



http://petrsu.ru

Издатель

ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет» Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

принципы экологии

http://ecopri.ru

Т. 3. № 3(11). Ноябрь, 2014

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков

А. В. Воронин

Э. К. Зильбер

Э. В. Ивантер

Н. Н. Немова

Г. С. Розенберг А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина

В. В. Вапиров

А. Е. Веселов

Т. О. Волкова

В. А. Илюха

Н. М. Калинкина

А. М. Макаров

А. Ю. Мейгал

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов

А. А. Кухарская

О. В. Обарчук

Н. Д. Чернышева

Т. В. Климюк

А. Б. Соболева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Анохина, 20. Каб. 208. E-mail: ecopri@psu.karelia.ru http://ecopri.ru





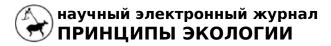


http://petrsu.ru

Содержание Т. 3. № 3. 2014.

От редакции

	Еще шаг	3
Аналитический обзор		
Вапиров В. В., Венскович А. А., Бородулина Г. С.	Варианты фотометрического определения селена	4 - 10
Оригинальные исследов	вания	
Ивантер Э. В.	О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.)	12 - 19
Коросов А. В.	Динамика рубок в Атлеке	20 - 27
Кучко Я. А., Кучко Т. Ю.	Динамика сообщества зоопланктона озера Тарасмозеро в условиях длительного антропогенного загрязнения	28 - 39
Сярки М. Т., Фомина Ю. Ю.	Особенности сезонных явлений в зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера	40 - 48
Хохлова Т. Ю.	Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии	49 - 65
Рецензия		
Четанов Н. А., Бакиев А. Г., Литвинов Н. А.	Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 c.	66 - 73
Письма в редакцию		
Черлин В. А.	О статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской по термобиологии прыткой ящерицы (1943 г.)	74 - 83
Синопсис		
Веселов А. Е.	Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic Importance	84 - 87





http://petrsu.ru

Еще шаг

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Очередной сборник формируется по тому же принципу, что и предыдущий: статьи добавляются по мере готовности к печати. Предположительная дата выпуска этого номера – 25.12.2014. В завершенном номере начнут работать ссылки DOI.

Начиная с этого номера на англоязычном зеркале нашего сайта, содержащего title, key words & summary, добавится раздел references, в котором русскоязычные ссылки будут транслитерированы. Рассматривается возможность активирования индексов DOI.

С неизменным стремлением к сотрудничеству, редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»

References



http://petrsu.ru

УДК УДК 546.23

Варианты фотометрического определения селена

ВАПИРОВ	Петрозаводский государственный университет,
Владимир Васильевич	vapirov@petrsu.ru
ВЕНСКОВИЧ	Петрозаводский государственный университет,
Ани Арцруновна	ajdanna@yandex.ru
БОРОДУЛИНА Галина Сергеевна	Институт водных проблем Севера Карельского научного центра Российской академии наук, bor6805@yandex.ru

Ключевые слова:

селен экология фотометрическое определение

Аннотация:

В обзоре обобщен материал по различным вариантам фотометрического определения селена в природных объектах и биологических материалах.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. О. Козьминых

Получена: 06 декабря 2014 года Опубликована: 17 декабря 2014 года

Введение

Селен является эссенциальным элементом, биологическая роль которого представлена в (Аникина, Никитина, 2002; Вапиров и др., 2002; Барабой, Шестакова, 2004; Галочкин, Галочкина, 2011). В последнее время интерес к исследованию содержания данного элемента в окружающей среде и биологических объектах возрастает не только в связи с изучением влияния его избытка или недостатка на организмы растений, животных и человека, но и в связи с возможной профилактикой и коррекцией патологического состояния с участием этого элемента (Вапиров и др., 2012). В связи с этим вопросы количественного определения селена становятся особенно актуальными.

Главной целью данного обзора было рассмотрение простых, чувствительных и быстрых вариантов фотометрического определения селена, как давно известных, так и абсолютно новых.

Аналитический обзор

Фотометрический метод определения селена является одним из наиболее удобных и до настоящего времени широко используется в анализах данного элемента. Это связано в первую очередь с доступностью аналитического оборудования, а также удобством и простотой метода.

Особый интерес для определения селена фотометрическим методом представляют реакции соединений селена (IV) с ароматическими о-диаминами. Все о-диамины могут быть использованы для спектрофотометрического метода определения селена. Следует отметить высокую чувствительность и избирательность этих реагентов при определении селена экстракционно-спектрофотометрическим методом.

Одним из первых в ряду о-диаминов для количественного определения селена был использован 3,3′-диаминобензидин (Назаренко, Ермаков, 1971). Реакция селена (IV) с 3,3′-диаминобензидином является одной из наиболее чувствительных и селективных реакций из всех известных в анализе неорганических соединений. Экстракция пиазоселенола органическим растворителем делает метод определения селена как более чувствительным, так и более селективным. Определению селена этим методом мешают как сильные окислители, так и восстановители. Окислители превращают

диаминобензидин в окрашенный семихинон, а восстановители осаждают элементный селен. Большие концентрации сульфатов также мешают определению селена. Метод позволяет определить $1,0\,$ мкг селена в $10\,$ мл толуола. Ошибка метода в интервале определения концентраций 6,0– $60,0\,$ мкг составляет $\pm\,$ 4,2 %. Отметим, что чувствительность фотометрического метода не может быть увеличена из-за сильного поглощения растворов реагентов.

Одной из последних работ, в которых в качестве реагента для определения селена применен 3,3′-диаминобензидин, является (Katamto et al., 2012). Авторы этим методом определяют селен в пищевых добавках. Комплекс селена с 3,3′-диаминобензидином экстрагировали толуолом и определяли абсорбцию раствора при длине волны 420 нм.

Удачное использование 3,3´-диаминобензидина привело к появлению множества публикаций, в которых изучены различные о-диамины для количественного анализа селена. Максимумы поглощения пиазоселеноловых комплексов, образованных о-диаминами, определяются электронными эффектами заместителей в бензольном кольце. Так, комплекс селена с о-фенилендиамином в хлороформе характеризуется максимумом поглощения при длине волны 335 нм. 4-метил-, 4-хлор-, 4-нитро-, 4-диметиламино- и 4-метилтио-фенилендиамины имеют максимум поглощения при длинах волн соответственно: 337, 341, 350, 500 и 572 нм.

Для аналитических целей наиболее часто используют незамещенный о-фенилендиамин. Экстракционно-фотометрический метод с использованием этого реагента в хлороформе при соотношении фаз 1:1 обеспечивает извлечение 96 % селена, позволяет определять 0,5 мкг элемента в 5 мл экстракта (Назаренко, Ермаков, 1971).

В работе (Дедков и др., 2006) изучена возможность применения для фотометрического определения селена в водах производного фенилендиамина - 2-аминодифениленамина (2-АДФА). Методом изомолярных серий, а также с учетом данных элементного анализа установлено молярное отношение компонентов в образующемся комплексе (1:1). На кривых изомолярных серий отсутствуют четкие максимумы оптической плотности, что подтверждает нестабильность образующегося комплекса. Экспериментально установлено, что для полного связывания селена в комплекс необходим не менее чем 10-кратный избыток 2-АДФА. С увеличением температуры скорость комплексообразования увеличивается. Так, если при комнатной температуре реакция протекает за 3,5 часа, то при 80 °C этот процесс завершается за 5-10 минут. Оптимальное значение рН среды для образования комплекса соответствует 1-2. Повышение избирательности и чувствительности метода достигается авторами разработанного метода за счет использования экстракционно-спектрофотометрического варианта. Образующийся пиазоселенол экстрагируют в хлороформ, при этом в органический растворитель извлекается 95 % селена. Нижняя граница определяемых содержаний селена (IV) в разработанной методике составляет $5\cdot 10^{\cdot 2}$ мкг/см 3 . Разработанная методика хорошо воспроизводима, что подтверждено методом «введено-найдено» при анализе реальных объектов. В пределах чувствительности метода авторами определено содержание селена в некоторых природных водах г. Москвы, которое составляет 1,52-2,05 мкг/л.

В статье (Ahmed et al., 2011) предложен метод определения селена с использованием производного о-фенилендиамина - 2-ацетил-5-хлоротиофенфенилендиамином (2-A-5ХТФДА). 2-A-5ХТФДА способен к образованию комплекса с селеном в соотношении 1:1. Комплекс очень прочный и характеризуется константой устойчивости, равной $4,4\cdot10^{10}$. Разработанный авторами способ с использованием указанного реагента рекомендован для определения селена в пробах воды и почвы.

Для определения селена в работе (Фадеева и др., 2011) применен 3,4,5,6-тетрафтор-1,2-диаминобензол. Указанный о-диамин является новым соединением и впервые синтезирован в Новосибирском институте органической химии им. Н. Н. Ворожцова СО РАН. Метод основан, как и с применением других о-диаминов, на образовании пиазоселенола с селеном (IV). Определению селена данным методом не мешают N, Cl, Br, F, S, P. По разработанной методике авторами проведено определение селена в ряде ароматических азот-, кислород-, сера- и фторсодержащих соединений с содержанием селена до 50 %. Относительная погрешность определения селена составляет \pm 0,4.

Пиазоселеноловые комплексы образуются и в реакции селена с ортоаминопроизводными нафталина: 1,2-диаминонафталином, 1,8-диаминонафталином и 2,3-диаминонафталином. Из всех известных в настоящее время органических реагентов, применяемых для количественного определения селена, 2,3-диаминонафталин является наиболее селективным и чувствительным. Высокая селективность при использовании 2,3-диаминонафталина определяется возможностью экстрагирования комплекса с селеном в кислой среде. К тому же коэффициент молярного поглощения образующего

комплекса намного выше, чем в случае использования 3,3´-диаминобензидина. Следует отметить, что наиболее часто 2,3-диаминонафталин используют не для фотометрического, а для флуориметрического метода определения селена. Именно флуориметрический метод позволяет добиться определения 0,002 мкг Se/мл.

Избирательный, чувствительный, простой и быстрый метод определения Se (IV) предложен в (Waghmode et al., 2013). Авторы в анализе использовали фурфуральдегидтиокарбогидразон. Образующееся в кислой среде комплексное соединение экстрагируется дихлорметаном. Диапазон определяемых концентраций данным методом равен 10-25 мкг/мл. Данный метод позволяет определить содержание селена в сплавах, фармацевтических препаратах и шампунях.

Некоторые серосодержащие органические реагенты, такие как диэтилдитиокарбамат, толуол-3,4-дитиол, диацетилдитиол и другие, являются малоселективными, так как вступают в реакцию и с соединениями теллура и других элементов. Отметим высокую чувствительность дитизона в реакции с селенистой кислотой, которая позволяет применять этот реагент в анализе селена. В статье (Mohamnad at al., 2011) используется простой, быстрый и чувствительный метод определения Se (IV) в косметических и фармацевтических препаратах. В основе определения селена в данной работе лежит реакция Se (IV) с дитизоном. Константа устойчивости комплекса 1,13 ·10²². Определяемый предел концентрации селена в данном случае равен 0,0044 мкг/мл при стандартном отклонении 2,18 %.

В (Deepa and Lingappa, 2014) в качестве реагента для определения Se (IV) использовали ваниллин-2-аминоникотиновую кислоту (ВАНК). Этот метод рекомендован для определения селена в объектах окружающей среды. Образующийся комплекс имеет светло-желтое соединение с максимумом абсорбции при длине волны 360 нм. Комплекс является устойчивым в течение 24 часов. Относительная чувствительность метода 0,0013 мкг/мл. Анализировать данным методом возможно образцы объектов окружающей среды.

Целая серия фотометрических вариантов определения селена основана на окислении органических соединений селеном (IV). При этом довольно широко используются соединения, окисляющиеся селеном (IV) до солей диазония, которые в дальнейшей реакции азосочетания образуют окрашенные азосоединения. Некоторые из таких соединений приведены в (Назаренко, Ермаков, 1971).

В работе (Cherian, Narayana, 2006) собран материал из многих источников и приведен целый ряд веществ, используемых для определения селена фотометрическим методом, с указанием диапазона измерений и мешающих компонентов. Для определения Se (IV) в растительных объектах, воде и почве авторы предлагают фотометрический метод, основанный на окислении селеном (IV) в кислой среде фенилгидразин-п-сульфоновой кислоты до соли диазония, которая с ацетилацетоном или этилацетоацетоном в щелочной среде образует окрашенные азосоединения.

В работе (Ranjana at al., 2010) также рассмотрено определение Se (IV) с использованием фенилгидразин-n-сульфоновой кислоты, но при этом объектом определения является человеческая кровь, плазма и сыворотка крови.

Простой экспресс-анализ определения селена, разработанный в (Matamoros and Benning, 2008), также основан на образовании соли диазония с последующей реакцией азосочетания. Максимальная абсорбция раствора наблюдается на длине волны, равной 545 нм.

