, и используя фактические данные по размеру частиц как в содержимом желудка, так и экскрементах, мы имеем возможность проанализировать факторы, влияющие на размер пищевых частиц, а также оценить степень постгастричной трансформации СРЧ вдоль пищеварительного тракта от

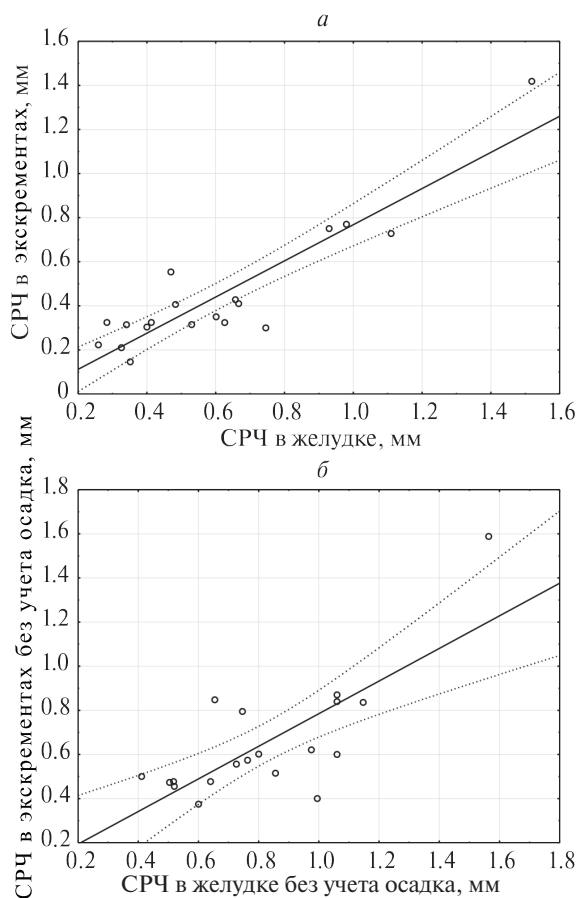


Рис. 4. Зависимость между СРЧ содержимого желудка и экскрементов при разных вариантах расчета: *a* — с учетом всех размерных фракций частиц ($r = 0.90793$), *б* — без учета осадка ($r = 0.75924$).

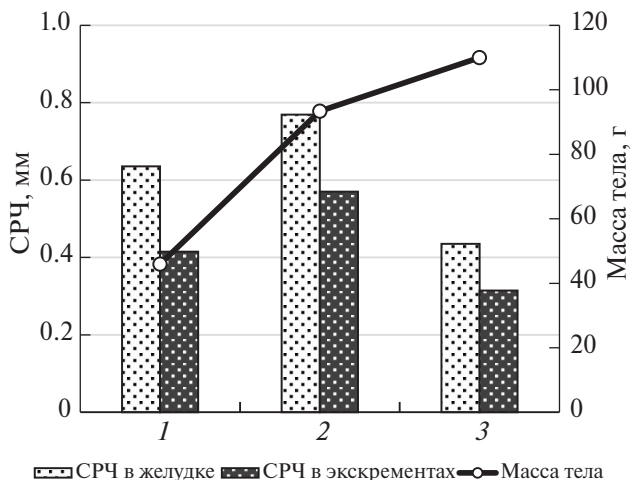


Рис. 5. СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у животных с массой тела до 200 г в зависимости от пищевой специализации и стратегии пищеварения: 1 — зеленоядные, 2 — семяоядные, 3 — специализированные копрофаги.

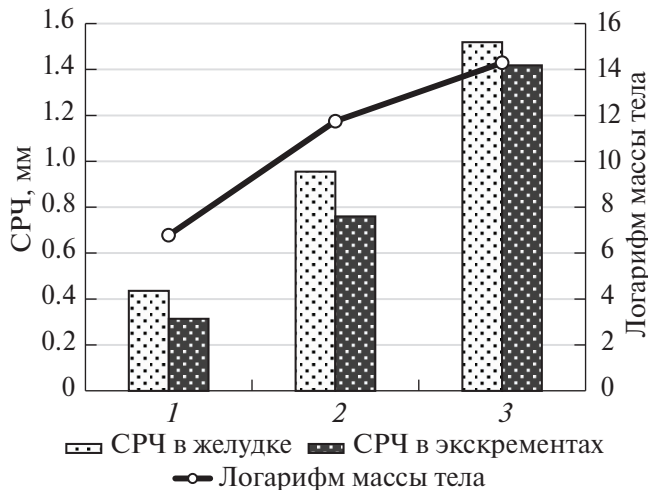


Рис. 6. Масса тела и СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у специализированных копрофагов: 1 — пищухи, 2 — зайцы, 3 — бобры.

желудка до экскрементов, недостаточно изученные у мелких млекопитающих-фитофагов.

Факторы, влияющие на результативность жевания у крупных и мелких млекопитающих-фитофагов

Размерное соотношение пищевых частиц в желудке у разных видов фитофагов следует рассматривать прежде всего как результат работы жевательного аппарата, к инструментам которого относится не только структура зубов и их окклюзивной поверхности, но и особенности жевательных движений. Этому вопросу уделено значительное внимание в мировой литературе (Fortelius, 1985; Shipley et al., 1994; Archer, Sanson, 2002), причем установлено, что объем зубной коронки и структура жевательной поверхности у крупных млекопитающих-фитофагов связаны с размером тела в разных соотношениях. Поскольку постгастральная редукция частиц у крупных животных оказалась незначительной (McLeod, Minson, 1988; Spalinger, Robbins, 1992), было признано допустимым оценивать результативность жевания по СРЧ в экскрементах. Как было выяснено в исследовании с широким охватом видов млекопитающих-фитофагов, СРЧ находится в определенной аллометрической зависимости от массы тела животных (Fritz et al., 2009). Было отмечено также, что значения СРЧ могут быть изменчивы в зависимости от особенностей питания и пищеварения. Случаи отклонения от выявленной зависимости СРЧ в экскрементах от размеров тела были рассмотрены на примере отдельных видов крупных фитофагов. В частности, были обнаружены значительные колебания СРЧ у свободно живущих и содержавшихся в неволе животных (Clauss et al., 2002; Hummel et al., 2008), что авторы связывают с различиями в качестве кормов. У разных видов диких жвачных также выявлены различия в размерах пищевых частиц в пищеварительном тракте и экскрементах в зависимости от кормовой специализации и ее сезонных колебаний (Nygren, Hofmann, 1990; Nygren et al., 2001; Жарова и др., 2011; Наумова и др., 2012). Внутривидовые колебания размера частиц в экскрементах могут возникать в зависимости от кормового рациона (Renecker, Hudson, 1990; Hummel et al., 2008; Jalali et al., 2012, 2015; Kljak et al., 2019). У крупных фитофагов установлена также зависимость времени задержки корма в пищеварительном тракте от массы тела. Предположительно, оба аллометрических эффекта — увеличение времени задержки корма и размеров частиц с ростом массы тела, зависимость которых от размеров тела неодинакова, — могут в некоторой степени компенсировать друг друга (Fritz et al., 2009).

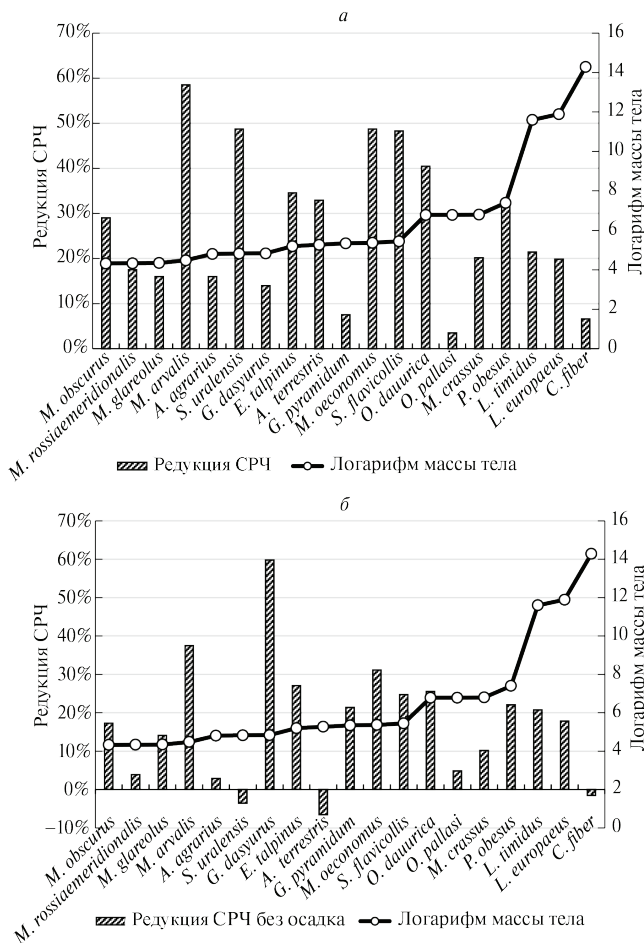


Рис. 7. Степень постгастральной редукции СРЧ у исследованных видов при разных вариантах расчета: с учетом всех размерных фракций (а) и без учета осадка (б).

У исследованных видов грызунов и зайцеобразных не наблюдается монотонного увеличения СРЧ в содержимом желудка и экскрементов с ростом массы тела, а различия между СРЧ по мере продвижения корма заметно варьируют от вида к виду. Исследованные нами млекопитающие представлены пятью семействами, в состав которых входят виды, не разделенные большой дистанцией по массе тела. В группе грызунов с массой тела до 50 г не выявлена связь СРЧ в желудке и экскрементах с размером тела. Так, более крупные грызуны *Arvicola terrestris*, *M. oeconomus* и *Sylvaeus flavicollis* (масса тела 40–50 г) оказались близкими по СРЧ в желудке и экскрементах, а самая мелкая полевка *M. obscurus* (масса тела 20 г) превосходила эти виды по СРЧ. У исследуемых видов с большей массой тела (до 100–200 г) также не наблюдается однозначных аллометрических эффектов: СРЧ остаются в тех же пределах, как и у грызунов с массой тела до 50 г. Разброс значений СРЧ у мелких грызунов оказался очень велик — от 0,3 до 1 мм. При введении в сравнение животных с массой тела 3 кг и более зависимость СРЧ от массы тела становится очевидной. При многократном увеличении дистанции между видами по массе тела заметно увеличивается и СРЧ: по-видимому, на степень измельчения корма сказывается размер зубов и функционирование жевательного аппарата. Отсутствие четко выраженной связи между СРЧ и массой тела в группе мелких грызунов, а также высокая вариабельность СРЧ свидетельствуют в пользу вывода о второстепенном значении размеров тела в результативности жевания (рис. 5).

Мы рассмотрели некоторые причины, которые вносят коррективы в результаты взаимодействия непосредственно жевательного аппарата и размеров тела и в интенсивность постгастральной редукции растительных волокон у грызунов и зайцеобразных. Помимо влияния на СРЧ особенностей физиологии пищеварения и экологии питания, отмеченных для крупных млекопитающих-фитофагов (Clauss et al., 2007; Fritz et al., 2009), у мелких млекопитающих в процесс формирования СРЧ в содержимом пищеварительного тракта включаются дополнительные факторы. Это прежде всего особенности кинетики пищевых масс и кормового поведения.

Влияние физиологических и экологических факторов на СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у мелких млекопитающих-фитофагов

Стратегия пищеварения. Физиология пищеварения у крупных и мелких млекопитающих-фитофагов кардинально различается. У мелких фитофагов, в отличие от крупных, нет таких функций, как руминация (жвачка) или мерицизм, позволяющих

повторно измельчать корм в ротовой полости и задерживать его надолго в желудке и кишечнике. У мелких млекопитающих важное значение приобретает постгастральное пищеварение, осуществляемое в слепой и ободочной кишках (Наумова и др., 2021). К ним прежде всего относятся такие физиологические механизмы, как сепараторная работа проксимальной части ободочной кишки (Vjornhag, Snipes, 1999; Cork et al., 1999) и копрофагия (цекотрофия), свойственные многим травоядным, имеющим мелкие и средние размеры тела (Foley, Cork, 1992). Морфофункциональная специфика пищеварительного тракта определяет кинетику пищевых масс, которая вмешивается в процесс постгастральной редукции волокон (Naumova et al., 2019). Это обстоятельство важно учитывать при оценке влияния размеров тела на результативность жевания у мелких млекопитающих-фитофагов по СРЧ в экскрементах.