Возможны и другие варианты окисленных селеном (IV) органических соединений. В работе (Krishnaiah. 2003) качестве реагента для определения селена использовали 2,4-динитрофенилгидразин-гидрохлорид. Данное производное гидразина окисляется в кислой среде селеном (IV), а затем с N-(1-нафтил) этилендиамин дигидрохлоридом образуется азосоединение розового цвета. В качестве другого восстановителя авторами использован 4-аминорезорцин гидрохлорид, который после окисления в конденсации с 2,4-динитрофенилгидразином образует гидразон оранжевого цвета. Раствор розового цвета фотометрируется при длине волны, равной 520 нм, а оранжевый раствор - при 495 нм. В первом случае уровень определения селена находится в диапазоне 0,03–3,5 мкг/мл, во втором случае – 0,07–2,5 мкг/мл. Данным методом может быть проанализирована сточная вода, природная вода, растительный материал, образцы почвы и синтетические соединения.

В основе метода определения селена, разработанном (Suvardhan et al., 2007), лежит окисление N-(1-нафтален-1-ил) этан-1,2-диамин дигидрохлоридом селеном в кислой среде и последующей реакцией с 4-аминопиридином. Данный способ определения селена высокочувствителен и применяется для различных растительных образцов.

На спектрофотометрическом контроле основан и метод количественного определения селена с реагентом азуром Б (Mathew and Narayana, 2006). В основе данного определения лежит окисление

йодида калия селеном (IV) в кислой среде, в результате чего происходит высвобождение сводного йода, который обесцвечивает окрашенный в фиолетовый цвет раствор азура Б. Контроль осуществляется спектрофотометрически на длине волны поглощения азура 644 нм. Концентрацию йода рассчитывают по разности концентраций заготовки азура и его остатка после реакции.

В работе (Булатов, 2007) предложен метод селективного фотометрического определения селена в водных средах с использованием 2-(n-нитрофенил)-3,5-дифенилтетразолия хлорида (НТФТЗ). Селен (IV) в данном методе восстанавливают до селеноводорода борогидридом натрия, и далее в реакции селеноводорода с НТФТЗ образуется нерастворимый в воде окрашенный формазан. Для экстракции формазана могут быть использованы толуол, изоамиловый спирт и хлороформ. Максимумы светопоглощения формазана в органических растворителях лежат в области 480-490 нм. Определению селена по предложенной методике мешают элементы As(III), Sb(III), Bi(III), которые образуют летучие гидриды, являющиеся сильными восстановителями. Для устранения мешающего влияния примесей авторами выбрана двухстадийная схема выделения аналита. На первой стадии сероводород поглощают раствором нитрата свинца с образованием селенида свинца, при этом гидриды мышьяка, сурьмы и висмута не поглощаются. На второй стадии после подкисления раствора выделяется селеноводород, который в потоке азота переносится в раствор НТФТЗ. Методика апробирована на определении селена в водопроводной воде и в овощном соке. Градуировочный график линеен в диапазоне концентраций селена 10-100 мкг/л. Предел обнаружения селена – 0,5 мкг/л.

Известны методы спектрофотометрического определения селена, основанные на каталитическом участии соединений в некоторых реакциях (Назаренко, Ермаков, 1971). Описан метод определения селена с использованием каталитической реакции восстановления 1,4,6,11-тетразонафтацена фосфиновой кислотой в кислой среде с образованием 1,6-дигидропроизводного нафтацена синего цвет, а также предложен метод определения следовых количеств селена, основанный на участии этого элемента в реакции восстановления метиленового синего сульфидом натрия в щелочной среде в присутствии Fe (III) и комплексона III.

Спектрофотометрическое определение селена, описанное в работе (Афхами, Иосаед, 1999), основано на каталитической реакции метилового фиолетового с сульфид-ионом. Катализатором данного процесса выступает Se(IV). Контроль за реакцией осуществляется спектрофотометрически на длине волны 590 нм с использованием фиксированного времени. При этом на указанной длине волны в течение 0,5-3 минут после начала реакции регистрировали уменьшение оптической плотности раствора. Градуировочный график при использовании данного метода линеен в диапазоне 80-1800 нг/мл, коэффициент корреляции 0,999. При разработке метода авторы учли влияние на скорость реакции множества факторов: рН среды, концентрации сульфид-ионов и метилового фиолетового, ионную силу раствора и температуру, что позволило очень тщательно подбирать оптимальные условия процесса. Авторами работы также изучено влияние различных катионов и анионов на определение селена. Для устранения мешающего влияния катионов, образующих нерастворимые соединения с сульфид-ионом, использована катионообменная смола в Na-форме (Lewatite S-1080, Merk) при использовании воды в качестве элюента. Отметим, что определение Se (IV) в этом методе возможно в присутствии Se (VI), даже если концентрация Se (VI) в 400 раз выше, чем Se (IV). Разработанный авторами метод был применен для анализа селена в водах и в гигиенических товарах (шампунь для устранения перхоти, который содержит сульфид селена).

Библиография

Аникина Л. В., Никитина Л. П. Селен. Экология, патология, коррекция [Selenium. Ecology, pathology, correction]: Монография. Чита, 2002. 400 с.

Афхами А., Иосаед Ф. Спектрофотометрическое определение селена по каталитической реакции метилового фиолетового с сульфидом [Spectrophotometric determination of selenium by catalytic reaction of methyl violet with sulfide] // ЖАХ. 1999. № 12. Т. 54. С. 1268–1271.

Барабой В. А., Шестакова Е. Н. Селен: биологическая роль и антиоксидантная активность [Selenium: biological role and antioxidant activity] // Укр. біохім. журн. 2004. № 1. Т. 76. С. 23–32.

Булатов А. В. Селективное фотометрическое определение селена в водных средах [Selective photometric determination of selenium in aquatic media] // ЖАХ. 2007. № 5. Т. 62. С. 473-476.

Вапиров В. В., Шубина М. Э., Вапирова Н. В., Беличенко В. И., Шубин И. В. Селен. Некоторые аспекты химии, экологии и участия в развитии патологии [Selenium. Some aspects of chemistry, ecology, and participation in the development of pathology]. Рукопись депонирована в ВИНИТИ (ГЦМНБ). № Д-26993.04.03.2002. 74 с.

Вапиров В. В., Шубина М. Э., Шубин И. В., Венскович А. А. Селен: актуальные медицинские, эпидемиологические и экологические проблемы Республики Карелия [Selenium: actual medical, epidemiological and ecological problems in the Republic of Karelia] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: "Естественные и технические науки". 2012. № 6. С. 40-43.

Галочкин В. А., Галочкина В. П. Органические и минеральные формы селена, их метаболизм, биологическая доступность и роль в организме [Organic and mineral selenium, its metabolism, bioavailability and role in the organism] // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 4. С. 3–15.

Дедков Ю. М. и др. Спектрофотометрическое определение селена (IV) в водах [Spectrophotometric determination of selenium (IV) in the waters] // Заводская лаборатория. Диагностика материалов. 2006. № $10. \, \text{T}. \, 72. \, \text{C}. \, 13-18.$

Назаренко И. И., Ермаков А. Н. Аналитическая химия селена и теллура [Analytical chemistry of selenium and tellurium]. М.: Наука, 1971. 251 с.

Фадеева В. П. и др. Экстракционно-спектрофотометрическое определение селена в органических веществах с применением нового реагениа 3,4,5,6-тетрафтор-1,2-диаминобензола [Extractive-spectrophotometric determination of selenium in organic compounds using a new reagent 3,4,5,6-tetrafluoro-1,2-diaminobenzene] // IX Научная конференция «Аналитика Сибири и Дальнего Востока»: сборник материалов. Красноярск: Сибирский федеральный ун-т, 2011. С. 148.

Ahmed et al. Spectrophotometric determination of selenium in water, soil samples using 2-acetyl-5-chlorothiophene, phenylenediamine // Int J Chem Res. 2011. Vol. 2. P. 46-48.

Cherian T., Narayana B. A new system for spectrophotometric determination of trace amounts of selenium // Indian Journal at Chemical Technology. 2006. Vol. 13. P. 222–225.

Deepa K. and Lingappa Y. Spectrophotometric determination of selenium in industrial and environmental samples using vanillin-2-aminonicotinic acid (VANA) // Der Pharma Chemica. 2014. Vol. 6. P. 52-60.

Katamto Lina et al. A Spectrophotometric determination of selenium in food supplements using 3,3DABH as a chromogenic - with applied microwave digestion method // World Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences. 2012. Vol. 1. P. 820–830.

Krishnaiah L. Simple spectrophotometric determination of trace of selenium in environmental samples // Proceedings of the Third International Conference on Environment and Health. 2003. Vol. 12. P. 217–225.

Matamoros A., Benning L. G. Spectrophotometric determination of low-level concentrations of Se in aqueous solutions //Mineralogical Magazine. 2008. Vol. 72. P. 451–454.

Mendalin Mathew, Badiadka Narayana. An easy spectrophotometric determination of selenium using azure B as a chromogenic reagent // Indian Journal at Chemical Technology. 2006. Vol. 13. P. 455–458.

Mohamnad Hosein Sovuraddin at al. A New SpectrophotometricMethod for Determination of Selenium in Cosmetic and Pharmaceutical Preparations after Preconcentration with Cloud Point Extraction // International Journal of Analytical Chemistry. 2011. Vol. 8. P. 1–9.

Ranjana S. Khanna at al. Clinical Significance and Analytical Determination of Trace Amounts of Selenium in Human Blood-Spectrophotometeric Technique // The Open Medical Devices Journal. 2010. Vol. 2. P. 69–72.

Suvardhan K. et al. Selenium determination in various vegetable samples by spectrophotometry // Food Chemistry. 2007. Vol. 103. P. 1044–1048.

Waghmode D. P. et al. Extractive spectrophotometric methods for the determination of selenium (IV) with furfuraldehyde thiocarbohydrazone (FATCH) in environmental samples // International Journal of Chemical Science and Technology. 2013. Vol. 3. P. 1–8.

Options for the photometric determination of selenium

VAPIROV Vladimir	Petrozavodsk State University, vapirov@petrsu.ru
VENSKOVICH Ani	Petrozavodsk State University, ajdanna@yandex.ru
BORODULINA Galina	Institute of Water Problems of the North of Karelian Research Centre RAS, bor6805@yandex.ru

Keywords:

selenium ecology the photometric determination of selenium

Summary:

The review summarizes the material on the various options for the photometric determination of selenium in natural objects and biological materials.

References

Anikina L. V. Nikitina L. P. Selenium. Ecology, pathology, correction: Monografiya. Chita, 2002. 400 p.

Afhami A. losaed F. Spectrophotometric determination of selenium by catalytic reaction of methyl violet with sulfide, *ZhAH*. 1999. No. 12. T. 54. pp. 1268-1271.

Baraboy V. A. Shestakova E. N. Selenium: biological role and antioxidant activity, *Ukr. biohim. zhurn.* 2004. No. 1. T. 76. P. 23-32.

Bulatov A. V. Selective photometric determination of selenium in aquatic media, *ZhAH*. 2007. No. 5. T. 62. P. 473-476.

Vapirov V. V. Shubina M. E. Vapirova N. V. Belichenko V. I. Shubin I. V. Selenium. Some aspects of chemistry, ecology, and participation in the development of pathology. *Rukopis' deponirovana v VINITI* (GCMNB). No. D-26993.04.03.2002. 74 p.

Vapirov V. V. Shubina M. E. Shubin I. V. Venskovich A. A. Selenium: actual medical, epidemiological and ecological problems in the Republic of Karelia, *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. Ser.: "Estestvennye i tehnicheskie nauki". 2012. No. 6. P. 40-43.

Galochkin V. A. Galochkina V. P. Organic and mineral selenium, its metabolism, bioavailability and role in the organism, *Sel'skohozyaystvennaya biologiya*. 2011. No. 4. P. 3-15.

Dedkov Yu. M. Spectrophotometric determination of selenium (IV) in the waters, *Zavodskaya laboratoriya*. Diagnostika materialov. 2006. No. 10. T. 72. P. 13-18.

Nazarenko I. I. Ermakov A. N. Analytical chemistry of selenium and tellurium. M.: Nauka, 1971. 251 p.

Fadeeva V. P. Extractive-spectrophotometric determination of selenium in organic compounds using a new reagent 3,4,5,6-tetrafluoro-1,2-diaminobenzene, *IX Nauchnaya konferenciya «Analitika Sibiri i Dal'nego Vostoka»*: sbornik materialov. Krasnoyarsk: Sibirskiy federal'nyy un-t, 2011. P. 148.

Ahmed et al. Spectrophotometric determination of selenium in water, soil samples using 2-acetyl-5-chlorothiophene, phenylenediamine, *Int J Chem Res.* 2011. Vol. 2. P. 46-48.

Cherian T., Narayana B. A new system for spectrophotometric determination of trace amounts of selenium, *Indian Journal at Chemical Technology*. 2006. Vol. 13. P. 222-225.

Vapirov V., Venskovich A., Borodulina G. Options for the photometric determination of selenium // Principy èkologii. 2014. Vol. 3. № 3. P. 4–10.

Deepa K. and Lingappa Y. Spectrophotometric determination of selenium in industrial and environmental samples using vanillin-2-aminonicotinic acid (VANA), *Der Pharma Chemica*. 2014. Vol. 6. P. 52-60.

Katamto Lina et al. A Spectrophotometric determination of selenium in food supplements using 3,3DABH as a chromogenic - with applied microwave digestion method, *World Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences*, 2012, Vol. 1, P. 820-830.

Krishnaiah L. Simple spectrophotometric determination of trace of selenium in environmental samples , Proceedings of the *Third International Conference on Environment and Health*. 2003. Vol. 12. P. 217-225.

Matamoros A., Benning L. G. Spectrophotometric determination of low-level concentrations of Se in aqueous solutions, *Mineralogical Magazine*. 2008. Vol. 72. P. 451-454.

Mendalin Mathew, Badiadka Narayana. An easy spectrophotometric determination of selenium using azure B as a chromogenic reagent, *Indian Journal at Chemical Technology*. 2006. Vol. 13. P. 455-458.

Mohamnad Hosein Sovuraddin at al. A New SpectrophotometricMethod for Determination of Selenium in Cosmetic and Pharmaceutical Preparations after Preconcentration with Cloud Point Extraction, *International Journal of Analytical Chemistry*. 2011. Vol. 8. P. 1-9.

Ranjana S. Khanna at al. Clinical Significance and Analytical Determination of Trace Amounts of Selenium in Human Blood-Spectrophotometeric Technique, *The Open Medical Devices Journal*. 2010. Vol. 2. P. 69-72.

Suvardhan K. et al. Selenium determination in various vegetable samples by spectrophotometry, *Food Chemistry*. 2007. Vol. 103. P. 1044-1048.

Waghmode D. P. et al. Extractive spectrophotometric methods for the determination of selenium (IV) with furfuraldehyde thiocarbohydrazone (FATCH) in environmental samples, *International Journal of Chemical Science and Technology*. 2013. Vol. 3. P. 1-8.

http://petrsu.ru

УДК 591.5

О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.)

ИВАНТЕР Эрнест Викторович

Петрозаводский государственный университет, ivanter@petrsu.ru

Ключевые слова:

вес тела жизненный цикл сезонно-возрастные изменения зимняя весовая регрессия обыкновенная бурозубка

Аннотация:

Многолетние исследования в Карелии (проанализированы показатели веса 1080 зверьков) выявили у обыкновенной бурозубки закономерные сезонно-возрастные изменения веса тела. В первые месяцы жизни молодые зверьки достигают примерно половины размеров взрослых, затем их весовой рост стабилизируется, после чего наблюдается отчетливая зимняя депрессия. Весной происходит «скачок роста», а к осени, после окончания периода размножения, новое снижение веса и завершение жизненного цикла. Отмеченные процессы выполняют важную адаптивную функцию и призваны обеспечить популяции оптимальные условия для перезимовки и успешного воспроизводства

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 25 декабря 2014 года

Введение

Характер сезонно-возрастных изменений веса тела у различных представителей рода *Sorex* изучался довольно подробно, как в нашей стране (Шварц, 1958; Межжерин, 1964; Шварц и др., 1968; Викторов, 1971; Ивантер и др., 1985), так и за рубежом (Stein, 1938; Dehnel, 1949, 1952; Kubic, 1951; Borovski, Dehnel, 1952; Serafinski, 1955; Niethammer, 1956; Scubarth, 1958; Buchaloczyk, 1961; Shillito, 1963; Pucek, 1964, 1965; Michielsen, 1966), однако большинство публикаций касается этого вопроса лишь вскользь, уделяя основное внимание другим морфофизиологическим признакам, в основном размерам внутренних органов. В настоящем сообщении сделана попытка рассмотреть этот вопрос в более полном объеме и на протяжении всего жизненного цикла животных, обобщив и сопоставив данные предшествующих исследований с собственными материалами.

Материалы

Материалы получены нами в процессе многолетних (1965-2013 гг.) стационарных и экспедиционных исследований в Карелии, всего проанализированы интерьерные показатели у 1080 зверьков. Применялся метод морфофизиологических индикаторов (Ивантер и др., 1985), взвешивание выполнялось на электронных весах.

Результаты

Представленные ниже материалы (табл., рис.) показывают средние за все годы исследований изменения массы тела самцов и самок в различные месяцы полного жизненного цикла обыкновенной бурозубки. Согласно этим данным, от июня к августу вес тела молодых землероек изменяется

незначительно и находится в состоянии стабилизации на сравнительно невысоком уровне; в сентябре – октябре он несколько увеличивается, а в дальнейшем прогрессивно уменьшается, достигая минимума в феврале – марте. В апреле – мае, т. е. в период активного полового созревания, наблюдается чрезвычайно резкое увеличение массы тела, составляющее по отношению к зимним величинам более 60 %. После «весеннего скачка» вес зверьков снова уменьшается и к концу лета – началу осени находится на уровне, близком к среднегодовому. Таким образом, с октября по февраль – март масса тела молодых самцов уменьшается в среднем на 1.5 (20.6 %), самок – на 2 г (27.4 %), весной увеличение у самцов составляет 3.7 (63.7 %), а падение к следующей осени – соответственно 0,6 (6.0 %) и 1.4 г (12.5 %).

Таблица. Сезонно-возрастные изменения веса тела обыкновенной бурозубки (г)

Группа	Сезон	n	lim	М		m	S	Cv
			Самцы					
Прибылые	Лето	283	4.0-9.0	6.8	±	0.05	0.9	13.2
	Осень	80	3.9-8.9	7.1	±	0.1	0.9	12.5
	Зима	48	4.8-8.7	5.9	±	0.1	0.8	12.7
Зимовавшие	Весна	33	4.8-12.6	7.9	±	0.1	0.8	10.1
	Лето	127	6.3-10.8	9.6	±	0.1	1.1	11.4
	Осень	15	7.0-13.0	10.2	±	0.4	1.5	15.1
			Самки					
Прибылые	Лето	255	5.1-9.2	7.1	±	0.04	0.7	10.4
	Осень	84	5.9-9.3	7.2	±	0.1	0.7	10.0
	Зима	30	4.5-8.6	5.7	±	0.2	1.1	21.2
Зимовавшие	Весна	22	4.4-12.2	7.0	±	0.2	0.9	13.5
	Лето	106	6.2-15.7	10.6	±	0.2	1.9	17.9
	Осень	20	6.5-11.8	9.1	±	0.3	1.3	14.0

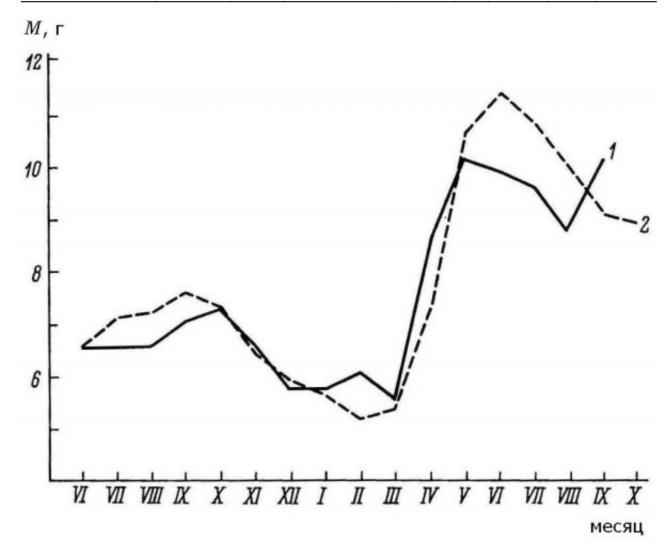


Рис. Изменения массы тела на протяжении жизненного цикла обыкновенной бурозубки: 1 -

самцы, *2* - самки

Fig. Changes in body weight throughout the life cycle of the common shrew: 1 - male, 2 - female

При одинаковом общем направлении сезонных изменений веса тела у самцов и самок обращают внимание характерные половые различия. Прежде всего следует отметить большие средние размеры у молодых самок в июне – декабре, что свидетельствует о более быстром темпе их весового роста по сравнению с самцами. Во второй половине зимы и особенно весной лидирующее положение по массе тела занимают уже самцы. Это связано как с более глубокой зимней весовой депрессией у самок, так и с более поздним их половым созреванием весной. Следовательно, наш материал подтверждает наличие прямой зависимости между скоростью роста и полового созревания у землероек. В мае самки по размерам догоняют, а в июне значительно перегоняют самцов, что следует отнести за счет беременности и лактации. В то же время осеннее падение веса у взрослых самок гораздо существеннее, так что к концу жизни средний вес тела самцов превышает таковой самок на 1.2 г (11.7 %).

Таким образом, на протяжении полного жизненного цикла особи изучаемого вида испытывают закономерные изменения массы тела, заключающиеся в увеличении в летние месяцы первого календарного года («первый осенний подъем»), следующем снижении в зимний период («зимняя депрессия»), резком подъеме весной («весенний скачок») и новом падении осенью, к концу жизни. Совершенно очевидно, что в основе этих чередующихся падений и подъемов лежат конкретные физиологические и экологические механизмы. Однако мы далеко не всегда знаем, какие именно. Труднее всего объяснить осеннее увеличение массы тела сеголеток, тем более что даже по поводу его существования исследователи далеко не единодушны. Некоторые из них (Siivonen, 1954; Stein, 1954; Schubarth, 1958; Michielsen, 1966) не только констатируют осенний весовой подъем, но и обсуждают возможные его причины, в частности связывают с утолщением кориума во время осенней линьки. Другие (Crowcroft, 1957; Pucek, 1964) упоминают об этом явлении. Наконец, третьи, описывая уменьшение веса тела бурозубок с сентября по октябрь, относят его за счет расхода резервных питательных веществ в процессе осенней смены меха (Niethammer, 1956; Borowski, 1964; Викторов, 1971).

Немногим яснее представляются причины зимней регрессии массы тела. В. А. Межжерин (1962, 1964) был склонен рассматривать ее как наследственно закрепленную реакцию организма, направленную на сокращение потребления пищи в абсолютных показателях, т. е. связывает зимнюю весовую депрессию с ухудшением кормовых условий в зимний период. Близко к этому мнение Н. Михельсен (Michielsen, 1966), которая выдвинула гипотезу о связи зимней регрессии веса с внешними условиями (низкой температурой среды и недостатком пищи), что подтверждается и физиологическими исследованиями Дж. Нитхаммера (Niethammer, 1956), показавшего роль температуры в изменении энергетического баланса и массы тела у Sorex araneus. По данным Нитхаммера, чем больше различия между летней и зимней температурой, тем выше зимняя потеря веса тела. Между тем А. Денель (Dehnel, 1949) справедливо отвергал гипотезу зимнего голода как абсурдную. Не подтвердили ее и прямые эксперименты, в которых землеройкам давали пищу в избытке и все же обнаружили снижение массы тела на 9.2 % (Morrison et al., 1959).

Денель при описании сезонных изменений в длине и массе тела у бурозубок предположил, что механизм зимней депрессии заключается в дегидратации тела землероек зимой. Эта гипотеза, представлявшаяся весьма вероятной в свете известной работы А. Д. Слонима (1961), получила фактическое подтверждение в последующих исследованиях В. А. Межжерина и Л. К. Финагина (1968). Вместе с тем, как справедливо указывал З. Пуцек, можно допустить, что дегидратация тканей землероек зимой обусловлена изменениями в пище. Автор считает, что зимняя депрессия массы тела землероек представляет собой ненаследственно закрепленную адаптацию организма, связанную с неблагоприятными условиями существования, которые возникают для популяции в период зимовки (ухудшение условий добывания корма, вынужденное увеличение энергетических затрат на теплопродукцию и т. п.). Мы также склонны рассматривать зимнюю весовую депрессию скорее как следствие ухудшения экологической обстановки, чем как наследственную адаптацию организма (Ивантер, 1974, 1986). В этом убеждают нас и опыты по содержанию бурозубок в неволе: уменьшение массы тела у этих зверьков зимой не отмечалось (Pucek, 1964; Викторов, 1971).

Весеннее «скачкообразное» увеличение массы тела связано, как уже говорилось, с процессами полового созревания и размножения. Кроме того, определенную роль играет улучшение в этот сезон кормовых и температурных условий. Сокращение же массы тела во второй половине лета и осенью

Ивантер Э. В. О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.) // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 12–19. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3821

обусловлено, скорее всего, процессами старения.