Зависимость СРЧ в содержимом пищеварительного тракта от кинетики пищевых масс. Одна из важных причин отсутствия однозначной связи между СРЧ в химусе и массой тела у мышевидных грызунов кроется в быстротечности прохождения корма по пищеварительному тракту грызунов с массой тела от 20 до 100 г: среднее время задержки корма может составлять у разных видов от 3,3 до 16 ч (Pei et al., 2001; Наумова и др., 2007; Hagen et al., 2018), тогда как у крупных фитофагов (с массой тела более 100 кг) среднее время задержки корма в пищеварительном тракте длится 2–3 сут. (Clauss et al., 2007). То есть характер соотношения размерных фракций в содержимом желудка и кишечника у мелких травоядных быстро изменяется в зависимости от фазы пищеварения. Еще одна причина нестабильности СРЧ заключается в нерегулярном поглощении корма, нарушении последовательности движения съеденных в разное время порций корма и их перемешивание с частично переваренным кормом (Наумова и др., 2007). Это обстоятельство влечет за собой высокую вариабельность СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у грызунов с массой тела до 200 г (рис. 8).

Влияние пищевой специализации и кормовой активности на СРЧ в содержимом желудка и экскрементах. Четкой зависимости СРЧ содержимого желудка и экскрементов от пищевой специализации и стратегии пищеварения в группе мелких животных с массой тела до 200 г не выявлено. Самые большие значения СРЧ как в содержимом желудка, так и в экскрементах выявлены у грызунов с полужелезистым желудком — потребителей концентрированных кормов, а наименьшее значение СРЧ наблюдалось у копрофагов (в данном

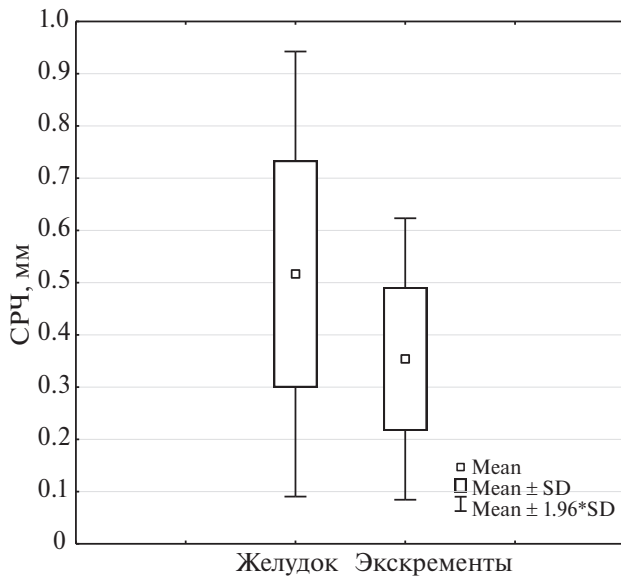


Рис. 8. Изменчивость СРЧ в содержимом желудка и экскрементах у грызунов с массой тела до 200 г.

случае пищу), несмотря на то, что они заметно превосходили остальных животных по массе тела. После исключения из расчета осадка значения СРЧ увеличились, а различия между группами стали более заметными.

Качество поедаемых кормов может существенно влиять на эффективность жевания, которая может меняться у представителей одного и того же вида в зависимости от объекта питания. Например, у дневной песчанки потребление разных кормовых объектов резко изменяет характер их измельчения зубами (рис. 9). В этих случаях проявляются различия не только в СРЧ, но и в количественном соотношении размерных фракций частиц. Аналогичная ситуация наблюдается и у бобров: у добытых в осенний сезон животных СРЧ в содержимом желудка составил 1.48 мм, а в весенний — 1.56 мм, причем в экскрементах различие в СРЧ между сезонами возросло (1.3 и 1.5 мм соответственно). У зайца-беляка во время жировки СРЧ оказался заметно выше, чем в период лежки (0.94 и 0.74 мм соответственно). Особенно существенные изменения СРЧ проявились в содержимом желудка при содержании лабораторных животных на рационе, состоящем из натуральных кормов (корнеплодах, зеленых частей растений), но не полностью соответствующих потребляемому в природе (рис. 10).

Постгастральная редукция растительных волокон.

Редукция волокон у млекопитающих — это тот показатель, который в определенной степени завышает оценку эффективности жевания в случаях использования для этой цели СРЧ в экскрементах,

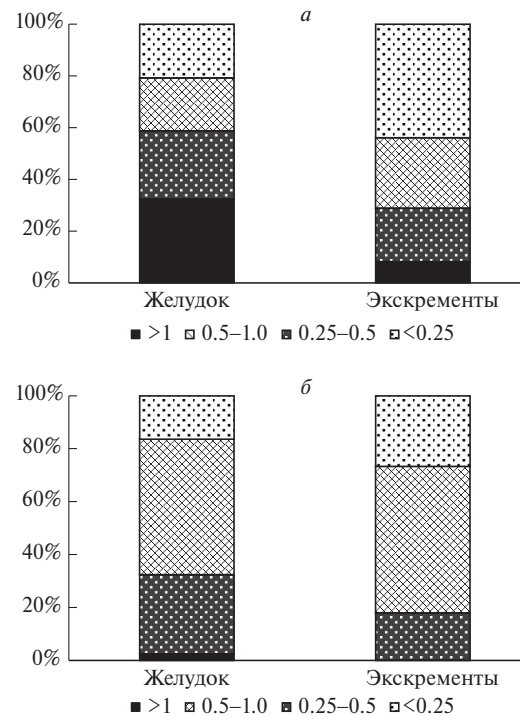


Рис. 9. Соотношение размерных фракций в содержимом желудка и экскрементах при потреблении дневной песчанкой разных кормов: а — *Atriplex halimus*, б — *Salsola tetrandra*.

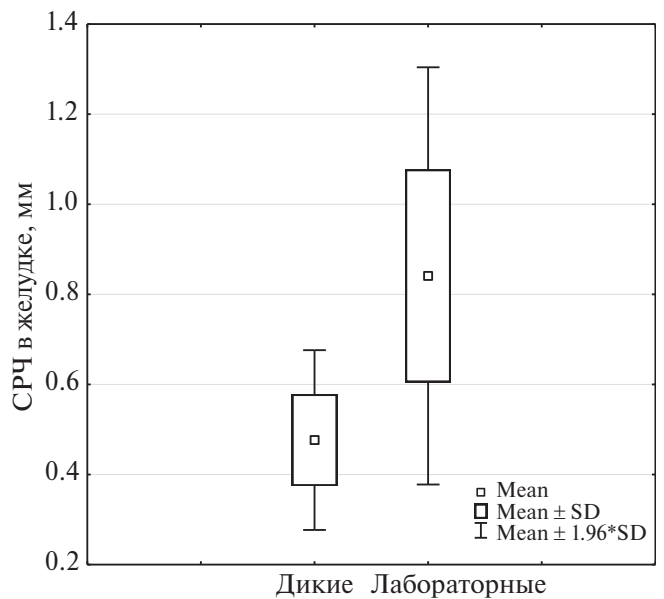


Рис. 10. Различия в результативности жевания (СРЧ содержимого желудка) между дикими и лабораторными грызунами.

как это было предложено для крупных фитофагов. По результатам анализа нашего материала у млекопитающих-фитофагов малых и средних размеров тела редукция СЧР, определенная по разнице СРЧ в содержимом желудка и экскрементов, не связана с размером тела и реализуется

неодинаково у разных видов — от 3.5 до 58.5%. Возможно, высокая вариабельность этих значений связана с развитием у мелких млекопитающих физиологических механизмов, таких как неравномерное выведение корма из желудка и циркуляция химуса в толстом отделе кишечника, которые замещают функции дополнительного измельчения корма зубами у крупных животных. В любом случае постгастричная редукция СРЧ у мелких фитофагов может существенно усложнить характер трансформации размеров пищевых волокон при поступательном продвижении корма вдоль пищеварительного тракта.

В анализе степени редукции волокон специальное внимание следует уделить самой мелкой фракции частиц, оседающих на фильтровальной бумаге. Как мы предположили ранее (Naumova et al., 2021), в состав этой фракции могут входить не только растительные фрагменты, но и минеральные вещества, вторичные растительные компоненты, например, оксалаты (Palgi et al., 2005, 2008) и бактерии, размер которых превышает диаметр пор фильтровальной бумаги. Также известно, что в экскрементах может быть увеличено, по сравнению с кормом, содержание кремния, не только встроенного в растительную ткань, но и попавшего в пищеварительный тракт вместе с почвой (Van Soest, Jones, 1968; Streeter, 1969; Колесников, 2001). Поэтому массу самой мелкой фракции, по-видимому, нельзя рассматривать как результат исключительно редукции волокон. Возможно, именно по этой причине доля осадка в общей массе частиц значительно больше у мелких грызунов, чем у крупных (рис. 11). В отдельных случаях его содержание может превышать 50% общей массы частиц, особенно в экскрементах, когда суммируются редуцированные волокна и частицы непищевого происхождения. Но, вероятно, эта доля может варьировать не только у грызунов одного вида, но и у одной и той же особи в связи с пульсирующим характером прохождения корма и непостоянным соотношением в содержимом волокон разных размерных фракций у мелких грызунов.

Составной частью мелкой фракции экскрементов могут быть также бактерии, активно размножающиеся в слепой кишке и сохраняющие численность благодаря возвратному механизму ободочной кишки. Этот механизм очень хорошо развит у полевок и зайцеобразных, но морфологически реализован по-разному (Наумова и др., 2015, 2017). При изъятии осадка из расчета СРЧ результат резко изменяется, особенно это касается видов с высокой степенью редукции, у которых содержание мелких частиц в каудальной части кишечника составляет более 50%. В результате СРЧ,

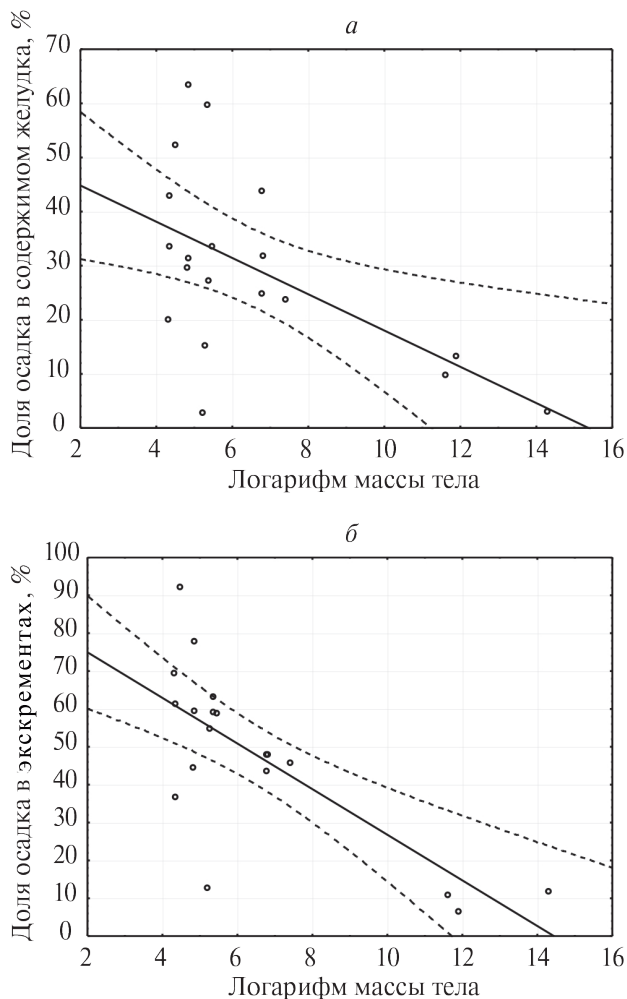


Рис. 11. Корреляция между долей осадка и массой тела: *а* — в содержимом желудка ($r = -0.5579$), *б* — в экскрементах ($r = -0.7405$).

рассчитанный по оставшейся части волокон, оказывается завышенным, снижая значения степени редукции. Ввиду этих соображений игнорирование содержания осадка в образцах содержимого пищеварительного тракта мелких грызунов при расчетах СРЧ может исказить реальную ситуацию. Это еще раз подтверждает необходимость микроскопического анализа состава осадка (Naumova et al., 2021).

Копрофагия, СРЧ в содержимом пищеварительного тракта и размер тела. Физиологически нормальная ритмичная копрофагия коренным образом изменяет кинетику пищевых масс. При условии значительных различий в массе тела между пищухами, зайцами и бобрами СРЧ возрастает с увеличением массы тела. Но резких изменений СРЧ вдоль кишечника у этих животных не наблюдается ввиду постоянного подмешивания к пережеванному корму мелкоструктурного эвакуата из слепой кишки. Периодическое поедание цекотрофов, состоящих

из мелких частиц, выравнивает размерный состав пережеванной массы, уменьшая СРЧ. Особенно показательны результаты фракционирования содержимого желудка зайцев, добытых в разные периоды активности (Наумова и др., 2015). Во время периода лежки, когда активизируется копрофагия, заметно увеличивается доля мелких волокон, поступающих из слепой кишки с цекотрофами, а во время жировки при поедании свежего корма, напротив, уменьшается. При этом значения СРЧ также неодинаковы: у беляка разница между СРЧ в содержимом желудка в периоды лежки и жировки составляет 0.2 мм.