Биотопических отличий по массе тела, о которых писал С. В. Пучковский (1969), мы не обнаружили, несмотря на значительный про объему материал (Ивантер, 1974). Во всех случаях попарного сравнения различия в размерах землероек из разных биотопов оказались статистически недостоверными (как по критерию Стьюдента, так и Фишера). Следовательно, по крайней мере в отношении массы тела наши данные не подтверждают наличия у землероек достаточно четких биотопических группировок. Впрочем, это не удивительно, если учесть весьма значительную мобильность и подвижность этих животных, препятствующую скоплению их на каких бы то ни было участках и обеспечивающую интенсивное перемешивание особей в процессе массовых сезонных перемещений (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001).

Иначе обстоит дело с изменениями массы тела по годам. Как показали исследования на территории Ладожского териологического стационара (Ивантер и др., 1985; Ивантер 1986, 1990), средние весовые показатели для зверьков, отловленных в одни и те же месяцы (июль – август) разных лет, заметно и статистически достоверно отличались. Так, молодые зверьки с наибольшей массой тела ловились здесь в 1969 и 1970 гг., с наименьшей – в 1968 и 1971 гг. Вес тела самцов в июле – августе 1970 г. был на 0.6 (0.9 %), а самок на 0.7 г (10.2 %) больше, чем за тот же период 1971 г. Изменяется по годам и масса тела зимовавших бурозубок, однако эти изменения не синхронны с таковыми сеголеток. Наиболее крупные взрослые землеройки ловились обычно на следующий год после отлова молодых особей наибольшего размера. Нетрудно видеть, что в данном случае мы имеем дело с животными одной и той же возрастной генерации и, следовательно, масса их тела определяется условиями существования в год рождения. Тот факт, что наибольшей средней массой тела характеризовались именно генерации 1969 и 1970 гг., подтверждает эту точку зрения, ибо названные годы, действительно, отличались наилучшей экологической обстановкой, соответственно, высокой плотностью населения бурозубок.

Заключение

Индивидуальная изменчивость массы тела у землероек Карелии как по средним показателям, так и по амплитуде оказалась близкой к соответствующим величинам, приводимым другими исследователями (Яблоков, 1966). В среднем эта изменчивость у прибылых самцов летом составила 13.2, у самок – 10.4 %, осенью соответственно 12.5 и 10.0, зимой – 12.7 и 21.2, весной – 10.1 и 13.5, летом у зимовавших – 11.4 и 18.0 %. Таким образом, у неполовозрелых особей большей изменчивостью массы тела отличаются самцы, а у половозрелых – самки. Максимальный коэффициент вариации имели взрослые самки в августе (19.7 %), минимальный – самцы и самки в зимний период (6.9–8.1 %). В целом же сравнительно слабый разброс значений коэффициентов вариации свидетельствует об относительно небольшом диапазоне индивидуальной изменчивости землероек-бурозубок по массе тела.

Библиография

Викторов Л. В. Сезонно-возрастные изменения веса и размеров тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) из Калининской области [Seasonally-age-related changes in body size and weight in the life cycle of the common shrew (Sorex araneus) from Kalinin Region] // Уч. зап. Рязанск. гос. пед. ин-та. 1971. Т. 105. С. 53–77.

Ивантер Э. В. Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) в свете ее сезонной и возрастной экологии [Morphophysiological features of the common shrew (Sorex araneus L.) in the light of its seasonal and age ecology] // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: КарНЦ АН СССР, 1974. С. 36-94.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР [Population ecology of small mammals of the taiga of the Northwest USSR]. Л.: Наука, 1975. 244 с.

Ивантер Э. В. В защиту метода морфофизиологических индикаторов [In defense of the method of morphophysiological and physiological indicators] // Материалы IV съезда ВТО. Т. І. М.: Наука, 1986. С. 224-227.

Ивантер Э. В. О методе морфофизиологических индикаторов и его возможностях [On the method of

Ивантер Э. В. О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.) // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 12–19. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3821

morphophysiological indicators and its capabilities] // Материалы V съезда BTO. Т. II. М.: Наука, 1990. С. 47-49.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты [Adaptive features of small mammals: Ecological and morphological and physiological aspects]. Л.: Наука, 1985. 318 с.

Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora. Sorex) [Territorial ecology of shrews (Insectivora. Sorex)]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 272 с.

Межжерин В. А. Роль пищевого фактора в эволюции землероек-бурозубок (р. *Sorex*) [The role of food factor in the evolution of shrews, shrews (р. Sorex)] // Вопросы экологии. М., 1962. Т. 6. С. 98-99.

Межжерин В. А. Явление Деннеля и его возможное объяснение [Denhel phenomenon and its possible explanation] // Acta theriol. 1964. Vol. 8(6). P. 96-113.

Межжерин В. А., Финагин Л. К. Сезонные и возрастные изменения содержания холестерина в головном мозгу бурозубок [Seasonal and age-related changes in cholesterol in the brain of shrews] // Вестн. зоол. 1968. № 3. С. 74–86.

Пучковский С. В. Биологические особенности веса тела и некоторых внутренних органов бурозубок (*Sorex*. Soricidae) [Biological features of body weight and some internal organs of shrews (Sorex. Soricidae)] // Научн. докл. высш. шк. Сер. биол. наук. 1969. № 9. С. 43–48.

Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих [Fundamentals of general ecological physiology of mammals]. М.; Л., 1961. 432 с.

Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных [Method of morphophysiological indicators in ecology of terrestrial vertebrates] // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 2. С. 161–173.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных [Method of morphophysiological indicators in ecology of terrestrial vertebrates]. Свердловск: ИЭРиЖ УО АН СССР, 1968. 387 с.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих [Variability of mammals]. М.: Изд-во АН СССР, 1966. 363 с.

Borowski S. Moult of shrews (Sorex L.) under laboratory conditions // Acta teriol. 1964. Vol. 8. № 8. P. 305-436.

Borowski S., Dehnel A. Materialy do biologii Soricidae // Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C. 1952. Vol. 7. № 6. P. 305–436.

Buchalczyk A. Variation in weight of the internal organs of *Sorex franeus* L. // Acta theriol. 1961. Vol. 5. № 16. P. 229–252.

Crowcroft P. The life of the shrew. London, 1957. 166 p.

Dehnel A. Studies on the genus Sorex L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C. 1949. Vol. 4. № 2. P. 17–102.

Dehnel A. The biology of breeding of Coimmon Shrew. *Sorex araneus* L. in laboratory condition // Ann. Univ. M. Curie-Sclod. Sect. C. 1952. Vol. 6. № 11. P. 359–376.

Kubik J. Analisis of the Pulawy population of *Sorex araneus* araneus L. // Ann. Univ. V. Curie-Sklod. Sect. C. 1951. Vol. 5. № 2. P. 11–23.

Ивантер Э. В. О некоторых закономерностях сезонно-возрастных изменений веса тела в жизненном цикле обыкновенной бурозубки (Sorex araneus L.) // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 12–19. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3821

Michielsen N. C. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. // Arch. Neerland. Zool. 1966. Vol. 17. № 1. P. 73–174.

Morrison P. R., Ryser F. A. Dawwe A. R. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus* // Physiol. Zool. 1959. Vol. 321. № 4. P. 256–271.

Niethammer J. DAS Gewicht der Waldspitzmaus. *Sorex araneus* L. in Jahreslauf // Saugetierkdl. Mitt. 1956. Bd. 4. H. 4. P. 160–165.

Pucek Z. Morphological changes in shrews kept in captivity // Acta theriol. 1964. Vol. 8. № 9. P. 137-166.

Pucek Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews // Acta theriol. 1965. Vol. 10. № 26. P. 369-438.

Scubarth H. Zur Variabilitat von Sorex araneus araneus L. // Acta theriol. 1958. Vol. 2. № 9. P. 176-202.

Serafinski W. Badania morfologiczne I ekologiczne nad polskimi gatunkami rodzaju *Sorex* L. (*Insectivora. Soricidae*) // Acta theriol. 1955. Vol. 1. № 3. P. 27–86.

Shillito (Babington) I. E. Field observations on the growth. reproduction and activity of a woodland population of the common shrew *Sorex araneus* L. // Proc. Zool. Soc. London. 1963. Vol. 140. № 1. P. 99–114.

Siivonen L. Uber die Grossenvariationen der Saugetiere und die *Sorex macropygmaseus* Mill. – Frage in Fennoskadien // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. Biol. 1954. Vol. 21. P. 3–24.

Stein G. H. W. Biologishe Studien an deutschen Kleinsaugern // Arch. Naturgesch. 1938. Bd. 7. H. 4. P. 12-34.

Stein G. H. W. Materialen zum Haarwechsel deutscher Insectivoren // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1954. Bd. 30. P. 12–34.

Some regularities of seasonal and age-related changes in body weight in the life cycle of the common shrew (Sorex araneus L.)

IVANTER Ernest

Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

Keywords:

weight of the body life cycle age-related seasonal changes winter weight regression common shrew

Summary:

Long-term research in Karelia (weight indicators of 1,080 animals were analyzed) detected the regular seasonal age-related changes in body weight of the common shrew. During the first months of life young animals reach about the half of the size of adults, then their weight growth stabilizes, and after that there is a distinct winter depression. In the spring, a "growth spurt" takes place, and in the autumn, after the end of the breeding season, a new weight loss and the completion of the life cycle are observed. These processes perform the important adaptive function and are aimed at providing optimal conditions for wintering and successful reproduction of the population.

References

Viktorov L. V. Seasonally-age-related changes in body size and weight in the life cycle of the common shrew (*Sorex araneus*) from Kalinin Region, *Uch. zap. Ryazansk. gop. ped. in-ta.* 1971. T. 105. P. 53–77.

Ivanter E. V. Morphophysiological features of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in the light of its seasonal and age ecology, *Voprosy ekologii zhivotnyh*. Petrozavodsk: KarNC AN SSSR, 1974. P. 36-94.

Ivanter E. V. Population ecology of small mammals of the taiga of the Northwest USSR. L.: Nauka, 1975. 244 p.

Ivanter E. V. In defense of the method of morphophysiological and physiological indicators, *Materialy IV s'ezda VTO*. T. I. M.: Nauka, 1986. P. 224–227.

Ivanter E. V. On the method of morphophysiological indicators and its capabilities, *Materialy V s'ezda VTO*. T. II. M.: Nauka, 1990. C. 47-49.

Ivanter E. V. Ivanter T. V. Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals: Ecological and morphological and physiological aspects. L.: Nauka, 1985. 318 p.

Ivanter E. V. Makarov A. M. Territorial ecology of shrews (Insectivora. *Sorex*). Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2001. 272 c.

Mezhzherin V. A. The role of food factor in the evolution of shrews, shrews (p. *Sorex*), *Voprosy ekologii*. M., 1962. T. 6. P. 98–99.

Mezhzherin V. A. Denhel phenomenon and its possible explanation, Acta theriol. 1964. Vol. 8(6). P. 96-113.

Mezhzherin V. A. Finagin L. K. Seasonal and age-related changes in cholesterol in the brain of shrews, *Vestn. zool.* 1968. No. 3. P. 74-86.

Puchkovskiy S. V. Biological features of body weight and some internal organs of shrews (*Sorex*. Soricidae), *Nauchn. dokl. vyssh. shk. Ser. biol. nauk.* 1969. No. 9. P. 43–48.

Slonim A. D. Fundamentals of general ecological physiology of mammals. M.; L., 1961. 432 p.

Ivanter E. Some regularities of seasonal and age-related changes in body weight in the life cycle of the common shrew (Sorex araneus L.) // Principy èkologii. 2014. Vol. 3. № 3. P. 12–19.

Shvarc S. S. Method of morphophysiological indicators in ecology of terrestrial vertebrates, *Zool. zhurn.* 1958. T. 37. Vyp. 2. P. 161–173.

Shvarc S. S. Smirnov V. S. Dobrinskiy L. N. Method of morphophysiological indicators in ecology of terrestrial vertebrates. Sverdlovsk: IERiZh UO AN SSSR, 1968. 387 p.

Yablokov A. V. Variability of mammals. M.: Izd-vo AN SSSR, 1966. 363 p.

Borowski S. Moult of shrews (Sorex L.) under laboratory conditions, Acta teriol. 1964. Vol. 8. No. 8. P. 305-436.

Borowski S., Dehnel A. Materialy do biologii Soricidae, *Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C.* 1952. Vol. 7. No. 6. P. 305-436.

Buchalczyk A. Variation in weight of the internal organs of *Sorex araneus* L., *Acta theriol.* 1961. Vol. 5. No. 16. P. 229–252.

Crowcroft P. The life of the shrew. London, 1957. 166 p.

Dehnel A. Studies on the genus Sorex L., Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C. 1949. Vol. 4. No. 2. P. 17-102.

Dehnel A. The biology of breeding of Coimmon Shrew. *Sorex araneus* L. in laboratory condition, *Ann. Univ. M. Curie-Sclod. Sect. C.* 1952. Vol. 6. No. 11. P. 359–376.

Kubik J. Analisis of the Pulawy population of *Sorex araneus araneus* L., *Ann. Univ. V. Curie-Sklod. Sect. C.* 1951. Vol. 5. No. 2. P. 11–23.

Michielsen N. C. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L., *Arch. Neerland. Zool.* 1966. Vol. 17. No. 1. P. 73–174.

Morrison P. R., Ryser F. A. Dawwe A. R. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*, *Physiol. Zool.* 1959. Vol. 321. No. 4. P. 256–271.

Niethammer J. DAS Gewicht der Waldspitzmaus. *Sorex araneus* L. in Jahreslauf, *Saugetierkdl. Mitt.* 1956. Bd. 4. H. 4. P. 160–165.

Pucek Z. Morphological changes in shrews kept in captivity, Acta theriol. 1964. Vol. 8. No. 9. P. 137-166.

Pucek Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews, *Acta theriol.* 1965. Vol. 10. No. 26. P. 369-438.

Scubarth H. Zur Variabilitat von Sorex araneus araneus L., Acta theriol, 1958, Vol. 2, No. 9, P. 176-202.

Serafinski W. Badania morfologiczne I ekologiczne nad polskimi gatunkami rodzaju *Sorex* L. (Insectivora. Soricidae), *Acta theriol.* 1955. Vol. 1. No. 3. P. 27–86.

Shillito (Babington) I. E. Field observations on the growth. reproduction and activity of a woodland population of the common shrew *Sorex araneus* L., *Proc. Zool. Soc. London.* 1963. Vol. 140. No. 1. P. 99–114.

Siivonen L. Uber die Grossenvariationen der Saugetiere und die *Sorex macropygmaseus* Mill. – Frage in Fennoskadien, *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. Biol.* 1954. Vol. 21. P. 3–24.

Stein G. H. W. Biologishe Studien an deutschen Kleinsaugern, Arch. Naturgesch. 1938. Bd. 7. H. 4. P. 12-34.

Stein G. H. W. Materialen zum Haarwechsel deutscher Insectivoren, *Mitt. Zool. Mus. Berlin.* 1954. Bd. 30. P. 12–34.

http://petrsu.ru

УДК 502.3-5

Динамика рубок в Атлеке

KOPOCOB

Андрей Викторович

Петрозаводский государственный университет, korosov@psu.karelia.ru

Ключевые слова:

ЛВПЦ Атлека рубки космоснимки ГИС

Аннотация:

Представлены результаты обработки космических снимков по объему рубок в районе Атлеки (север Вологодской области). Выявлено существенное снижение объемов рубок за период около 70 лет (1960–2013 гг.). Это связано с сокращением площади спелых и перестойных хвойных лесов. В настоящее время доля лесов высокой природоохранной ценности (ЛВПЦ) в районе составляет около 5 % от площади района.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Марковский Рецензент: И. Т. Кищенко

Получена: 07 ноября 2014 года Опубликована: 17 декабря 2014 года

Введение

Когда оценки доли сохранившихся после вырубок старовозрастных лесов на Северо-Западе России составляют 5-7 % (Сохранение..., 2011), а процессы снижения биоразнообразия за счет уменьшения площади и роста фрагментации природных местообитаний становятся известными и приобретают угрожающие темпы (Хански, 2010), тогда любая задача изучения деталей хода процесса обеднения природы и его перспектив становится очевидно актуальной. Цель этого сообщения мы видим в том, чтобы реконструировать динамику сокращения площади хвойных лесов, главных объектов сплошных рубок в прошлом.

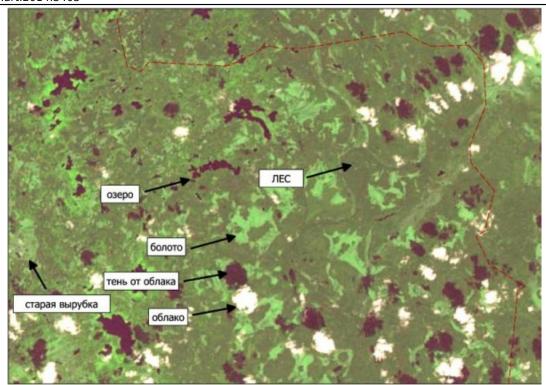
Материалы

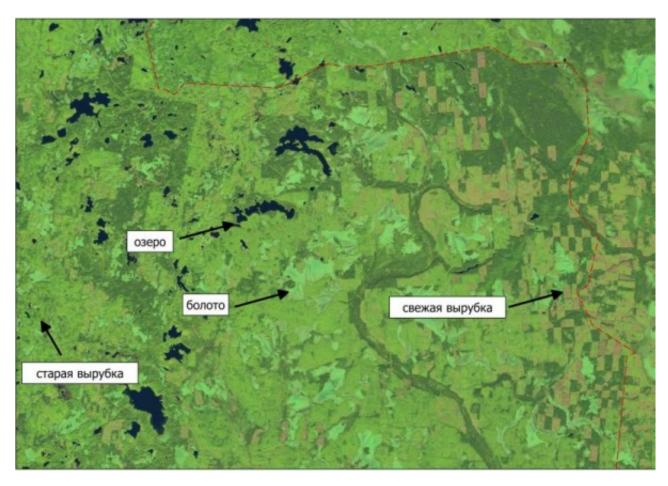
Исходными материалами были карты района работ (М 1:100000; «Аэрогеодезия», 2002), космические снимки за 1973–2013 гг. с сайта USGS (Earthexplorer, 2014), сделанные американским спутником LandSat. Снимки выполнены с разрешением от 100/пиксель до 30/пиксель, имеют три канала; система координат – UTM, зона 37N, датум WGS84.

Методы

Все картографические построения выполнены в среде настольной картографии QuantumGIS (QGIS, 2014).

В процессе визуального анализа было выполнено дешифрирование серии космических снимков, вручную проведена оцифровка и созданы полигоны на месте природных объектов. Были созданы слои озер, болот, населенных пунктов и сельскохозяйственных угодий, вырубок разного возраста. Озера идентифицируются как самые темные пространственные объекты. Болота на разных снимках имеют разную светлую окраску (зеленовато-голубовато-коричневых тонов), но отличаются постоянством очертаний. Сельхозугодья, как правило, окружают населенные пункты, имеют в основном постоянные очертания и окраску преимущественно светло-коричневых тонов. Вырубки дешифрировались при сопоставлении двух снимков, сделанных в разное время, как новые образования в лесных массивах (обычно светлых тонов), имеющие преимущественно прямоугольные очертания (рис. 1).





Puc. 1. Распознавание природных объектов на космоснимках (1973 и 2013 гг.) Fig. 1. Recognition of natural objects on satellite images (1973 and 2013)

Всего создано 4 слоя с вырубками, относящимися к периодам в 12-13 лет: слои для вырубок 1960-1975, 1976-1988, 1989-2000, 2001-2013 гг. (рис. 2-5). Шаг в 12 лет был выбран, исходя из качества

снимков, на которых хорошо выделялись изучаемые объекты (к тому же этот период близок к действиям рекомендаций по расчетной лесосеке).

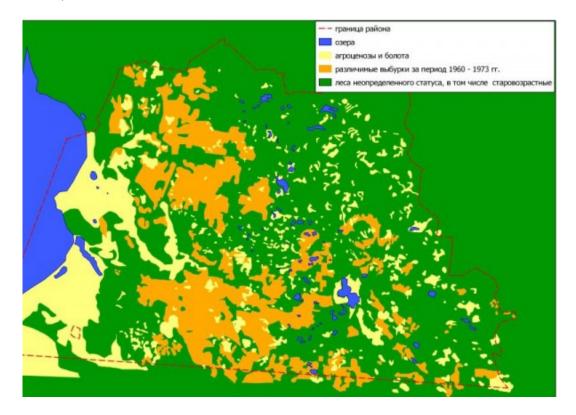


Рис. 2. Территории вырубок в 1960-1973 гг. Fig. 2. Territories of logging in 1960-1973

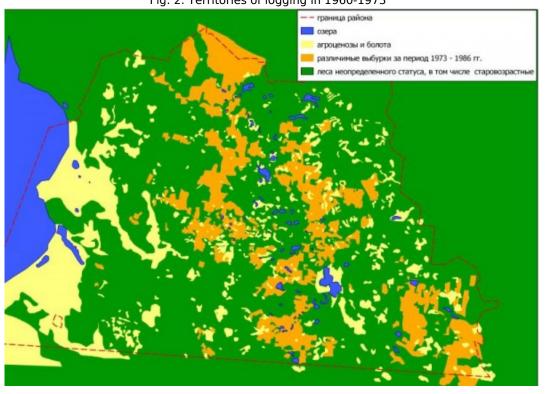


Рис. 3. Территории вырубок в 1973–1986 гг. Fig. 3. Territories of logging in 1973–1986

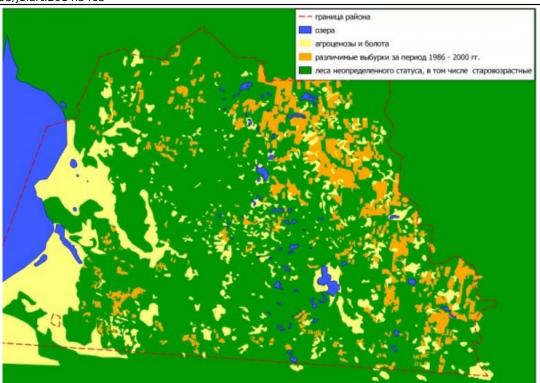


Рис. 4. Территории вырубок в 1986-2000 гг. Fig. 4. Territories of logging in 1986-2000

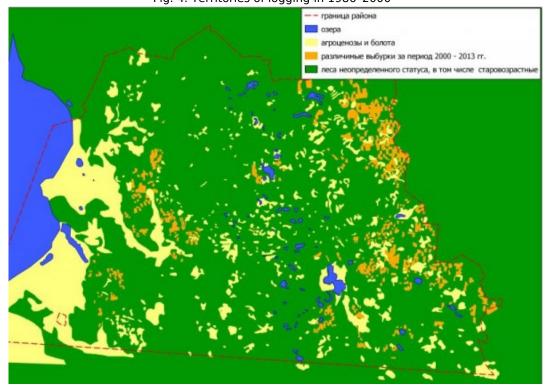


Рис. 5. Территории вырубок в 2000-2013 гг. Fig. 5. Territories of logging in 2000-2013

10.15393/j1.art.2014.3403

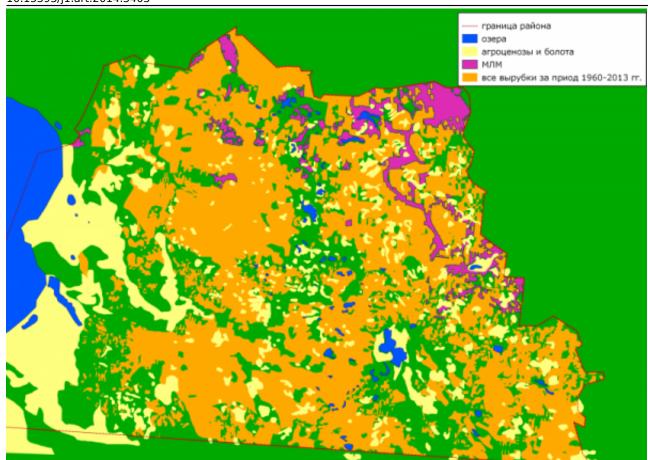


Рис. 6. Размеры вырубок и малонарушенных лесных массивов в 2013 г. Fig. 6. Logged land and intact old-growth forests (MLM) in 2013

Территории вне обозначенных выше объектов рассматривали как лесные, относящиеся к двум типам – малонарушенные старовозрастные леса и вторичные разновозрастные леса, которые являются, видимо, результатом векового неинтенсивного лесопользования местными жителями и выборочными довоенными рубками. Границу между этими объектами назначали по следующим критериям. Для вторичных разреженных лесов характерно преобладание лиственных пород деревьев, имеющих темночили светло-зеленую тональность окраски. Вторичные леса недалеко удалены от населенных пунктов, поэтому граница примерно повторяет контуры сельхозугодий; вторичные леса расположены почти исключительно в южной и западной частях района работ. Для лесов высокой природоохранной ценности характерно явное преобладание хвойных пород, различимое на снимках как доминирование темной окраски коричнево-зеленого оттенка, а также некоторые другие характеристики спектральной яркости. Это позволяет выполнять эффективное дешифрирование космических снимков. Мы воспользовались результатами дистанционного зондирования, представленного в монографии (Сохранение..., 2011), в результате которого были выделены массивы малонарушенного леса (рис. 6). Представленные там карты были внедрены в нашу исследовательскую среду в программе QGis.

Средствами инструмента «Калькулятор полей» были рассчитаны площади нарисованных полигонов. Расчеты соотношения площадей выполнены в среде Excel.

Результаты

Анализ учетов площадей рассмотренных природных объектов обнаруживает следующие тенденции. За рассмотренный период времени наибольший размер территорий, на которых проводились сплошные рубки, приходится на 60-70-е годы (таблица, рис. 7).