Эта особенность обусловлена интенсивностью поедания цекотрофов специализированными копрофагами. У домашнего кролика цекотрофы могут заполнять до половины желудка (Madsen, 1939; Taylor, 1941), у зайца-беляка съеденная за сутки копромаасса достигает 167 г (Пшенников и др., 1988), у северных пищух при массе тела 100 г в пищеварительном тракте может находиться 2.31 г сформированных цекотрофов, а за один акт может выделиться до 1.5 г. В отличие от зайцев, пищухи не всегда сразу поедают выделенную копромассу (Пшенников и др., 1990), что нарушает ритмичность кинетики пищевых масс.

Несмотря на существенные различия в физиологии пищеварения между крупными и мелкими млекопитающими-фитофагами, которые отражаются прежде всего на характере и степени постгастральной редукции растительных волокон, у грызунов и зайцеобразных сохраняется зависимость СРЧ экскрементов от эффективности жевания. Это обстоятельство позволяет, хотя и с оговорками, но по крайней мере правдоподобно оценивать результативность жевания по СРЧ в экскрементах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более динамичный и неравномерный пищеварительный процесс у мелких фитофагов, усложненный спонтанной или ритмичной копрофагией, размывает возможные четкие зависимости между размерами тела и качеством жевания. У мелких грызунов ведущими факторами, определяющими степень измельчения корма, остаются структура и функции жевательного аппарата и скорость поглощения корма (Perez-Barberia, Gordon, 1998; Logan, 2003). Большая доля осадка в содержимом желудка мышевидных грызунов свидетельствует о высокой результативности жевания и о весомом вкладе функционирования зубного аппарата в итоговую редукцию частиц. Существование постгастрального механизма редукции растительных волокон

усиливает разницу в СРЧ желудка и экскрементов у мелких грызунов, но периодическая нерегулярная копрофагия может сглаживать эффект редукции.

При большой дистанции между весовыми категориями, как это наблюдается в нашей подборке между *Miomorpha*, *Leporidae* и *Castoridae*, масса тела фитофагов отразилась на результативности жевания, которую в этом случае можно рассматривать как функцию размеров тела. Постгастральная редукция более выражена у мелких грызунов, а невыразительная у более крупных животных может быть следствием копрофагии. Эти особенности пищеварения у грызунов и зайцеобразных заставляют с осторожностью использовать СРЧ экскрементов для оценки эффективности жевания у фитофагов, имеющих малые и средние размеры тела.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят глубокую благодарность рецензенту за конструктивную работу с рукописью и коллегам, оказавшим неоценимую помощь в сборе материала: А. Анисимову, Т. Кузнецовой, А. Шубкиной, М. Вечерскому, А. Варшавскому, А. Данилкину, Н. Формозову, Н. Щипанову, А. Дегену, М. Каму, И. Хохловой, Б. Краснову, А. Сморкачевой.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все исследования на подопытных животных были проведены в соответствии с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000–496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 г. № 22.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жарова Г.К., Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Данилкин А.А., 2011. Особенности редукции клетчатковых волокон в пищеварительном тракте диких жвачных // ДАН. Т. 441. № 1. С. 1–4.
- Колесников М.П., 2001. Формы кремния в растениях // Успехи биол. химии. Т. 41. С. 301–332.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., 2007. Исследование продвижения корма по пищеварительному тракту полевок методом многократного введения пластиковых маркеров // Зоол. журн. Т. 86. № 4. С. 503–508.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А., Ивлев Ю.Ф., 2017. Концентрация

- и размерный состав растительных волокон в пищеварительном тракте мышевидных грызунов // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 418–426.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Данилкин А.А., 2012. Редукция растительных волокон в пищеварительном тракте лося и благородного оленя // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 521–528.
- Наумова Е.И., Жарова Г.К., Чистова Т.Ю., Кузнецова Т.А., 2015. Влияние копрофагии на размерный состав растительных волокон в пищеварительном тракте зайцев (*Lepus europaeus* и *L. timidus*, Lagomorpha, Leporidae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 503–508.
- Наумова Е.И., Чистова Т.Ю., Варшавский А.А., Жарова Г.К., 2021. Функциональная диверсификация морфологически сходных органов пищеварительного тракта у представителей Muroidea // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 270–279.
- Пшеничников А.Е., Алексеев В.Г., Корякин И.И., Гнутов Д.Ю., 1988. Копрофагия и ее ритмика у зайца-беляка (*Lepus timidus*) в Центральной Якутии // Зоол. журн. Т. 67. № 9. С. 1357–1362.
- Пшеничников А.Е., Борисов З.З., Васильев И.С., 1990. Копрофагия у северной пищухи (*Ochotona hyperborea*) в Якутии // Зоол. журн. Т. 69. № 12. С. 106–114.
- Archer D., Sanson G., 2002. Form and function of the selenodont molar in southern African ruminants in relation to their feeding habits // J. Zool. Lond. V. 257. P. 13–26.
- Bjorndal K.A., Bolten A.B., Moore J.E., 1990. Digestive fermentation in herbivores: Effect of food particles size // Physiol. Zool. V. 63. P. 710–721.
- Bjornhag G., Snipes R.L., 1999. Colonic separation mechanism in lagomorph and rodent species — a comparison // Zoosyst. Evol. V. 75. P. 275–281.
- Bowman J.G.P., Firkins J.L., 1993. Effects of forage species and particle size on bacterial cellulolytic activity and colonization *in situ* // J. Anim. Sci. V. 71. P. 1623–1633.
- Clauss M., Hummel J., 2005. The digestive performance of mammalian herbivores: Why big may not be that much better // Mammal Rev. V. 35. № 2. P. 174–187.
- Clauss M., Lechner-Doll M., Streich W.J., 2002. Faecal particle size distribution in captive wild ruminants: An approach to the browser/grazer-dichotomy from the other end // Oecologia. V. 131. P. 343–349.
- Clauss M., Schwarm A., Ortmann S., Streich W.J., Hummel J., 2007. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 148. № 2. P. 249–265.
- Clauss M., Steuer P., Erlinghagen-Luckerath K., Kaandorp J., Fritz J., et al., 2015. Faecal particle size: Digestive physiology meets herbivore diversity // Comp. Biochem. Physiol. V. 179. P. 182–191.
- Cork S.J., Hume I.D., Faichney G.J., 1999. Digestive strategies of nonruminant herbivores: The role of the hindgut // Nutritional Ecology of Herbivores / Eds Jung H.J.G., Fahey G.C. Savoy: American Society of Animal Science. P. 210–260.
- Demment M.W., Van Soest P.J., 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores // Am. Nat. V. 125. № 5. P. 641–672.
- Foley W.J., Cork S.J., 1992. Use of fibrous diets by small herbivores: How far can the rules be 'bent'? // Trends Ecol. Evol. V. 7. P. 159–162.
- Fortelius M., 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations // Acta Zool. Fenn. V. 180. P. 1–76.
- Fritz J., Hummel J., Kienzle E., Arnold C., Nunn C., Clauss M., 2009. Comparative chewing efficiency in mammalian herbivores // Oikos. V. 118. P. 1623–1632.
- Fritz J., Hummel J., Kienzle E., Streich W.J., Clauss M., 2010. To chew or not to chew: Faecal particle size in herbivores reptiles and mammals // J. Exp. Zool. A. V. 313. P. 79–586.
- Fritz J., Streich W.J., Schwarm A., Clauss M., 2012. Condensing results of wet sieving analyses into a single data: A comparison of methods for particle size description // J. Anim. Physiol. Nutr. V. 96. P. 783–797.
- Hagen K.B., Muller D.W.H., Ortmann S., Kreuzerd M., Clauss M., 2018. Digesta kinetics in two arvicoline rodents, the field vole (*Microtus agrestis*) and the lemming (*Lagurus lagurus*) // Mamm. Biol. V. 89. P. 71–78.
- Hummel J., Clauss M., Sudekum K.-H., 2020. Aspects of food comminution in ungulates and their consequences for energy budget // Mammalian Teeth — Form and Function / Eds Martin T., Koenigswald W. Munich: Dr. Friedrich Pfeil. P. 87–101.
- Hummel J., Fritz J., Kienzle E., Medici E.P., Lang S., et al., 2008. Differences in fecal particle size between free-ranging and captive individuals of two browser species // Zoo Biol. V. 27. P. 70–77.
- Illius A.W., Gordon I.J., 1992. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: Evolution of body size and competitive interaction // Oecologia. V. 89. P. 428–434.
- Jalali A.R., Norgaard P., Weisbjerg M.R., Nielsen M.O., 2012. Effect of forage quality on intake, chewing activity, faecal particle size distribution, and digestibility of neutral detergent fibre in sheep, goats, and llamas // Small Rumin. Res. V. 103. P. 143–151.
- Jalali A.R., Weisbjerg M.R., Nadeau E., Randby A.T., Rustas B.O., et al., 2015. Effects of forage type, animal characteristics and feed intake on faecal particle size in goat, sheep, llama and cattle // Anim. Feed Sci. Technol. V. 208. P. 53–65.
- Kljak K., Heinrichs B.S., Heinrichs A.J., 2019. Faecal particle dry matter and fiber distribution of eifers fed ad libitum and restricted with low and high forage quality // J. Dairy Sci. V. 102. P. 4694–4703.
- Logan M., 2003. Effect of tooth wear on the rumination-like behavior, or merycism, of free-ranging koalas (*Phascolarctos cinereus*) // J. Mammal. V. 84. P. 897–902.
- Madsen H., 1939. Does the rabbit chew the cud? // Nature. V. 143. P. 981–982.

- McLeod M.N., Minson D.J., 1988. Large particle breakdown by cattle eating ryegrass and alfalfa // *J. Anim. Sci.* V. 66. P. 992–999.
- Murphy M.R., Nicoletti J.M., 1984. Potential reduction of forage and rumen digesta particle size by microbial action // *J. Dairy Sci.* V. 67. P. 1221–1226.
- Naumova E.I., Chistova T.Yu., Zharova G.K., Kam M., Khokhlova I.S., et al., 2019. Energy requirements, digestive tract compartments and body mass in six gerbilline rodents of the Negev Desert // *Zoology.* V. 137. P. 1–8.
- Naumova E.I., Chistova T.Yu., Zharova G.K., Kam M., Khokhlova I.S., et al., 2021. Particle size reduction along the digestive tract of fat sand rats (*Psammomys obesus*) fed four chenopods // *J. Comp. Physiol. B.* V. 191. P. 831–841.
- Nygren K., Hofmann R.R., 1990. Seasonal variations of food particle size in moose // *Alces.* V. 26. P. 44–50.
- Nygren K.F.A., Lechner-Doll M., Hofmann R.R., 2001. Influence of papillae on post-ruminal regulation of ingesta passage in moose (*Alces alces* L.) // *J. Zool. (Lond).* V. 254. P. 375–380.
- Okamoto M., 1997. Comparison of particle size in the feces of various herbivores // *J. Rakuno Gakuen Univ.* V. 22. P. 151–153.
- Palgi N., Taleisnik H., Pinshow B., 2008. Elimination of oxalate by fat sand rats (*Psammomys obesus*): Wild and laboratory-bred animals compared // *Comp. Biochem. Physiol. A.* V. 149. P. 197–202.
- Palgi N., Vatnick I., Pinshow B., 2005. Oxalate, calcium and ash intake and excretion balances in fat sand rats (*Psammomys obesus*) feeding on two different diets // *Comp. Biochem. Physiol.* V. 141. P. 48–53.
- Pei Y.-X., Wang D.-H., Hume I., 2001. Effect of dietary fibre on digesta passage, nutrient digestibility and gastrointestinal morphology in the granivorous Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 74. № 5. P. 742–749.
- Pérez-Barbería F.J., Gordon I.J., 1998. Factors affecting food comminution during chewing in ruminants: A review // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 63. P. 233–256.
- Poppi D.P., Norton B.W., Minson D.J., Hendricksen R.E., 1980. The validity of the critical size theory for particles leaving the rumen // *J. Agric. Sci.* V. 94. P. 275–280.
- Renecker L.A., Hudson R.J., 1990. Digestive kinetics of moose, wapiti and cattle // *Anim. Prod.* V. 50. P. 51–61.
- Shipley L.A., Gross J.E., Spalinger D.E., Hobbs N.T., Wunder B.A., 1994. The scaling of intake rate in mammalian herbivores // *Am. Nat.* V. 143. P. 1055–1082.
- Spalinger D.E., Robbins C.T., 1992. The dynamics of particle flow in the rumen of mule deer (*Odocoileus hemionus hemionus*) and elk (*Cervus elaphus nelsoni*) // *Physiol. Zool.* V. 65. P. 379–402.
- Streeter Ch.L., 1969. A review of techniques used to estimate the in vivo digestibility of grazed forage // *J. Anim. Sci.* V. 29. № 5. P. 757–768.
- Taylor E.L., 1941. Pseudo-rumination in the rabbit // *Proc. Zool. Soc. Lond.* V. 110. P. 159–163.
- Udén P., 1992. The influence of leaf and stem particle size in vitro and of sample size *in sacco* on neutral detergent fibre fermentation kinetics // *Anim. Feed Sci. Technol.* V. 37. P. 85–97.
- Udén P., Van Soest P.J., 1982. The determination of digesta particle size in some herbivores // *Anim. Feed Sci. Technol.* V. 7. P. 35–44.
- Van Soest P.J., Jones L.H.P., 1968. Effect of silica in forages upon digestibility // *J. Dairy Sci.* V. 51. № 10. P. 1644–1648.