Соотношение оценок площади природных территорий Атлеки в 2013 г.

Коросов А. В. Динамика рубок в Атлеке // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 20–27. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3403

Объект	Возраст,	Площадь объекта,	Доля площа,	ди объекта, %
	лет	KB. KM	ото всей	от лесной
Малонарушенные	старше 150	283	5	6
леса				
Прочие леса	55-150	1359	24	31
Вырубки 1960-1973	40-55	1154	20	26
гг.				
Вырубки 1973-1986	27-41	880	16	20
гг.				
Вырубки 1986-2000	13-28	521	9	12
гг.				
Вырубки 2000-2013	1-12	214	4	5
гг.				
Всего лесных		4411	79	100
территорий				
С/х угодья и болота	-	1147	20	
Внутренние озера	-	76	1	
Вся территория	-	5635	100	

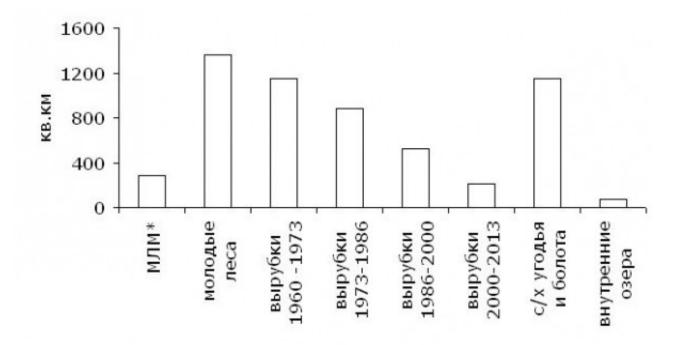


Рис. 7. Площади лесов (МЛМ - малонарушенные лесные массивы), вырубок, агроценозов и озер в части Вологодской области севернее Вытегры (состояние на 2013 г.)

Fig. 7. The area of forests (MLM - intact forests), cuttings, agrotcoenoses and lakes in Vologda region to the north of Vytegra (2013)

Уже к 1975 г. вырубленными оказались около 44 % всех лесов. Очевидно, что такие темпы не могли долго поддерживаться - объемы лесозаготовок в районе стали снижаться (см. рис. 7), как и в соседней Карелии (Родионов, 2006). Несмотря на уменьшение темпов рубок, в результате такого хозяйствования площади старовозрастных (спелых и перестойных хвойных) лесов за последние 70 лет снизилась в 10 раз - с 54 до 5 %.

Обсуждение

При действующей системе лесопользования этих остатков хватит всего на 5 лет, после чего должен наступить коллапс лесной промышленности в регионе. В то же время существуют два обстоятельства, препятствующие продолжению практики экстенсивного лесопользования (только за счет расширения площадей рубок). Во-первых, на старых вырубках сформировались вторичные

(лиственные и смешанные) леса, уже пригодные для освоения. Это начинает осознаваться арендаторами леса, но в слабой степени: на прежних вырубках освоено всего 1 % от вторичных лесов, хотя такие леса произрастают примерно на 30 % территории района. Во-вторых, старовозрастные леса необходимо охранять для сохранения и воспроизводства биологического разнообразия. В соответствии с современными рекомендациями (Report..., 2010), площадь охраняемых ценных природных объектов (в нашем случае МЛМ) должна составлять 17 % от площади региона. Этот уровень для Атлеки был пройден лесозаготовителями в 1996 г., и современная площадь ЛВПЦ составляет 5 % от всей территории. По указанной причине границы заказника, организованного в последних массивах старовозрастных лесов, необходимо расширять. Указанные аргументы заставляют переориентировать лесной комплекс на интенсификацию своего производства и стимулировать переориентацию на использование лиственных пород (балансов) и биотоплива. Описанная ситуация на севере Вологодской области мало отличается от ситуации в Карелии (аналогичный анализ мы выполнили по Заонежью) и Северо-Западу России в целом (Сохранение..., 2011).

Заключение

На протяжении поледних 70 лет объемы вырубок пиловочника в Атлеке неуклонно снижались, пока не подошли к цифрам, грозящим серьезными экологическими бедствиями региону в целом (площади МЛМ в 3 раза меньше 17 %, рекомендованных для защиты естественного биоразнообразия).

Площади охраняемых территорий (границы заказника) должны быть расширены, любые рубки в пределах заказника категорически запрещены.

Площади спелых вторичных лесов составляют в Атлеке 30 % от всей территории. Лесопромышленный комплекс имеет здесь хорошие перспективы для развития, если переориентирует свою деятельность на заготовку других видов древесного сырья.

Библиография

Родионов А. В. Лесной комплекс Республики Карелия: проблемы и перспективы развития [Forest complex of the Republic of Karelia: Problems and Prospects] / А. В. Родионов, А. В. Марковский, Е. А. Софронова; Петрозав. гос. ун-т. Петрозаводск, 2006. 45 с. Деп. в ВИНИТИ 11.05.2006, № 621-В2006.

Сохранение ценных природных территорий Северо-Запада России. [Mapping of Hight Concervation Value Areas in Northwestern Russia] СПб.: Северо-Западный Печатный Двор, 2011. 540 с.

Хански И. Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. [The Shrinking World: Ecological consequences of habitat loss] М.: Изд-во КМК, 2010. 344 с.

Earthexplorer // USGS. URL: http://earthexplorer.usgs.gov/ (дата обращения 8.03.2014)

Report of the tenth meeting of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity. Nagoya, Japan, 18–29 October 2010. UNEP/CBD/COP/10/27. URL: http://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-10/official/cop-10-27-ru.doc (дата обращения 8.08.2014)

QGIS. Свободная географическая информационная система с открытым кодом. [QGIS. Free geographical information system with open source] URL: http://qgis.org/ru/site/ (дата обращения 8.03.2014)

Dynamics of cuttings in Atleka

KOROSOV Andrey

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

Keywords:

HCVF Atleka cuttings satellite images

Summary:

The results of the processing of satellite images by means of the amount of harvesting in the area of Atleka (the north of the Vologda region) are presented. A significant decline in logging for a period of about 70 years (1960 - 2013.) was revealed. It is connected with the reduction in the area occupied by mature and overmature coniferous forests. At present, the proportion of intact old-growth forests (HCVF) in the district is about 5% of the region area.

References

Rodionov A. V. Forest complex of the Republic of Karelia: Problems and Prospects, A. V. Rodionov, A. V. Markovskiy, E. A. Sofronova; Petrozav. gopp. un-t. Petrozavodsk, 2006. 45 pp. Dep. v VINITI 11.05.2006, No. 621-V2006.

Mapping of Hight Concervation Value Areas in Northwestern Russia. SPb.: Severo-Zapadnyy Pechatnyy Dvor, 2011. 540 p.

Hanski I. The Shrinking World: Ecological consequences of habitat loss. M.: Izd-vo KMK, 2010. 344 p.

Earthexplorer, USGS. URL: http://earthexplorer.usgs.gov/ (data obrascheniya 8.03.2014)

Report of the tenth meeting of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity. Nagoya, Japan, 18-29 October 2010. UNEP/CBD/COP/10/27. URL: http://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-10/official/cop-10-27-ru.doc (data obrascheniya 8.08.2014)

IS. QGIS. Free geographical information system with open source. URL: http://qgis.org/ru/site/ (data obrascheniya 8.03.2014)





http://petrsu.ru

УДК УДК 574.52

Динамика сообщества зоопланктона озера Тарасмозеро в условиях длительного антропогенного загрязнения

КУЧКО Ярослав Александрович КУЧКО Тамара Юрьевна ФГБУН Институт биологии Карельского научного центра РАН, y-kuchko@mail.ru

Петрозаводский государственный универститет, kuchko@drevlanka.ru

Ключевые слова:

мониторинг сообщество зоопланктона водная экосистема видовой состав биомасса численность

Аннотация:

статье представлены результаты многолетних исследований зоопланктона озера Тарасмозеро (бассейн реки Лижма). В водоем с 1992 года поступают стоки с рыбоводного форелевого комплекса «Кедрозеро». Полученные данные показали, что за период с 1989 по 2012 год в сообществе зоопланктона произошел ряд изменений, свидетельствующих о постепенном повышении трофического статуса водоема. Среднелетняя биомасса зоопланктона возросла с 500 до 1000 мг/м3. По величине индекса трофности (Мяэметс, 1979) Тарасмозеро переходит в разряд мезотрофных водоемов (0.5-1.0). Индекс сапробности Пантле-Букка увеличился с 0.95 до 1.42. В составе зоопланктона отмечаются виды, которые в умеренных широт служат индикаторами условиях повышенной трофности - Polyarthra luminosa, Filinia longiseta, Trichocerca insignis, Daphnia longispina, Cyclops kolensis. Показатель Bcrus/Brot после ввода в действие форелевого хозяйства заметно снизился, что указывает на возрастание роли коловраток в образовании общей биомассы зоопланктона. В настоящее время к числу доминирующих видов относятся D. longispina, Bosmina longirostris, Mesocyclops leuckarti, Asplanchna priodonta. Несмотря на то, что происходящие изменения не носят катастрофического характера, целесообразна организация регулярного мониторинга начальных звеньев трофической цепи экосистемы водоема.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Зубченко Рецензент: Н. М. Калинкина

Получена: 08 декабря 2014 года Опубликована: 25 декабря 2014 года

Введение

В связи с активным развитием рыбоводства в Республике Карелия и увеличением объемов производства рыбной продукции перед учеными все чаще встает проблема сохранения водных экосистем, на которых располагаются рыбоводные хозяйства. Одним из таких примеров является оз. Тарасмозеро. На его берегу расположен Кедрозерский рыбоводный завод, который уже на протяжении

22 лет (с 1992 года) сбрасывает в водоем загрязненные воды с форелевых выростных канав, оказывая тем самым значительную биогенную нагрузку. Проектная мощность форелевого комплекса рассчитана на выращивание 200 т товарной форели и 50 т молоди в год.

Как известно, дополнительное поступление биогенных элементов в водоем (главным образом органических соединений N, P, C) влечет за собой снижение прозрачности воды, увеличение биомассы и первичной продукции фитопланктона, а также других начальных звеньев трофической цепи. Ухудшается кислородный режим, возникают новые ассоциации перифитона, отмечается ежегодное «цветение» воды, усиленное образование детрита и заиление грунтов (Решетников, 1982).

Изменение условий существования отражается на видовом составе, соотношении таксономических групп, структуре популяций и количественных показателях зоопланктона, бентоса и ихтиофауны. Наиболее четко изменения в структуре сообщества прослеживаются на примере зоопланктона.

Целью работы было изучение динамики видового разнообразия, количественных и структурных показателей сообщества зоопланктона оз. Тарасмозера в условиях длительного антропогенного загрязнения.

Материалы

Озеро Тарасмозеро принадлежит к бассейну р. Лижмы, который расположен в средней части Карельского гидрографического района к северо-западу от Заонежского полуострова. Тарасмозеро - небольшое по площади мелководное озеро, расположено между южной оконечностью Кедрозера и Малой Лижемской губой Онежского озера. Через него протекает р. Нижняя Лижма, вытекающая из Кедрозера и впадающая в Малую Лижемскую губу. Озеро имеет удлиненную форму, вытянуто с СЗ на ЮВ. В отличие от других озер бассейна Тарасмозеро характеризуется исключительно высоким показателем условного водообмена (табл. 1).

Таблица 1. Основные морфометрические и гидрологические показатели Тарасмозера (по: Озера Карелии, 2013)

Показатель	оз. Тарасмозеро
Географические координаты	62° 23′ с. ш. ; 34° 27′ в. д.
Площадь зеркала, км²	1.1
Длина, км	2.3
Ширина ср./макс., км	0.5/0.9
Глубина ср./макс., м	3.7/5.8
Показатель условного водообмена	59.6
Площадь водосбора, км²	703
Объем водных масс, млн м³	4.1

Гидрологические показатели водоема в связи со строительством рыбоводного хозяйства практически не изменились. Только на участке р. Лижмы протяженностью $0.9\,\mathrm{km}$ от Кедрозера до Тарасмозера уменьшился расход воды в зависимости от рыбоводного цикла на $0.52-1.0\,\mathrm{m}^3/\mathrm{c}$ (проектные данные), что составляет $6.0-11.6\,\mathrm{m}$, или в среднем около $8\,\mathrm{m}$ от среднемноголетнего расхода воды р. Лижмы.

Пробы зоопланктона отбирались с интервалом в 4 года с 1989 по 2012 год трижды за вегетационный период с 15 июня до 12 сентября на 4 постоянных станциях. Даты отбора проб по годам отличались на 10–12 дней. Станции располагались по главной оси водоема в направлении с C3 на ЮВ, диапазон глубин составлял от 2.5 до 4.5 м. Температура воды во время исследований колебалась в пределах 15–23 °C.