Is chewing efficiency in small herbivorous mammals a function of body size?

E. I. Naumova*, T. Yu. Chistova, G. K. Zharova

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS

Leninsky Pr., 33, Moscow, 119071 Russia

**E-mail: einaumova@gmail.com*

Based on the original data on the fractionation of stomach and excrements contents, the effectiveness of the masticatory apparatus and post-gastric transformation of food particles in representatives of small herbivorous mammals is considered. It was found out that in the group of small animals with a body mass from 20 to 200 g the effectiveness of chewing does not depend on the body size but is due to the specifics of the functioning of the chewing apparatus. Particle reduction in this group is masked by a rapid change in digestion regimes, the intensity of nonspecific or specialized coprophagy, and the development of the fiber separation mechanism in the large intestine, which leads to high variability of results. The influence of body size is realized when larger herbivores with a body mass of up to 3–5 kg (hares) and up to 20 kg (beavers) are introduced into the comparison. In this case the influence of body size on the effectiveness of chewing is clearly manifested. In this interaction between the groups of animals, effects similar to those previously established in a wide comparative series of large herbivores with a body mass of up to 3000 kg were revealed. Thus, chewing can be considered as a function of body size, when comparing animals that differ significantly in body mass. Special attention is paid to the fraction of the finest particles, as containing not only fragments of fibers, but also non-food inclusions.

УДК 574.2/591.543

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

© 2024 г. Е. А. Новиков*, И. А. Васильев, П. А. Задубровский, И. В. Задубровская,
Л. Л. Мацкало, Е. В. Новикова, Д. В. Петровский

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия*

**E-mail: eug-nov5@yandex.ru*

Поступила в редакцию 14.12.2023 г.

После доработки 27.03.2024 г.

Принята к публикации 24.04.2024 г.

Способность адаптироваться к экстремальным условиям среды во многом зависит от мобилизационных возможностей организма, оцениваемых по максимальной величине энергообмена, которую животное способно достигать в стрессовой ситуации. Однако экологические закономерности изменчивости максимального обмена изучены еще очень слабо. В работе рассмотрены 12 видов мышевидных грызунов, населяющих различные биотопы Центральной Азии и относящихся к различным экологическим группам: полевая и малая лесная мыши, джунгарский и барабинский хомячки, плоскочерепная, тувинская, красная, красно-серая, узкочерепная полевки, степная пеструшка, обыкновенная и восточная слепушонки. У этих видов по стандартной методике были измерены величины стандартного, максимального холодового обмена, обмена на 15-й минуте острой холодовой экспозиции, факториального индекса аэробной производительности и способности к поддержанию температурного гомеостаза, оцененной по разности температуры тела до и после холодового теста. Показано значимое влияние условий обитания на величины метаболических и терморегуляторных показателей, тесно взаимосвязанных между собой. Наибольшей устойчивостью к холоду отличаются виды открытых пространств, активные в зимнее время и питающиеся калорийными кормами. Наименее устойчивой к действию холодового стресса оказалась обыкновенная слепушонка, обитающая в относительно термостабильной подземной среде. Вместе с тем выявлена значительная изменчивость биоэнергетических характеристик внутри каждой из эколого-филогенетических групп.

DOI: 10.31857/S0044459624020071, EDN: vvaohd

В естественной среде обитания животные неизбежно сталкиваются с воздействиями окружающей среды, требующими мобилизации ресурсов организма для поддержания гомеостаза (Wade, Schneider, 1982). Мышечная работа, нервная деятельность, теплопродукция и другие энергоемкие процессы, происходящие в организме, приводят к увеличению интенсивности метаболизма вплоть до предельного уровня, обусловленного прежде всего возможностями кардиоваскулярной системы по доставке кислорода работающим тканям (Noppeler, Weibel, 1998; Painter, 2005). Принято считать, что максимальный уровень метаболизма, измеренный при интенсивной физической нагрузке (maximal metabolic rate, MMR) либо в условиях острого охлаждения (summit metabolic rate, M_{sum}), превышающего гомеостатические возможности

организма, является показателем устойчивости животных к неблагоприятным факторам внешней среды, хотя его непосредственная роль в эволюции эндотермии остается предметом дискуссий (Bennet, Ruben, 1979; Hayes, Garland, 1995; Koteja, 2004).

Анализ экологически детерминированной изменчивости основного обмена у грызунов, проводившийся различными авторами на основе собственных исследований и литературных данных, показывает, что, помимо филогенетического родства и калорийности кормов, значимое влияние на его величину оказывает температурный режим среды (McNab, 1992; Koteja, Weiner, 1993; Lovegrove, 2003; Rezende et al., 2004; Naya et al., 2013; Luna et al., 2017). Значительно слабее изучены закономерности изменчивости холодового энергообмена (M_{sum}) млекопитающих и ее

взаимосвязи со способностью к поддержанию температурного гомеостаза в условиях холодного стресса (Bozinovic, Rosenmann, 1989; Koteja, Weiner, 1993; Rezende et al., 2004).

В исследованиях, посвященных эколого-географическим закономерностям изменчивости M_{sum} у млекопитающих, рассматриваются, как правило, либо географически разобщенные популяции одного вида (Hayes, 1989; Hayes, O'Connor, 1999; Поликарпов и др., 2016), либо экологически и филогенетически контрастные виды, населяющие различные природные зоны (Bozinovic, Rosenmann, 1989). Изменчивость “локального” масштаба, обусловленная микроклиматическими параметрами конкретных местообитаний и экологической специализацией таксономически близких видов, изучена значительно хуже (Weiner, Górecki, 1981). В силу технических сложностей подобные работы, как правило, выполняются на небольшом объеме материала и не охватывают всех жизненных форм, представленных в изучаемых ландшафтах. Однако их неоспоримым преимуществом является единообразие методик содержания животных и сбора материала.

Вместе с тем даже у видов, принадлежащих к одной биоценотической группе и имеющих перекрывающиеся ареалы, можно выявить широкий спектр жизненных форм, обусловленных локальной спецификой действия экологических факторов. Наиболее значимыми факторами, определяющими формирование жизненных форм у мышевидных грызунов, являются, очевидно, климатические характеристики местообитаний (температура, скорость ветра, режим увлажнения, высота и продолжительность залегания снежного покрова) и спектр поедаемых кормов. Пространственное распределение пищевых ресурсов, в свою очередь, определяет дифференцированное использование различных ярусов фитоценоза и специфичных элементов ландшафта (Громов, Поляков, 1977; Воронцов, 1982; Koteja, Weiner, 1993).

Эти характеристики обуславливают широкий круг параметров адаптивной стратегии вида, включающих пространственно-этологическую структуру популяций, продолжительность жизненного цикла и изменчивость течения отдельных его этапов, репродуктивную активность, интенсивность метаболизма, способность к поддержанию температурного гомеостаза, двигательную активность и ее распределение в суточном цикле, мобилизационные возможности и функциональную активность защитных систем организма (Moshkin et al., 2002; Новиков, 2007;

Новиков и др., 2022), а также комплекс морфологических адаптаций, включающий в себя особенности строения зубной системы и локомоторного аппарата (Громов, Поляков, 1977; Воронцов, 1982).

В частности, в экосистемах юга Сибири и Центральной Азии отчетливо выделяется несколько жизненных форм (экобиоморф) мышевидных грызунов, каждая из которых может включать как филогенетически родственные виды, принадлежащие к одному или близким родам: мыши (*Apodemus* и *Sylvaemus*), хомячки (*Phodopus* и *Cricetulus*), лесные (*Clethrionomys* и *Craxomys*) и скальные (*Alticola*) полевки, слепушонки (*Ellobius*), так и виды разных триб, экологическое и морфологическое сходство которых является конвергентным, например степная пеструшка (*Lagurus lagurus*) и узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*), населяющие аридные местообитания и питающиеся зелеными частями растений (Громов, Поляков, 1977). В сравнительном исследовании, выполненном на мохноногих хомячках, рыжей полевке (*Cl. glareolus*) и обыкновенной слепушонке (*E. talpinus*), была прослежена корреляция между величиной максимального энергообмена, измеренного при 15-минутном охлаждении в гелиево-кислородной смеси, способностью к поддержанию температурного гомеостаза, оцененной по разности температуры тела, измеренной до начала и после окончания теста, и диапазоном колебаний температуры среды, с которыми тот или иной вид сталкивается в природе (Moshkin et al., 2002; Новиков, 2007). Однако, поскольку поиск общих закономерностей, определяющих распределение ресурсов на различные стороны жизнедеятельности, затрудняется различной филогенетической историей и различиями в массе тела, неизбежными при формировании масштабных выборок (Garland et al., 1992; Packard, Boardman, 1999), небольшой спектр рассмотренных видов и жизненных форм привели нас к необходимости развития данного исследования с включением в анализ видов мышевидных грызунов с разной степенью филогенетического родства, различающихся по своей экологической специализации. В предлагаемом исследовании рассмотрены 12 видов мышевидных грызунов двух семейств – мышинные (Muridae) и хомяковые (Cricetidae), которые можно отнести к шести различным экобиоморфам, наиболее широко представленным в экосистемах юга Западной Сибири и сопредельных с ней территорий: полевая (*Apodemus agrarius*) и малая лесная (*Sylvaemus uralensis*) мыши, джунгарский

(*Phodopus sungorus*) и барабинский (*Cricetulus barabensis*) хомячки, обыкновенная (*E. talpinus*) и восточная (*E. tancrei*) слепушонки, красная (*Cl. rutilus*) и красно-серая (*Cr. rufocanus*) полевки, тувинская (*Al. tuvinicus*) и плоскочерепная (*Al. strelzovi*) скальные полевки, а также представители жизненной формы, характеризующейся как “серые полевки и пеструшки” (Громов, Поляков, 1977), – узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*) и степная пеструшка (*Lagurus lagurus*).

Все эти виды имеют сопоставимые размеры, обитают в сопредельных регионах (юг Западной и Центральной Сибири, Северный Казахстан), имеют частично перекрывающиеся ареалы (Павлинов, Лисовский, 2012; Kryštufek, Shenbrot, 2022), но различаются по предпочитаемым биотопам, микроклиматическим параметрам среды, спектру поедаемых кормов, социальной организации популяций и массе тела (Громов, Поляков, 1977; Юдин и др., 1979; Воронцов, 1982). Для выявления видоспецифичных величин стандартного и максимального обмена мы использовали подход, успешно апробированный в предыдущих исследованиях (Moshkin et al., 2002; Новиков и др., 2015; Novikov et al., 2015; Поликарпов и др., 2016), – измерение потребления кислорода в условиях 15-минутного холодового стресса, исчерпывающего гомеостатические возможности организма. Помимо величины стандартного и максимального обмена, мы оценивали способность к поддержанию температурного гомеостаза (как показатель исчерпания метаболических резервов) и ее корреляцию с потреблением кислорода, измеренным на последней минуте теста. При выборе животных для анализа и разработке экспериментального протокола мы постарались принять во внимание опыт и методологические принципы коллег, осуществлявших поиск экологических закономерностей изменчивости энергообмена на основе больших массивов литературных данных (Packard, Boardman, 1999; Rezende et al., 2004, и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальные работы проводили в осенне-зимние месяцы 2013–2023 гг. Материалом для эксперимента послужили мышевидные грызуны, содержащиеся в Лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН. За исключением восточной слепушонки, в течение длительного времени разводимой в лабораториях, все животные были отловлены в природе и не менее двух месяцев передержаны

в комфортных условиях либо являлись потомками одного-двух поколений отловленных в природе особей. Животных отлавливали в Турочакском (лесные полевки и полевые мыши) и Кош-Агачском (плоскочерепные полевки, барабинские хомячки, малые лесные мыши) районах Республики Алтай, в Республике Хакасия (тувинские полевки), в окрестностях г. Новосибирска (красные полевки, полевые мыши, обыкновенные слепушонки), в Карасукском районе Новосибирской области (джунгарские и даурские хомячки, малые лесные мыши, степные пеструшки, узкочерепные полевки). В работе использовали взрослых особей обоего пола, не менее 8–10 зверьков каждого вида. Животных содержали при комнатной температуре (20–25 °C) и фотопериодическом режиме, соответствующем “зимним” условиям освещения (8С : 16Т). Обыкновенных слепушонок содержали в металлических вольерах площадью 0.25 м² группами по 4 особи, животных остальных видов – по одиночке в стандартных пластиковых клетках 30 × 20 × 20 см. В качестве подстилки использовали древесные опилки, в качестве гнездового материала – вату. Режим кормления подбирали с учетом естественных предпочтений каждого вида: зерновые смеси фабричного производства, овощи (морковь), фрукты (яблоки), ягоды (сушеная рябина), свежая зелень (проростки овса), сухая трава и гранулированный корм для конвенционального разведения лабораторных мышей (“Чара”). Корм и свежую воду давали *ad libitum*.