Методы

Для отбора проб применялся планктобатометр объемом 2 л, при этом облавливались все слои воды с интервалом в 1 м с двукратной повторностью. Интегрированные пробы процеживались через планктонную сеть (диаметр ячеи $100\,$ мкм), концентрировались до $100\,$ мм $^3\,$ и фиксировались 4 % формалином. Данные по численности и биомассе зоопланктона за вегетационный период каждого года усреднялись.

Обработка проб проводилась непосредственно авторами по общепринятым методикам гидробиологического мониторинга (Руководство..., 1992). Биомасса зоопланктона определялась

расчетным методом (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979). Для анализа структуры зоопланктоценоза использовались следующие индикационные показатели: B_{crus}/B_{rot} , N_{clad}/N_{cop} , B_{cycl}/B_{cal} . Индекс видового разнообразия рассчитывался по формуле Шеннона – Уивера (Shannon, Weaver, 1963). Для оценки трофического статуса на основе изучения изменений в качественном составе зоопланктона нами использовался индекс трофности Е, предложенный А. Х. Мяэметсом (1979) с учетом дополнительного списка видов-индикаторов трофности, содержащегося в работе L. Hakkari (1972). Также трофический статус водоема оценивался по шкале трофности для зоопланктона по методике С. П. Китаева (1984). Систематика низших ракообразных и коловраток приводится согласно современным представлениям о таксономии планктонных беспозвоночных (Определитель..., 2010).

Результаты

Eurycercus lamellatus (O.F. Muller)

За период исследований с 1989 по 2012 год список планктонных организмов, отмеченных нами в озере Тарасмозеро, насчитывает 60 таксонов (табл. 2). Из них коловраток (Rotifera) – 18, ветвистоусых ракообразных (Cladocera) – 29, веслоногих ракообразных Copepoda –13 (Calaniformes – 3 и Cyclopiformes – 10).

Таблица 2. І			

Таксон	Годы исс	ледований		
	1989	1992	1996	2000
Тип Rotifera	Кла	ccEurotator	ia	
Сем. Synchaetidae	-			
Synchaeta stylata Wierz.			+	+
S. pectinata Ehrenberg			+	
Polyarthra minor Voight	_		_	
P. luminosa Kutikova			+	+
Ploesoma truncatum (Lev.)	+			
Bipalpus hudsoni (Imhof)	+	+	+	+
Сем. Asplanchnidae				
Asplanchna priodonta Gosse	+	+	+	+
Сем. Euchlanidae				
Euchlanis dilatata Ehrenberg				+
E. triquetra Ehrenberg	+	+		+
E. deflexa Gosse				
Сем. Brachionidae				
Keratella cochlearis Gosse	+	+	+	+
K. serrulata (Ehrenberg)			+	
K. quadrata (Muller)		+	+	
Kellicottia longispina (Kel.)	+	+	+	+
Notholca caudata Carlin	+	+	-	
Сем. Conochilidae				
Conochilus unicornis Rousselet		+	+	
Сем. Testudinellidae				
Testudinella patina (Hermann)			+	
Сем. Filinidae				
Filinia longiseta (Ehrenberg)				+
Тип Arthropoda Подтип Branchiata	Кла	cc Crustace	a	
	Подкла	acc Branchio	poda	
		яд Cladocer	-	
Сем. Sididae	<u> </u>	лд славсов.		
Sida crystallina (O.F. Muller)	+	+	_	_
Limnosida frontosa Sars		+	+	+
Latona setifera O.F. Muller	+			
Diaphanosoma brachyurum (Lievin)	- · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	_	+	_
Сем. Holopedidae				
Holopedium gibberum Zaddach	+	+	+	+
Сем. Daphniidae				
Daphnia longispina O.F. Muller	+	+	+	+
D. cucullata Sars	+			
D. cristata Sars	+		_	_
Ceriodaphnia quadrangula (O.F.Muller)	+	+	+	+
Сем. Macrothricidae	, ·		·	
Ophryoxus gracilis Sars	+	+	+	+
Сем. Chydoridae		-	-	
(0.5.14.11.)				

Кучко Я. А., Кучко Т. Ю. Динамика сообщества зоопланктона озера Тарасмозеро в условиях длительного антропогенного загрязнения // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 28–39. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3501

D. transature (O.E. Muller)		-	-		
P. truncatus (O.F. Muller)	+			+	
P. denticulatus (Birge)	+	+	_	_	
Chydorus sphaericus (O.F. Muller)	+	+	+	+	
Pseudochydorus globosus Baird	+				
Alona quadrangularis (O.F. Muller)	+	+		+	
Biapertura affinis Leydig					
Acroperus harpae (Baird)	+	+	+	+	-
A. elongatus elongatus (Sars)			+	+	-
Graptoleberis testudinaria (Ficher)	+				
Rhynchotalona falcata (Sars)					
Camptocercus restirostris Schoedler	+				-
Сем. Bosminidae					
Bosmina (Bosmina) longirostris (O.F. Muller)		+	+	+	4
B. longispina Leydig	+	+	+	_	-
B. (Eubosmina) cf. coregoni Baird	+	+	+	+	-
B. (Eubosmina) cf. kessleri Uljanin	+	+	_	+	-
Сем. Polyphemidae					
Polyphemus pediculus (Linne)	+	+	_	_	+
Bythotrephes brevimanus Leydig	_	_	_	+	-
Сем. Leptodoridae					
Leptodora kindtii (Focke)	_	_	_	_	-
Подкласс Maxillopoda	0	гряд Сореро	da		
Подкласс Maxillopoda					
·		гряд Сореро цотряд Calan			
Сем. Diaptomidae	Под	отряд Calan	oida	+	-
·				+	-1
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Сем. Temoridae	+	отряд Calan	+	+	-
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Сем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe)	+ +	отряд Calan +	+ +		1
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Сем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars	+	отряд Calan + —	+		-
Cem. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Cem. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida	+ +	отряд Calan + —	+ +		1
Cem. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Cem. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae	Н + + + + + + + + + + + + + + + + + + +	нотряд Calan + — —	+ + + +		
Cem. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Cem. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine)	+ + + +	нотряд Calan + — — —	+ + + +	-	1
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Сем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine) Eucyclops serrulatus Lilljeborg	Н + + + + + + + + + + + + + + + + + + +	нотряд Calan + — —	+ + + +		1 1 1 1 1 1
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Cем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine) Eucyclops serrulatus Lilljeborg E. serrulatus var. proximus (Lilljeborg)	+ + + + -	+ - - - - - -	+ + + + - - -	- - -	1
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Cем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine) Eucyclops serrulatus Lilljeborg E. serrulatus var. proximus (Lilljeborg) Paracyclops fimbriatus (Fisher)	+ + + + +	+ - - - -	+ + + + -	- - - -	
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Cем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine) Eucyclops serrulatus Lilljeborg E. serrulatus var. proximus (Lilljeborg) Paracyclops fimbriatus (Fisher) Подсемейство Cyclopinae	+ + + +	+ - - - - - - -	+ + + + +	- - - - -	
Сем. DiaptomidaeEudiaptomus gracilis SarsСем. TemoridaeEurytemora lacustris (Poppe)Heterocope appendiculata SarsПодотряд CyclopoidaСем. CyclopidaeПодсемейство EucyclopinaeMacrocyclops albidus (Jurine)Eucyclops serrulatus LilljeborgE. serrulatus var. proximus (Lilljeborg)Paracyclops fimbriatus (Fisher)Подсемейство CyclopinaeCyclops strenuus Fisher	+ + + + -	+ - - - - - -	+ + + + - - -	- - - - - - - +	
Сем. DiaptomidaeEudiaptomus gracilis SarsСем. TemoridaeEurytemora lacustris (Poppe)Heterocope appendiculata SarsПодотряд CyclopoidaСем. CyclopidaeПодсемейство EucyclopinaeMacrocyclops albidus (Jurine)Eucyclops serrulatus LilljeborgE. serrulatus var. proximus (Lilljeborg)Paracyclops fimbriatus (Fisher)Подсемейство CyclopinaeCyclops strenuus FisherC. vicinus Uljanin	+ + + + + + +	+ — — — — — — — — — — — — — — — — — — —	+ + + + + + +	- - - - - - - + +	- - - - - - -
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Сем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine) Eucyclops serrulatus Lilljeborg E. serrulatus var. proximus (Lilljeborg) Paracyclops fimbriatus (Fisher) Подсемейство Cyclopinae Cyclops strenuus Fisher C. vicinus Uljanin Megacyclops viridis (Jurine)	+ + + + + + + + + + + + + + + + +	+ — — — — — — — — — — — — — — — — — — —	+ + + + + + + + + + + + + + + + + + +	- - - - - - + +	
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Сем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine) Eucyclops serrulatus Lilljeborg E. serrulatus var. proximus (Lilljeborg) Paracyclops fimbriatus (Fisher) Подсемейство Cyclopinae Cyclops strenuus Fisher C. vicinus Uljanin Megacyclops viridis (Jurine) M. gigas (Claus)	+ + + + + + + + +	+ — — — — — — — — — — — — — — — — — — —	+ + + +	- - - - - - + + -	1
Сем. DiaptomidaeEudiaptomus gracilis SarsСем. TemoridaeEurytemora lacustris (Poppe)Heterocope appendiculata SarsПодотряд CyclopoidaСем. CyclopidaeПодсемейство EucyclopinaeMacrocyclops albidus (Jurine)Eucyclops serrulatus LilljeborgE. serrulatus var. proximus (Lilljeborg)Paracyclops fimbriatus (Fisher)Подсемейство CyclopinaeCyclops strenuus FisherC. vicinus UljaninMegacyclops viridis (Jurine)M. gigas (Claus)Mesocyclops (s. str.) leuckarti Claus	+ + + + + + + + + + + + + + + + + + +	+ — — — — — — — — — — — — — — — — — — —	+ + + + + + + + + + + + + + +	- - - - - - + + - - +	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
Сем. Diaptomidae Eudiaptomus gracilis Sars Сем. Temoridae Eurytemora lacustris (Poppe) Heterocope appendiculata Sars Подотряд Cyclopoida Сем. Cyclopidae Подсемейство Eucyclopinae Macrocyclops albidus (Jurine) Eucyclops serrulatus Lilljeborg E. serrulatus var. proximus (Lilljeborg) Paracyclops fimbriatus (Fisher) Подсемейство Cyclopinae Cyclops strenuus Fisher C. vicinus Uljanin Megacyclops viridis (Jurine) M. gigas (Claus)	+ + + + + + + + +	+ — — — — — — — — — — — — — — — — — — —	+ + + +	- - - - - - + + -	- - - - - - - - - - - - - - - - - - -

Анализ динамики видового богатства зоопланктона Тарасмозера показывает, что если в 1989 году доля коловраток от общего числа видов составляла $18\,\%$, ветвистоусых – $51\,\%$, веслоногих – $31\,\%$, то в настоящее время – $33\,$, $43\,$ и $25\,\%$ соответственно (табл. 3).

Таблица 3. Количество таксономических единиц зоопланктона Тарасмозера по группам

М	Группы	
	Rotifera	
	Cladocera	
	Calanoida	
	Cyclopoida	
	Всего	

Также нами были выявлены изменения в соотношении количественных показателей основных групп (табл. 4, 5). Так, в конце 1980-x-1990-x-

Таблица 4. Динамика численности зоопланктона Тарасмозера в летний период в среднем за 1989-2012 годы (тыс. экз/м 3)

Год	Показатель	Rotifera	Cladocei
1989	N	1.6	4.6
	%	14.6	41.8
1992	N	0.96	4.8
	%	5.6	27.7

Кучко Я. А. , Кучко Т. Ю. Динамика сообщества зоопланктона озера Тарасмозеро в условиях длительного антропогенного загрязнения // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 28–39. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3501

1996	N	3.7	4.3
	%	35.2	40.9
2000	N	6.9	5.8
	%	50.4	42.3
2004	N	1.8	5.2
	%	17.8	51.5
2008	N	2.0	6.8
	%	14.3	48.6
2012	N	3.4	5.8
	%	25.2	43.4

Относительно низкий вклад копепод в образовании общих показателей биомассы объясняется преобладанием в этой группе мелких видов р. *Mesocyclops - M. oithonoides* и *M. leuckarti*. Коловратки были представлены главным образом *K. longispina* и *A. priodonta*, которые встречались повсеместно и существенной роли в образовании биомассы зоопланктона не играли.