Измерения интенсивности энергообмена проводили с использованием стандартного протокола, апробированного в предыдущих исследованиях (Новиков и др., 2015; Novikov et al., 2015; Поликарпов и др., 2016). Животных тестировали в светлое время суток – с 11:00 до 16:00. Животное, предварительно взвесив, помещали в герметичную камеру объемом 1.5 л, находящуюся в водяном термостате с температурой 27°C (что соответствует термонеutralной зоне для всех исследованных видов), снабженную контейнером с гранулированной щелочью (NaOH), которая поглощала влагу и углекислый газ, выдыхаемый животным. Это приводило к снижению давления в камере пропорционально объему потребленного животным кислорода. Перед началом измерений животное в течение 20 мин выдерживали в камере при свободном доступе кислорода. Этого времени, как показали предварительные наблюдения, достаточно для его адаптации к условиям камеры и достижения равновесия газового состава. Затем доступ кислорода перекрывали

и ежеминутно с помощью электронного датчика фабричного производства (модель MPX2010DP) регистрировали падение давления. Каждые 5 мин рабочую смесь обогащали кислородом из резервуара, находящегося при атмосферном давлении. Таким образом, для каждого животного проводили 3 пятиминутных цикла измерений с 15 ежеминутными измерениями, которые затем усредняли. Поскольку исследуемые виды различаются по ритмам суточной активности, калорийности поедаемой пищи и характеру ее потребления (копрофагия у зеленоядных полевок, наличие защечных мешков у хомячков), в рамках стандартного протокола измерений не представлялось возможности добиться постабсорбтивного состояния, не стрессируя при этом животных. Это, а также невозможность полностью исключить движения животного в камере, не дает возможности рассматривать полученные нами значения как отражающие величину основного обмена (Genoud et al., 2018). Вместе с тем данный показатель можно интерпретировать как величину стандартного обмена (standard metabolic rate, SMR) в термонейтральной зоне.

Величину максимального (холодового) обмена (M_{sum}) оценивали по потреблению кислорода в гелиево-кислородной смеси при температуре 6–7 °С (Rosenmann, Morrison, 1974). После помещения животного в термостатированную рабочую камеру объемом 1 л через нее в течение 3 мин с помощью

мембранного насоса прокачивали тарированную гелиево-кислородную смесь (80 : 20), общий объем которой не менее чем в 3 раза превышал объем камеры. После прекращения подачи смеси она циркулировала по замкнутому контуру, включающему камеру с животным, насос, контейнер и датчик давления. Показания датчика регистрировали ежеминутно. Каждую минуту в течение 5 сек выравнивали давление в системе до атмосферного, обогащая ее чистым кислородом. За величину M_{sum} принимали наибольшее из минутных значений, полученное после выравнивания кривой методом скользящего среднего по трехминутным интервалам. Способность поддерживать высокую аэробную производительность в течение 15-минутной холодной экспозиции оценивали по потреблению кислорода на последней минуте теста (VO_{2last}). Величины SMR, M_{sum} и VO_{2last} выражали в миллилитрах потребленного кислорода на 1 г массы тела в час, приводя их к нормальным условиям: 0 °С, 760 мм Hg (табл. 1).

До и после холодого воздействия с помощью термисторного датчика оригинальной конструкции измеряли ректальную температуру тела животных, погружая его в полость тела на 1.5–2 см. Точность измерения составляла 0.1 °С. Разность температур, измеренных до и после теста (ΔT_b), рассматривали как показатель, отражающий способность животного к поддержанию температурного гомеостаза.

Таблица 1. Средневидовые значения основных метаболических показателей у мышевидных грызунов различной экологической специализации

Вид	<i>n</i>	Масса тела, г	SMR, мл/(г · ч)	M_{sum} , мл/(г · ч)	VO_{2last} , мл/(г · ч)	ΔT_b , °С	FAS
<i>Clethrionomys rutilus</i>	74	18.2 ± 0.5	3.7 ± 0.1	18.1 ± 0.5	12.8 ± 0.4	–8.2 ± 0.3	5.0 ± 0.1
<i>Craseomys rufocanus</i>	8	22.2 ± 2.7	3.8 ± 0.4	16.3 ± 2.2	11.7 ± 2.1	–10.0 ± 1.2	4.2 ± 0.3
<i>Alticola tuvinicus</i>	10	39.2 ± 2.9	2.8 ± 0.2	11.1 ± 0.5	7.4 ± 0.4	–9.4 ± 0.3	3.9 ± 0.2
<i>A. strelzovi</i>	8	40.0 ± 2.7	2.3 ± 0.1	11.0 ± 0.4	7.4 ± 0.8	–10.0 ± 1.4	4.9 ± 0.4
<i>Ellobius talpinus</i>	8	52.6 ± 3.0	2.4 ± 0.3	7.7 ± 0.6	5.8 ± 0.8	–14.2 ± 1.6	3.3 ± 0.4
<i>E. tancrei</i>	8	47.1 ± 2.9	2.6 ± 0.3	8.6 ± 0.5	7.3 ± 0.5	–9.7 ± 0.8	3.4 ± 0.4
<i>Lasiopodomys gregalis</i>	8	14.9 ± 0.6	4.2 ± 0.1	19.2 ± 0.9	14.7 ± 1.0	–6.9 ± 0.6	5.2 ± 0.4
<i>Lagurus lagurus</i>	17	20.7 ± 1.5	4.4 ± 0.2	12.0 ± 0.5	8.9 ± 0.6	–9.7 ± 0.3	3.6 ± 0.2
<i>Cricetulus barabensis</i>	8	30.7 ± 1.7	2.5 ± 0.2	12.1 ± 0.7	10.8 ± 0.6	–5.9 ± 0.8	4.9 ± 0.1
<i>Phodopus sungorus</i>	35	31.6 ± 1.7	3.1 ± 0.1	16.2 ± 0.6	11.8 ± 0.6	–6.1 ± 0.3	4.5 ± 0.2
<i>Apodemus agrarius</i>	19	16.4 ± 0.4	5.5 ± 0.2	18.4 ± 0.5	14.1 ± 0.5	–7.5 ± 0.3	3.4 ± 0.1
<i>Sylvaemus uralensis</i>	9	18.9 ± 1.4	4.1 ± 0.4	20.9 ± 1.7	13.9 ± 1.1	–7.7 ± 0.5	5.9 ± 0.9

Поскольку наличие аллометрической зависимости между интенсивностью метаболизма и массой тела животного (которая у исследованных животных варьировала от 12 до 50 г) не удастся устранить простым пересчетом потребления кислорода на единицу массы тела (Packard, Boardman, 1999), для статистического анализа результатов использовали величины нормированных отклонений (стандартизованные остаточные значения, *standard residuals*) от ожидаемых значений, рассчитанных исходя из регрессионной зависимости показателя от массы тела. Для линеаризации зависимости значений массы тела и показателей энергообмена их предварительно логарифмировали. В качестве показателя, характеризующего аэробную производительность и мобилизационные возможности организма, использовали логарифмированное отношение величины максимального к стандартному обмену (M_{sum}/SMR), факториальный аэробный индекс (*factorial aerobic scope*, FAS).

Статистический анализ материала проводили с использованием общепринятых методов параметрической статистики (пакет StatSoft Statistica, версия 12.0). Собственные (Новиков и др., 2015; Novikov et al., 2015; Поликарпов и др., 2016) и литературные (Rezende et al., 2004) данные свидетельствуют об отсутствии закономерного

влияния пола животного на показатели энергообмена, поэтому в данной работе самцов и самок рассматривали в качестве единой выборки. Влияние вида животного рассматривали, вводя его в качестве независимой переменной в однофакторном дисперсионном анализе.

Видовые названия приведены в соответствии со справочником И.Я. Павлинова и А.А. Лисовского (2012) с учетом изменений, предложенных в последней сводке по арвиколинам (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Однофакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимое влияние вида животного на остаточные значения SMR ($F_{11,193} = 10.5$; $P < 0.001$). Наиболее высокие значения этого показателя были зарегистрированы у полевой мыши, наиболее низкие — у барабинского хомячка. SMR выше ожидаемого имели, кроме полевой мыши, степная пеструшка и тувинская полевка. Ниже ожидаемого — узкочерепная, красно-серая, плоскочерепная полевки и барабинский хомячок (рис. 1). Остаточные значения M_{sum} также статистически значимо различались у разных видов ($F_{11,193} = 11.9$; $P < 0.001$). Значения

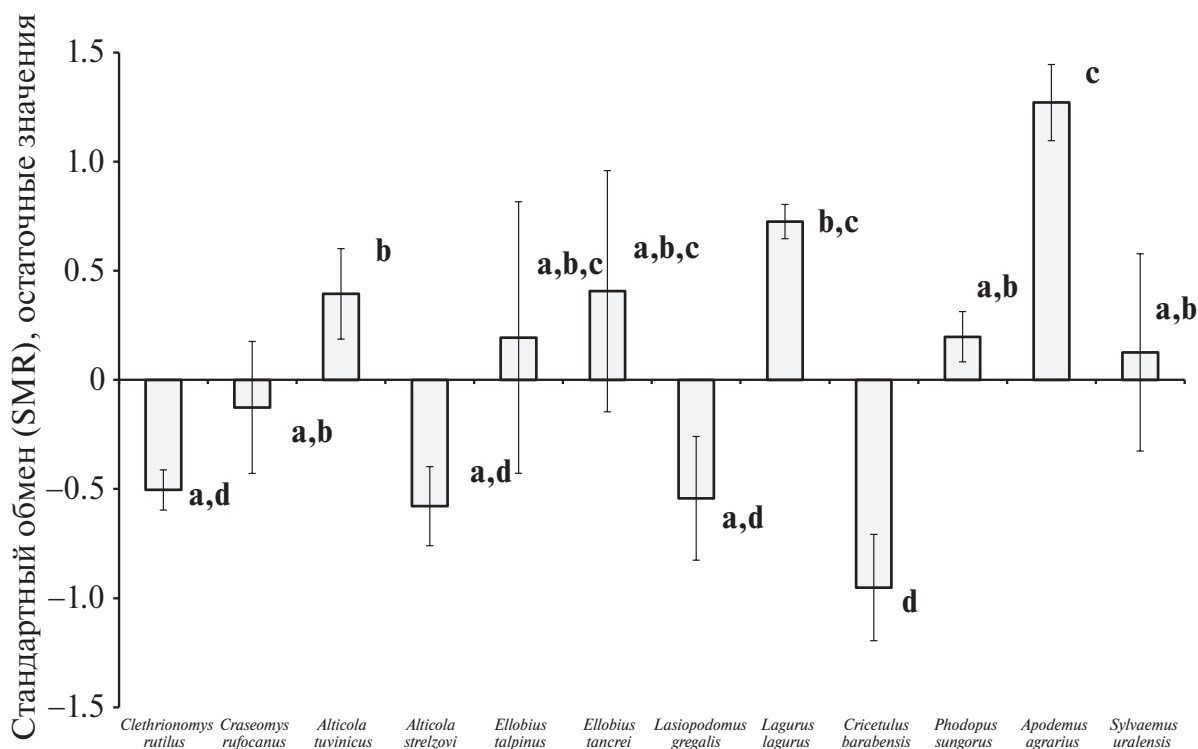


Рис. 1. Остаточные значения стандартного обмена (SMR, среднее \pm стандартная ошибка) у 12 видов мышевидных грызунов. Здесь и на рис. 2–4 значения, достоверно различающиеся между собой (Тьюки HSD-тест; $P < 0.05$), отмечены разными буквами.

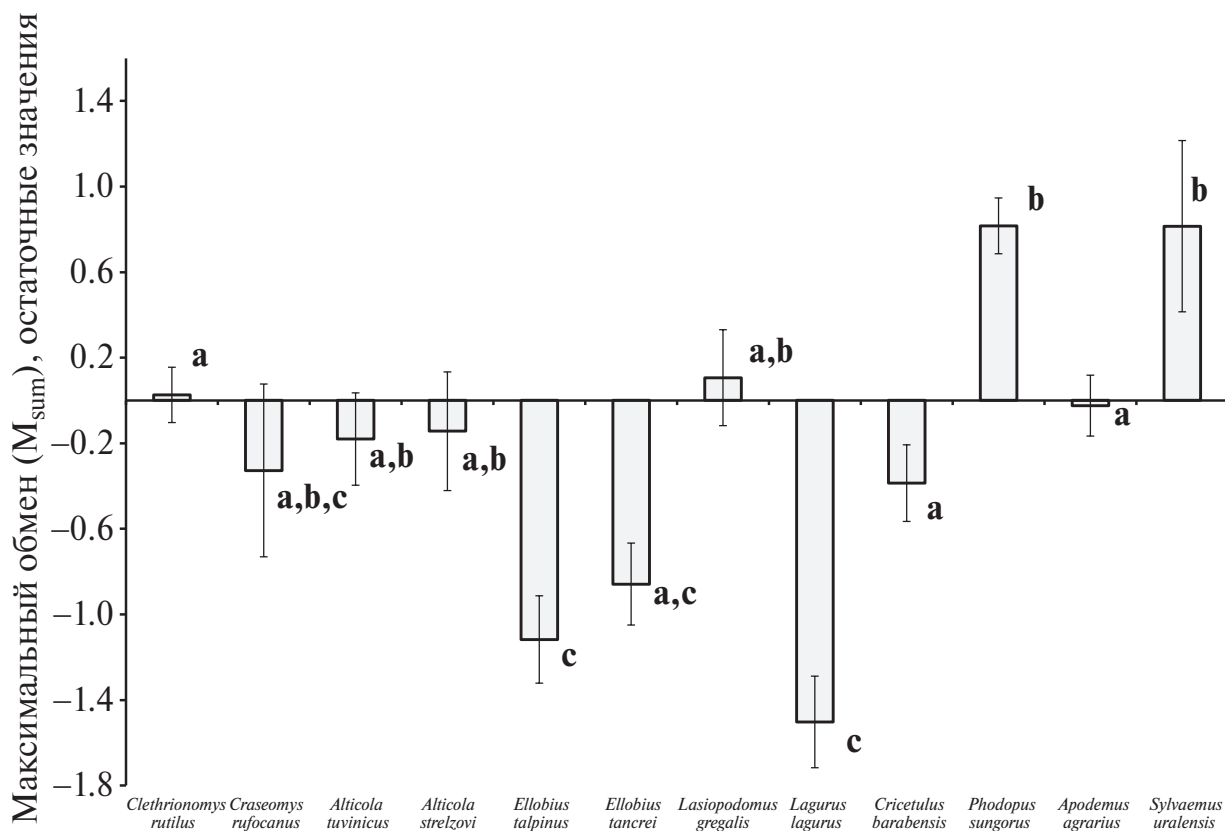


Рис. 2. Остаточные значения максимального обмена (M_{sum} , среднее \pm стандартная ошибка) у 12 видов мышевидных грызунов.

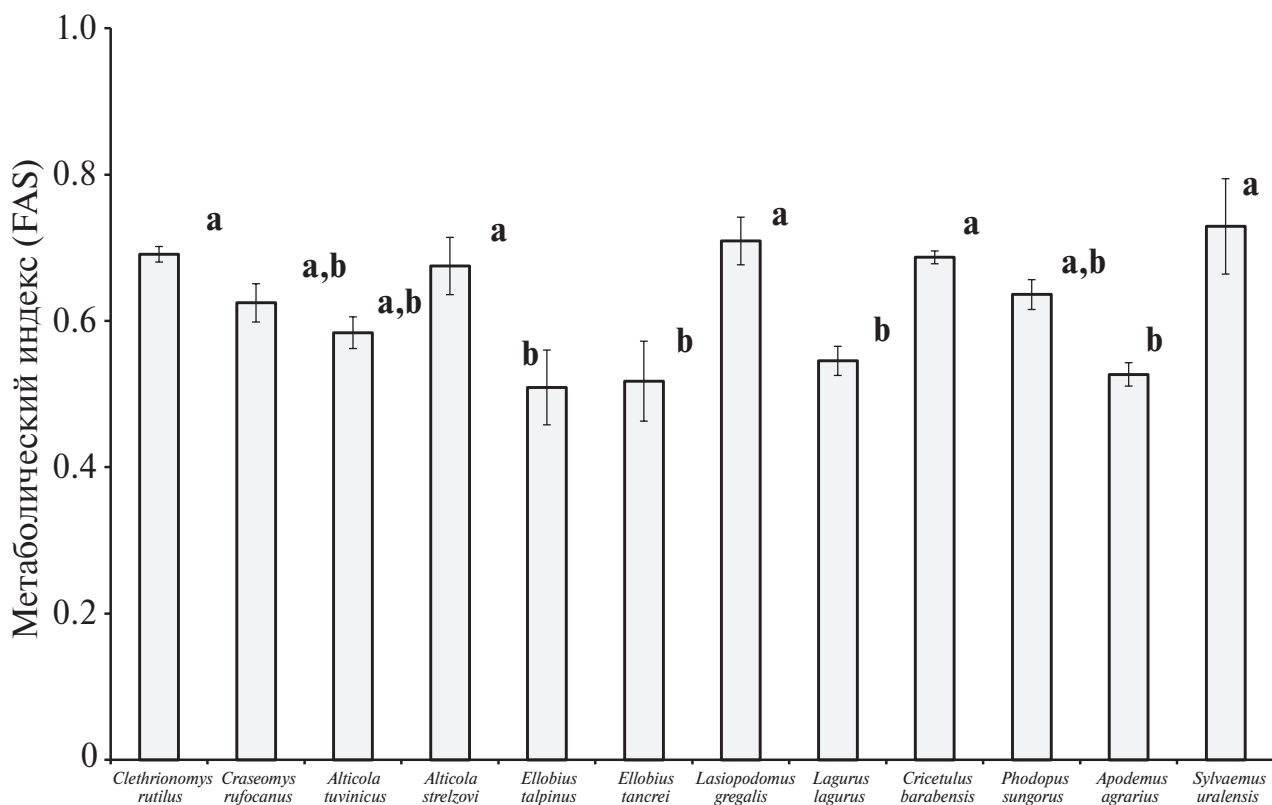


Рис. 3. Величины факториального метаболического индекса (FAS, десятичный логарифм) у 12 видов мышевидных грызунов.

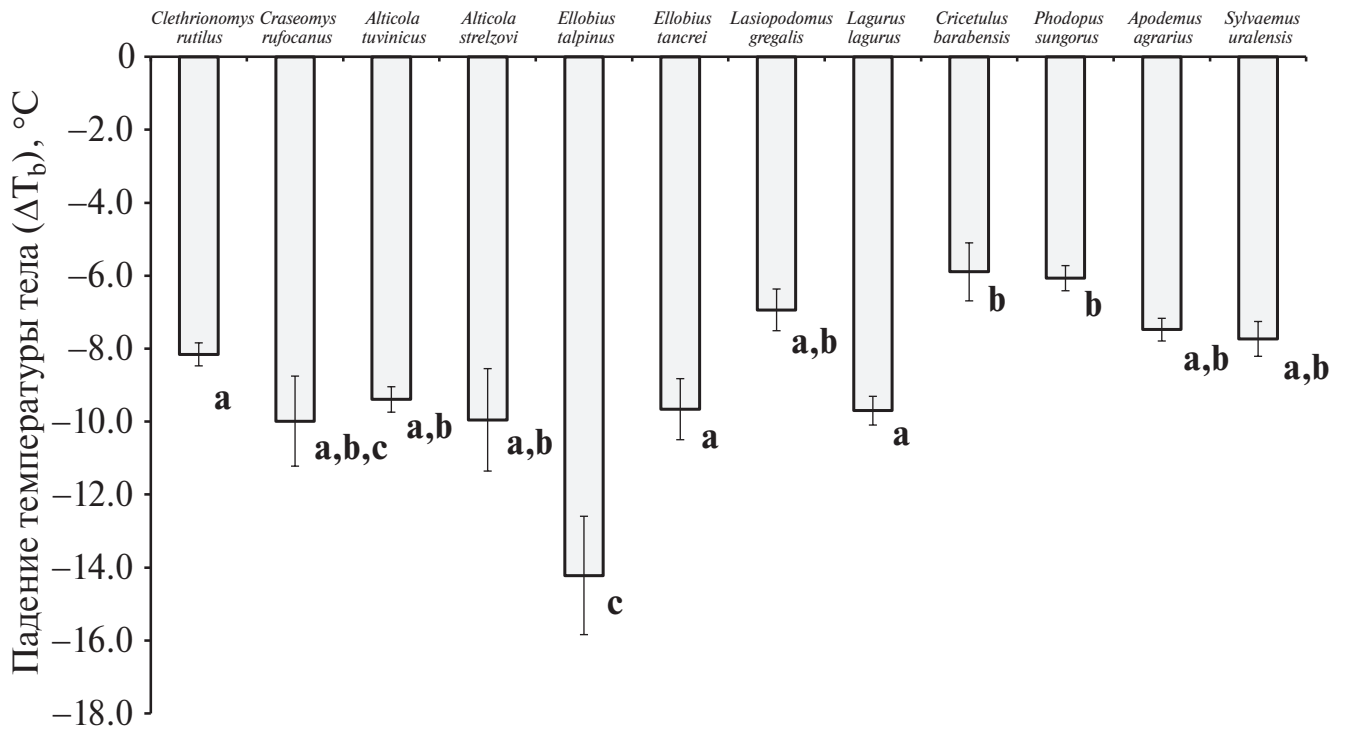
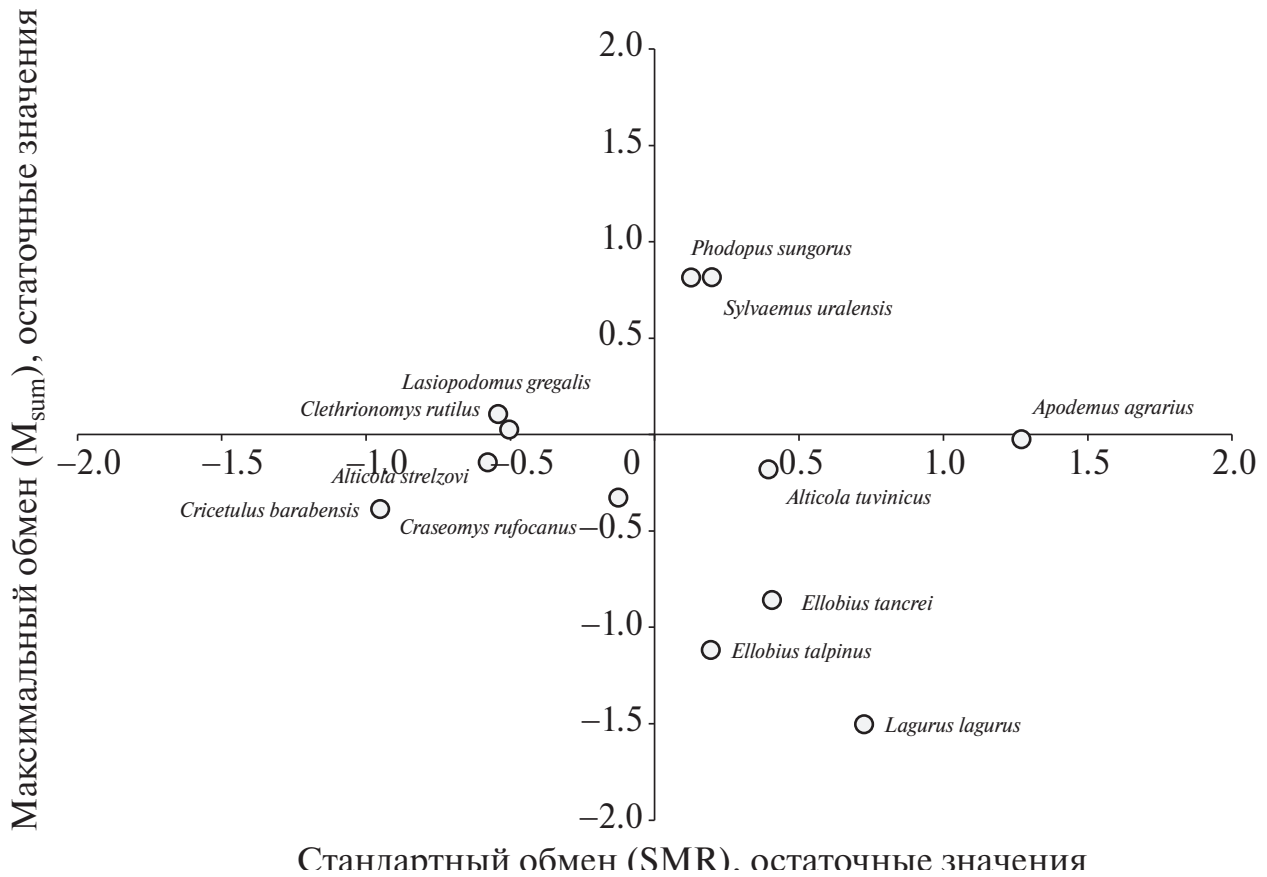


Рис. 4. Падение температуры тела (ΔT_b) после 15-минутного холодного теста у 12 видов мышевидных грызунов.



Стандартный обмен (SMR). остаточные значения

Рис. 5. Зависимость между стандартным (SMR) и максимальным (M_{sum}) обменом.

Потребление кислорода на последней минуте теста (VO_{2last}), остаточные значения

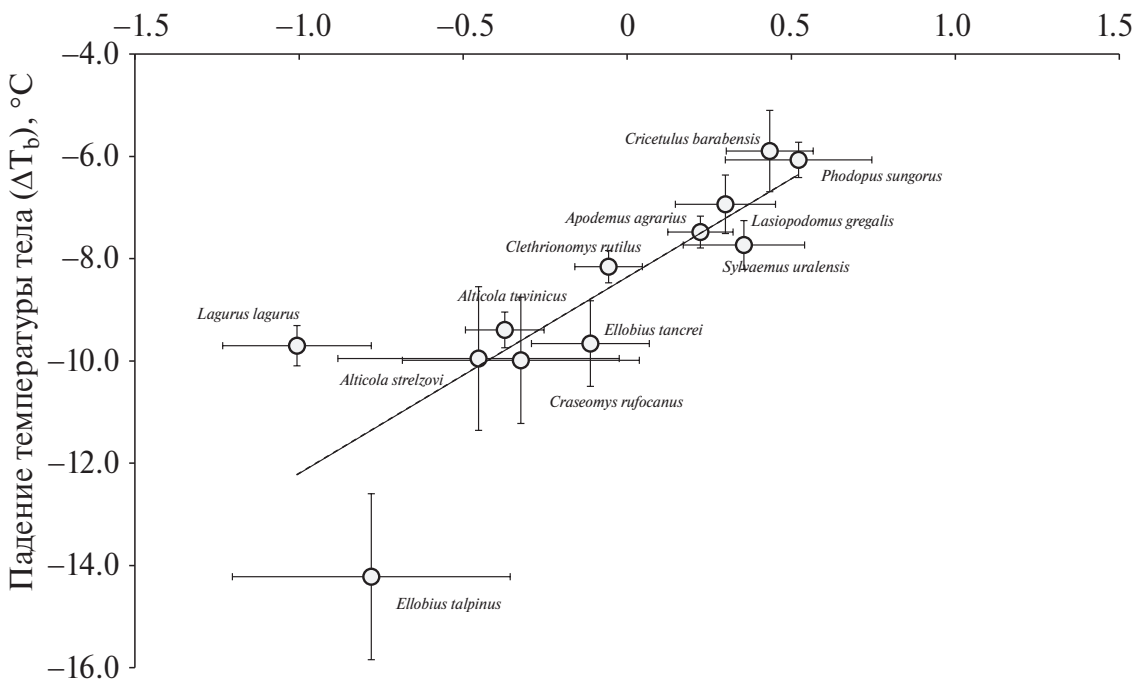


Рис. 6. Зависимость между падением температуры тела и потреблением кислорода на 15-й минуте теста (VO_{2last}) у 12 видов мышевидных грызунов. Приведена аппроксимирующая линия регрессии.

выше ожидаемых имели джунгарский хомячок и малая лесная мышь, ниже ожидаемых – слепушонки и степная пеструшка (рис. 2). В соответствии с этим логарифмированные значения FAS также достоверно различались у разных видов ($F_{11,193} = 8.4$; $P < 0.001$). Высокими значениями этого индекса характеризовались красная, плоскочерепная и узкочерепная полевки, оба вида хомячков и малая лесная мышь (рис. 3). Влияние вида животного на величину остаточных значений VO_{2last} было также статистически значимым ($F_{11,193} = 4.2$; $P < 0.001$). Разность температур тела, измеренных до и после холодной экспозиции, статистически значимо зависела от вида животного ($F_{11,193} = 9.1$; $P < 0.001$). Наиболее значительное снижение температуры тела после охлаждения демонстрировали обыкновенные слепушонки, наименее значительное – джунгарский и барабинский хомячки (рис. 4).

M_{sum} , VO_{2last} и FAS ожидаемо коррелировали между собой (во всех случаях $r > 0.5$; $P < 0.001$). Корреляция SMR с M_{sum} (рис. 5) и VO_{2last} была статистически не значимой (в обоих случаях $r < 0.1$; $P > 0.05$). Величина ΔT_b статистически значимо коррелировала с остаточными значениями энергообмена ($r = -0.46$; $P < 0.001$ для максимального обмена; $r = -0.61$; $P < 0.001$ для энергообмена, измеренного на последней минуте теста) и с метаболическим индексом ($r = -0.32$; $P < 0.001$).

Зависимость между величиной VO_{2last} и ΔT_b хорошо прослеживалась и для средних для вида значений, описываясь уравнением линейной регрессии:

$$\Delta T_b = 3.84VO_{2last} - 8.36; R^2 = 0.69.$$

В рассмотренном ряду обыкновенная слепушонка снижала температуру тела сильнее, чем можно было бы ожидать, исходя из выявленной зависимости. Меньше ожидаемого температура тела снижалась у степной пеструшки (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ измеренных в зимний период количественных характеристик метаболической и терморегуляторной реакции на холодовой стресс, выполненный с учетом различий в массе тела животных, показал, что и стандартный, и максимальный холодовой обмен, и способность к поддержанию температурного гомеостаза существенно различаются у разных видов мышевидных грызунов юга Сибири и Центральной Азии, имеющих частично перекрывающиеся ареалы, но предпочитающих разные биотопы. Межвидовые различия в значениях биоэнергетических показателей могут быть связаны как с аллометрическими зависимостями и разной эволюционной историей видов (Garland et al., 1992;

Packard, Boardman, 1999), так и со спецификой среды обитания, прежде всего с климатическим режимом, обусловленным географической широтой, долготой и увлажненностью местообитаний (Lovegrove, 2003; Rezende et al., 2004; McNab, 2008). Однако каких-либо экологических закономерностей в изменчивости величин основного обмена (показателем которого является измеряемый нами стандартный обмен) у 12 видов грызунов юга Сибири, относящихся к различным экологическим группам, мы не выявили.

Наиболее высокий уровень максимального обмена, измеренного в условиях холода, демонстрировали джунгарский хомячок и малая лесная мышь – виды, питающиеся калорийными кормами и активные в течение всей зимы. Высокий уровень холодного обмена у джунгарского хомячка, отмеченный нами и ранее (Moshkin et al., 2002), очевидно позволяет ему передвигаться по поверхности снега, перенося достаточно низкие температуры воздуха (Феоктистова, 2008). Малые лесные мыши предпочитают лиственные леса и в Западной Сибири находятся на восточной периферии видового ареала, встречаясь здесь в остепненных местообитаниях (Юдин и др., 1979; Павлинов, Лисовский, 2012). Нами они были отловлены в азональных стациях степного биотопа: в Барабинской лесостепи – на территории Карасукского стационара, в Курайской степи – в пойме р. Чуя. Увеличение интенсивности энергообмена у грызунов из популяций, населяющих экологически неоптимальные местообитания, было продемонстрировано нами ранее для красной полевки (Поликарпов и др., 2016).

Самые низкие величины холодного обмена ожидаемо имели обыкновенные и восточные слепушонки, что вполне согласуется с их “экономной” стратегией расходования энергоресурсов (Moshkin et al., 2002, 2007; Новиков, 2007), которая сохраняется и в зимний период, несмотря на некоторое увеличение активной теплопродукции (Moshkin et al., 2001). Данная стратегия обусловлена, видимо, относительной термостабильностью подземной среды и высокими затратами на прокладку подземных ходов.

Согласно современным эколого-эволюционным представлениям, величины основного и максимального (в том числе и холодного) обмена должны коррелировать между собой не только за счет сходного адаптивного ответа на действие экологических факторов, но и за счет причинных связей, обусловленных необходимостью генерировать высокую аэробную производительность в условиях действия стрессующих

факторов среды (Bennet, Ruben, 1979). Корреляции между этими показателями четко прослеживаются у птиц, но отсутствуют у млекопитающих, термогенез которых во многом определяется химической теплопродукцией в бурой жировой ткани, не связанной с совершением мышечной работы (Auer et al., 2017). Отсутствие подобной зависимости продемонстрировали и результаты нашей работы.

Одним из наиболее часто используемых показателей аэробной производительности, характеризующих величину метаболической реакции на средовые стрессоры, является соотношение величин основного и максимального обменов – FAS.

Среди рассмотренных нами видов относительно высокую величину этого индекса демонстрировали красная, узкочерепная и плоскочерепная полевки, малая лесная мышь, барабинский и джунгарский хомячки, достигая ее как за счет повышения максимального, так и за счет снижения стандартного обмена. Последней стратегии придерживаются, очевидно, плоскочерепная и узкочерепная полевки. Оба эти вида питаются низкокалорийной пищей (зеленые части растений) и обитают в открытых местообитаниях, лишенных мощного снегового покрова: узкочерепная полевка – в степях и тундре (Громов, Поляков, 1977), плоскочерепная – в каменистых биотопах на высотах от 1500 до 3000 м над ур. моря (Литвинов и др., 2014).

Величина максимального обмена, измеренного в условиях холода, и в еще большей степени его уровень после 15-минутной холодной экспозиции хорошо коррелировали со способностью животных к поддержанию температурного гомеостаза, которая является балансом между общей теплопродукцией организма и теплоотдачей во внешнюю среду (McNab, 1980). Среди рассмотренных нами грызунов способность к сохранению постоянной температуры тела у зерноядных видов – хомячков, мышей и красных полевок – была более выражена, чем у зеленоядных. Исключение составляла узкочерепная полевка, имеющая достаточно высокие показатели холодного обмена и метаболического индекса. В этом отношении с ней контрастировал другой зеленоядный вид, населяющий те же местообитания и имеющий сходные эколого-морфологические особенности, – степная пеструшка, демонстрирующая способность к сохранению температурного гомеостаза на уровне значительно выше ожидаемого, исходя из величины энергообмена. Можно предположить, что одним из адаптивных механизмов сохранения тепла у этого вида является снижение теплопотерь за счет

уменьшения поверхности выступающих частей тела — ушей и хвоста.

Наименее выраженной способностью к поддержанию температурного гомеостаза была у обыкновенной слепушонки, которая без видимых последствий для организма переносила охлаждение тела до 20 °С и ниже (Moshkin et al., 2002; Новиков, 2007), отличаясь в этом отношении от родственного вида — восточной слепушонки, обитающей в более низких широтах.

Барабинский хомячок обитает в степных экосистемах Центральной Азии, сохраняя круглогодичную активность. Зимние адаптации вида выражаются в увеличении интенсивности метаболизма и расширении термонейтральной зоны, теплопроводность при этом не только не снижается, но даже растет (Zhao et al., 2010). В наших экспериментах барабинские хомячки имели относительно низкий основной и максимальный обмен, сохраняя при этом выраженную способность к поддержанию температурного гомеостаза. Можно предполагать, что терморегуляторные адаптации на северной периферии ареала у этого вида имеют количественные и качественные различия по сравнению с южными популяциями.

Скальные полевки, обитающие в достаточно суровых условиях низко- и среднегорья, имея относительно крупные размеры и густой волосяной покров, отличаются низкими величинами холодового обмена и слабо выраженной, по сравнению с другими рассмотренными нами видами, метаболической реакцией на холодовой стресс, что в целом согласуется с полученными ранее данными о биоэнергетических адаптациях грызунов этой экологической группы (Мазина, 2005, 2006). Однако, как и в случае с барабинскими хомячками, терморегуляторные адаптации могут различаться на северной и южной границах ареала (Weiner, Górecki, 1981). Важной адаптацией, позволяющей скальным полевым снижать активность в зимний период, является, очевидно, запасание пищи. У плоскочерепной полевки, обитающей на высотах до 3000 м над ур. моря, перечисленные особенности физиологии были выражены в большей степени, чем у низкогорного вида — тувинской полевки (Novikov et al., 2022). Высота местности является одним из значимых предикторов интенсивности метаболизма у грызунов (Rezende et al., 2004). Наряду с более суровым климатом влияние больших высот выражается и в дефиците кислорода, который также приводит к формированию специфических метаболических и респираторных адаптаций (Powell, Garcia, 2000). Наши данные

свидетельствуют о значительном сходстве адаптационных стратегий у скальных полевок и слепушонок — экологически контрастных видов, общим эволюционным фактором для которых может являться дефицит кислорода. Помимо параметров энергообмена, это сходство выражается и в сходном течении и общей продолжительности жизненного цикла (Новиков и др., 2022).

Виды, рассмотренные в данной работе, помимо пищевых предпочтений и абиотических условий среды, различаются и по пространственно-этологической структуре популяций, демонстрируя широкий спектр различных типов социальных отношений: от одиночного (хомячки) до семейно-группового (слепушонки, скальные, узкочерепные полевки, степная пеструшка). Промежуточным вариантом является демовая структура популяций, характерная для мышей и лесных полевок (Громов, 2008). Таким образом, у рассмотренных здесь видов прослеживается достаточно отчетливая тенденция к снижению метаболической и терморегуляторной реакции на острое охлаждение по мере усиления социальных связей. Наряду с субстратной обеспеченностью метаболизма, обусловленной калорийностью кормов и доступностью кислорода, социальность может рассматриваться как значимый фактор, влияющий на видоспецифичную величину энергообмена за счет использования возможностей поведенческой терморегуляции. Можно предполагать, что именно субстратная обеспеченность метаболизма является одним из факторов, обуславливающих эволюцию социальных отношений у миоморфных грызунов.

Взаимоотношения между показателями, характеризующими интенсивность метаболизма и терморегуляции, у мелких млекопитающих могут зависеть и от способности вида впадать в торпор. Это должно выражаться прежде всего в увеличении индексов аэробной производительности (FAS) при обитании в условиях низких температур (Cageau, 2013). Однако в нашей работе подобной зависимости выявить не удалось.

Еще одним значимым фактором, влияющим на энергообмен, являются морфологические особенности вида. Кроме очевидного влияния массы тела, которое нивелируется при анализе отклонений от ожидаемых при заданной массе величин, морфологические адаптации затрагивают структуру волосяного покрова (короткий и рыхлый мех без остистых волос слепушонок обуславливает высокую теплоотдачу с поверхности) и развитие выступающих частей тела, прежде всего ушей и хвоста, являющегося у грызунов

важным органом терморегуляции. Уменьшение поверхности выступающих частей тела позволяет степным видам, обитающим в низкопродуктивных экосистемах, поддерживать тепловой баланс без значительного повышения интенсивности метаболизма.

Рассмотренные нами особенности физиологии мышевидных грызунов в целом согласуются с имеющимися представлениями об их адаптивных типах (Koteja, Weiner, 1993). Таксономически и экологически близкие виды, как правило, имели сходные биоэнергетические характеристики. Вместе с тем практически каждый из рассмотренных нами видов имел свои уникальные особенности, отличающие его от других представителей того же рода или трибы и, наряду с морфологическими, этологическими и онтогенетическими характеристиками, являющиеся важной составной частью экологической ниши.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим В.А. Шилов, В.В. Панова, Н.В. Лопатину и А.В. Сморгачеву за предоставление грызунов для экспериментальных работ, И.А. Поликарпова — за участие в тестировании, Т.В. Титову — за помощь в уходе за животными во время проведения тестов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантом РФФИ № 23-24-00301.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальный протокол был приведен в соответствие с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными приказом Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Министерства высшего образования СССР от 13 сентября 1984 г. № 22. Протокол экспериментов был утвержден на заседании комиссии по биоэтике Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Н.Н., 1982. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные мировой фауны. Т. III. Вып. 6. Л.: Наука. 505 с.

- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во науч. изд. КМК. 581 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки. Т. III. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Лопатина Н.В., Чертулина О.В., 2014. Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 123–132.
- Мазина Н.К., 2005. О структуре энергообеспечения тканевой адаптации мелких млекопитающих разной экологической специализации // Экология. № 6. С. 466–473.
- Мазина Н.К., 2006. Влияние пессимума ареала на функциональную активность митохондрий печени двух видов мелких млекопитающих разной экологической специализации // Журн. эвол. биохимии и физиологии. Т. 42. № 4. С. 313–320.
- Новиков Е.А., 2007. Экономия ресурсов как основа адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*: Rodentia) к подземному образу жизни // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 4. С. 268–277.
- Новиков Е.А., Демченко Е.Е., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Мацкало Л.Л. и др., 2022. От чего зависит продолжительность жизни вида? // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 6. С. 403–418.
- Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., 2015. Влияние типа онтогенеза на биоэнергетические показатели красной полевки (*Myodes rutilus* Pall.) из горно-таежной популяции юга Западной Сибири // Экология. № 5. С. 387–391.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изд. КМК. 604 с.
- Поликарпов И.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., Новиков Е.А., 2016. Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 4. С. 284–292.
- Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Т-во науч. изд. КМК. 414 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Auer S.K., Killen S.S., Rezende E.L., 2017. Resting vs. active: A meta-analysis of the intra- and inter-specific associations between minimum, sustained, and maximum metabolic rates in vertebrates // Funct. Ecol. V. 31. № 9. P. 1728–1738.
- Bennett A.F., Ruben J.A., 1979. Endothermy and activity in vertebrates // Science. V. 206. № 4419. P. 649–654.
- Bozinovic F., Rosenmann M., 1989. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological

- consequences on distributional limits // *Funct. Ecol.* V. 3. № 2. P. 173–181.
- Careau V., 2013. Basal metabolic rate, maximum thermogenic capacity and aerobic scope in rodents: Interaction between environmental temperature and torpor use // *Biol. Lett.* V. 9. № 2. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1104>
- Garland T., Jr., Harvey P.H., Ives A.R., 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts // *Syst. Biol.* V. 41. № 1. P. 18–32.
- Genoud M., Isler K., Martin R.D., 2018. Comparative analyses of basal rate of metabolism in mammals: data selection does matter // *Biol. Rev.* V. 93. № 1. P. 404–438.
- Hayes J.P., 1989. Field and maximal metabolic rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) at low and high altitudes // *Physiol. Zool.* V. 62. № 3. P. 732–744.
- Hayes J.P., Garland T., Jr., 1995. The evolution of endothermy: Testing the aerobic capacity model // *Evolution.* V. 49. № 5. P. 836–847.
- Hayes J.P., O'Connor C.S., 1999. Natural selection on thermogenic capacity of high-altitude deer mice // *Evolution.* V. 53. № 4. P. 1280–1287.
- Hoppeler H., Weibel E.R., 1998. Limits for oxygen and substrate transport in mammals // *J. Exp. Biol.* V. 201. № 8. P. 1051–1064.
- Koteja P., 2004. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 77. № 6. P. 1043–1050.
- Koteja P., Weiner J., 1993. Mice, voles and hamsters: Metabolic rates and adaptive strategies in muroid rodents // *Oikos.* V. 66. P. 505–514.
- Kryštufek B., Shenbrot G., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. Maribor: University of Maribor, Univ. Press. 450 p.
- Lovegrove B.G., 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: A slow-fast metabolic continuum // *J. Comp. Physiol. B.* V. 173. P. 87–112.
- Luna F., Naya H., Naya D.E., 2017. Understanding evolutionary variation in basal metabolic rate: An analysis in subterranean rodents // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 206. P. 87–94.
- McNab B.K., 1980. On estimating thermal conductance in endotherms // *Physiol. Zool.* V. 53. № 2. P. 145–156.
- McNab B.K., 1992. The comparative energetics of rigid endothermy: The Arvicolidae // *J. Zool.* V. 227. № 4. P. 585–606.
- McNab B.K., 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 151. № 1. P. 5–28.
- Moshkin M.P., Novikov E.A., Kolosova I.E., Novikova M., Surov A.V., et al., 2002. Adrenocortical and bioenergetic responses to cold in five species of murine rodent // *J. Mammal.* V. 83. № 2. P. 458–466.
- Moshkin M.P., Novikov E.A., Petrovski D.V., 2001. Seasonal changes of thermoregulation in the mole vole *Ellobius talpinus* // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 74. № 6. P. 869–875.
- Moshkin M., Novikov E., Petrovski D., 2007. Skimming as an adaptive strategy in social fossorial rodents: The mole vole (*Ellobius talpinus*) as an example // *Subterranean Rodents. News from Underground.* Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 49–60.
- Naya D.E., Spangenberg L., Naya H., Bozinovic F., 2013. How does evolutionary variation in basal metabolic rates arise? A statistical assessment and a mechanistic model // *Evolution.* V. 67. № 5. P. 1463–1476.
- Novikov E., Kondratuk E., Petrovski D., Krivopalov A., Moshkin M., 2015. Effects of parasites and antigenic challenge on metabolic rates and thermoregulation in northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) // *Parasitol. Res.* V. 114. № 12. P. 4479–4486.
- Novikov E.A., Lopatina N.V., Titova T.V., Zadubrovskiy P.A., Litvinov Yu.N., 2022. Physical condition, activity, and longevity of two rock vole species: *Alticola tuvunicus* and *A. strelzovi* // *Proc. Zool. Soc.* V. 75. № 1. P. 103–110.
- Packard G.C., Boardman T.J., 1999. The use of percentages and size-specific indices to normalize physiological data for variation in body size: wasted time, wasted effort? // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 122. № 1. P. 37–44.
- Painter P.R., 2005. Allometric scaling of the maximum metabolic rate of mammals: oxygen transport from the lungs to the heart is a limiting step // *Theor. Biol. Med. Model.* V. 2. <https://doi.org/10.1186/1742-4682-2-31>
- Powell F.L., Garcia N., 2000. Physiological effects of intermittent hypoxia // *High Alt. Med. Biol.* V. 1. № 2. P. 125–136.
- Rezende E.L., Bozinovic F., Garland T., Jr., 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents // *Evolution.* V. 58. № 6. P. 1361–1374.
- Rosenmann M., Morrison P.R., 1974. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by HeO₂ // *Am. J. Physiol.* V. 226. P. 490–495.
- Wade G.N., Schneider J.E., 1992. Metabolic fuels and reproduction in female mammals // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 16. № 2. P. 235–272.
- Weiner J., Górecki A., 1981. Standard metabolic rate and thermoregulation of five species of Mongolian small mammals // *J. Comp. Physiol.* V. 145. № 1. P. 127–132.
- Zhao Z.J., Cao J., Meng X.L., Li Y.B., 2010. Seasonal variations in metabolism and thermoregulation in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*) // *J. Therm. Biol.* V. 35. № 1. P. 52–57.

Variability of bioenergetic parameters in murid rodents of different ecological specialization

E. A. Novikov*, I. A. Vasiliev, P. A. Zadubrovsky, I. V. Zadubrovskaya,
L. L. Matskalo, E. V. Novikova, D. V. Petrovsky

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS

Frunze str., 11, Novosibirsk, 630091 Russia

**E-mail: eug-nov5@yandex.ru*

The ability to adapt to extreme environmental conditions largely depends on the mobilization capabilities of the body, which are quantified in the maximum metabolic rate that the animal is able to achieve in stressful conditions. However, the ecological patterns of the variability of the maximum metabolic rate are still very poorly studied. The paper considers 12 species of small mammals inhabiting different regions of Central Asia and belonging to various ecological groups: field and pigmy mice, Dzungarian and Daurian hamsters, flat-head, Tuvan, northern, and Korean red-backed, narrow-skulled voles, steppe lemming, northern and Zaisan mole voles, in which the values of the standard, maximum metabolic rates, metabolic rate at 15 minutes of acute cold exposure, metabolic index and ability to maintain temperature homeostasis, have been estimated by the difference in body temperature before and after the cold test. The significant impact of environmental conditions on the values of metabolic and thermoregulatory parameters, which are closely interrelated, is shown. The species of open landscapes, which are active in winter and feed on high-calorie forage, demonstrated the highest cold-resistance. The least resistant to cold stress was northern mole vole, living in a relatively thermostable underground environment. At the same time, significant variability of bioenergetic characteristics within each of the ecological and phylogenetic clade was revealed.