Таблица 5. Динамика биомассы зоопланктона Тарасмозера в летний период в среднем за $1989-2012\ \Gamma\Gamma$. (м Γ /м 3)

Год	Показатель	Rotifera	Cladocer		
1989	В	11.5	495.9		
	%	2.1	90.5		
1992	В	31.0	385.0		
	%	4.8	59.4		
1996	В	51.0	512.2		
	%	8.8	88.0		
2000	_B	111.4	708.9		
	%	13.1	83.4		
2004	В	50.0	672.0		
	%	6.5	86.8		
2008	В	90.0	840.0		
	%	9.0	83.0		
2012	_B	58.7	542.2		
	%	6.4	59.5		

Обсуждение

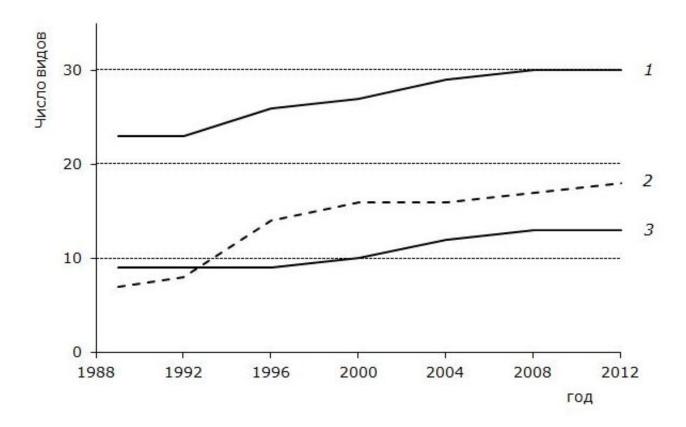
Анализ многолетней динамики видового состава зоопланктона в Тарасмозере показал, что летний комплекс руководящих компонентов планктонной фауны сравнительно невелик и более или менее однороден по всей акватории. Он слагается из небольшого числа видов, имеющих в Карелии широкое распространение и отличающихся высокой численностью в озерах различных лимнологических типов. В озере четкого разграничения экологических комплексов зоопланктона на пелагический, прибрежно-зарослевый и придонный не наблюдается. Даже в центральной зоне озера обычными компонентами зоопланктона становятся обитатели зарослевого прибрежья.

Многие придонные виды довольно часто встречаются по всей толще воды, что характерно и для большинства мелких озер Северо-Запада России (Салазкин, 1976). Основной фаунистический комплекс зоопланктона составляют эвритопные организмы, имеющие широкую амплитуду приспособленности к меняющимся условиям обитания. Летом, по сравнению с весенним периодом, в составе зоопланктона появляется значительно больше видов ветвистоусых (Sida crystallina, Graptoleberis testudinaria, Ceriodaphnia quadrangula, до 4 видов и форм р. Bosmina и др.).

До начала работы форелевого комплекса в 1992 году, Тарасмозеро относилось к классу олиготрофных водоемов со среднелетней биомассой зоопланктона до 500 мг/м³ (Кучко, 2004; Куликова, 2007). Основа биомассы (от 50 до 90 %) создавалась за счет ветвистоусых ракообразных, главным образом видов р. Bosmina. На долю циклопид (Mesocyclops leuckarti, Thermocyclpos oithonoides, Cyclops strenuus) приходилось в среднем от 10 до 40 %. Зоопланктон литорали отличался от пелагического повышенным видовым разнообразием коловраток (до 7 видов). В центральной части озера на глубинах 3–4.5 м зоопланктон по числу встречающихся видов и количественным показателям мало отличался от литорального (1.5–2 м), однако биомасса в целом складывалась за счет более крупных объектов, поскольку здесь значительно ниже численность коловраток и мелких циклопид, а удельный вес крупных калянид (Eudiaptomus gracilis, Heterocope appendiculata) увеличивался до 10 %.

После начала работы форелевого комплекса (1992 год) наиболее заметные изменения видового

состава зоопланктона в Тарасмозере произошли в группе коловраток. За период с 1989 по 2012 год число их видов увеличилось с 7 до 13 (рисунок). Видовое разнообразие и обилие коловраток в водоеме определяется напряженностью конкурентных отношений за пищевые ресурсы, а также воздействием различных факторов среды. В благоприятных условиях, размножаясь партеногенетически, они быстро достигают высокой численности, однако ввиду мелких размеров и веса (большинство имеют индивидуальный вес менее 1 мкг) значения общей биомассы коловраток редко превышают несколько десятков миллиграмм в 1 м 3 . Общими за все время исследований являлись такие виды, как *Kellicottia longispina, Keratella cochlearis, Asplanchna priodonta, Bipalpus hudsoni*, которые входят в состав руководящих видов зоопланктона большинства карельских водоемов и распространены повсеместно. Начиная с 1996 года в пробах стали отмечаться коловратки, относимые к группе индикаторов повышенной трофности, – *Synchaeta stylata, S. pectinata, Polyarthra luminosa*.



Многолетняя динамика видового богатства зоопланктона оз. Тарасмозеро. 1 – Cladocera, 2 – Rotatoria, 3 – Copepoda Long-term dynamics of species diversity of zooplankton in Lake Tamasozero .

1 - Cladocera, 2 - Rotatoria, 3 - Copepoda

Появление этих видов в планктоне часто указывает на увеличение биогенной нагрузки на водоем или наличие источников органического загрязнения (Андроникова, 1996; Думнич, 2000). Численность некоторых холодноводных олигосапробных видов коловраток заметно снизилась и к концу 1990-х годов в Тарасмозере фактически перестали встречаться такие виды, как Notholca caudata, Keratella quadrata. Это свидетельствует о более выраженной реакции коловраток, по сравнению с другими группами, на изменение условий в озере за истекший период.

Так, до ввода в действие форелевого хозяйства, в 1989-1992 годах заметную роль в сообществе (до 20 % по численности) играла коловратка *Conochilus unicornis* (олиго-мезотрофный вид), которая к 1997 году выпала из субдоминантов, а в настоящее время этот вид отличается незначительной численностью. Постепенное усиление органической нагрузки на водоем привело к увеличению относительной численности *K. cochlearis* наряду с *K. longispina* до 18 % к 2004 году, а также заметному развитию видов из сем. *Synchaetidae*. Повышение роли этого комплекса наблюдается в настоящее время и сказывается на величине показателя сапробности воды Тарасмозера.

Менее заметные изменения видового богатства произошли в группе ветвистоусых ракообразных. В 1989 году было отмечено максимальное количество кладоцер – 20 видов. Это объясняется тем, что в видовой список, в отличие от последующих лет, также вошли организмы, отмеченные в питании молоди плотвы, окуня и уклеи в литорали северной части водоема (в основном бентические зарослевые виды сем. *Chydoridae – Graptoleberis testudinaria, Camptocercus restirostris*), которые малочисленны и не всегда улавливаются стандартными орудиями лова. В дальнейшем количество видов ветвистоусых по годам колебалось в пределах 14-17. После ввода в эксплуатацию форелевого хозяйства в 1992 году отмечается снижение численности некоторых пелагических и эвритопных олиго-мезотрофных видов сем. *Воsminidae – Bosmina longispina, В. coregoni, В. kessleri*. С другой стороны, возрастает обилие видов зарослевого зоопланктоценоза – главным образом за счет крупных *Sida crystallina, Eurycercus lamellatus, Latona setifera, Alona quadrangularis, Polyphemus pediculus,* видов рода *Acroperus.*

Среди веслоногих ракообразных в последние годы исследований (2008, 2012) в пробах стали встречаться некоторые бентические зарослевые виды, не отмеченные ранее – Eucyclops serrulatus и Paracyclops fimbriatus. В то же время из списка пелагического копеподного планктона начиная с 2000 года выпала Eurytemora lacustris. В остальном существенных изменений в группе зарегистрировано не было и веслоногие сохранили относительную стабильность видового состава на протяжении всего периода исследований.

По величине индекса трофности Мяэметса (табл. 6) Тарасмозеро постепенно переходит в разряд мезотрофных водоемов (0.5-1.0). Этому способствуют малые размеры водоема присутствие в планктоне коловраток семейства Synchaetidae и зарослевых форм Cladocera (главным образом представителей семейства *Chydoridae*), являющихся в массе своей индикаторами мезотрофии. В составе зоопланктона также встречаются виды, которые, по свидетельству ряда авторов, в условиях умеренных широт служат индикаторами повышенной трофности, - Polyarthra luminosa, Filinia longiseta, Trichocerca insignis, Daphnia longispina, Cyclops kolensis (Рылов, 1948; Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970; Pejler, 1965). Полученные нами данные хорошо согласуются с результатами продолжительных исследований на двух озерах южной Карелии - Сямозере и Пертозере. На Сямозере показатель Е за 20 лет (с 1955 по 1979 год) увеличился в 2.9 раза и составил 0.52, за эти годы трофический статус Сямозера изменился, и по уровню количественного развития зоопланктона озеро перешло из олиготрофного в мезотрофное состояние (Куликова, 2004). Пертозеро, в результате воздействия схожих эвтрофирующих факторов (сельскохозяйственные стоки с водосбора, воздушный перенос, строительство дачных кооперативов на побережье, усиление рекреационной нагрузки), также стало относиться к разряду мезотрофных водоемов и к 1989 году индекс трофности составил 0.86 (Тимакова, 1997). Результаты оценки качества воды по методу Пантле и Букка (Макрушин, 1974; Куликова, 1983), основанной на индикаторной значимости организмов и частоте их встречаемости, сопоставимы с данными по уровню трофности. После начала работы форелевого хозяйства значения индекса стали постепенно возрастать, отражая изменения в видовом составе и структуре зоопланктоценоза.

После начала работы форелевого хозяйства было отмечено некоторое увеличение численности коловраток, в 2000 году их доля составляла около 50 % от общего количества зоопланктона. Доминировали в основном некрупные коловратки сем. Synchaetidae и Brachionidae - S. pectinata, K. longispina, K. cochlearis. Однако в дальнейшем ожидаемого роста численности коловраток не произошло, к 2008 году их доля в общем количестве зоопланктона практически осталась на уровне 1989-1992 годов и составила всего 14.3 %. Это можно объяснить изменением трофической структуры группы коловраток. Начиная с 2004 года отмечается тенденция к увеличению количественных показателей хищного крупноразмерного вида A. priodonta (до 20 % численности и 70 % от общей биомассы коловраток). Удельный вес коловраток в общей биомассе зоопланктона также возрос и в 2008 году составил 9 %. Вместе с тем следует отметить, что в некоторых мезотрофных водоемах доля A. priodonta в общей биомассе коловраток значительно выше и достигает 88-95 %, а ее вклад в тотальную биомассу зоопланктона составляет от 25 до 40 % (Макарцева, 1988; Думнич, 2000).

В группе ветвистоусых ракообразных были отмечены следующие изменения. При общем сохранении доминирования кладоцер по биомассе за весь период исследования в результате перестройки внутренней структуры произошли изменения в комплексе ценозообразующих видов. Начиная с 1996–1997 годов в группу доминант входят в основном зарослевые виды – *S. crystallina, E. lamellatus, A. quadrangularis, Ch. sphaericus,* а их вклад в создание общей биомассы зоопланктона увеличился с 22 до 50 %. Подобное явление характерно для удобряемых малых водоемов (площадью до 300 га) Северо-Запада России, на которых развито интенсивное озерное рыбоводство (Моисеева, Алексеев, 1986). Это говорит о том, что в малых водоемах литоральный зоопланктон в большей мере

реагирует на увеличение притока биогенов, чем пелагический. Интенсивное развитие крупных зарослевых видов отразилось на показателе средней индивидуальной массы зоопланктеров, который за период исследования возрос и в 2012 году составил 0,068 мг/особь (табл. 6).

Таблица 6. Динамика	структурных показателей зооп	ланктона оз. Тарасмозера
---------------------	------------------------------	--------------------------

Год	1989	1992	1996	2000	2004	
W _{ср.} (мг/особь)	0.049	0.037	0.056	0.062	0.076	
B _{crus} /B _{rot}	46.6	19.9	10.4	6.6	14.5	
B _{cycl} /B _{cal}	2.82	2.11	3.24	4.74	6.65	
N_{clad}/N_{cop}	0.71	3.3	1.9	5.8	1.7	
Индекс трофности	0.44	0.43	0.42	0.50	0.58	
Индекс сапробности	0.95	1.10	1.15	1.12	1.26	
Индекс Шеннона, бит/экз.	1.68	1.70	1.70	1.71	1.73	

В группе веслоногих ракообразных снижается доля диаптомид и возрастает доля циклопид преимущественно за счет видов M. leuckarti и Th. oithonoides, величина индекса B_{cycl}/B_{cal} за период исследований увеличилась с 2.82 до 9.36. Анализ динамики других структурных показателей позволяет расценивать происходящие изменения в сообществе зоопланктона Тарасмозера как результат длительного воздействия сточных вод форелевого хозяйства. Также с начала 2000-х годов на территории частного водосбора Тарасмозера развивается дачное строительство, что может приводить к дополнительному поступлению в водоем биогенных веществ. Показатель B_{crus}/B_{rot} после ввода в действие форелевого хозяйства заметно снизился, что указывает на возрастание роли коловраток в образовании общей биомассы зоопланктона и функционировании сообщества в целом. Несмотря на это отмечается увеличение абсолютных показателей биомассы в среднем за вегетационный период до 1000 мг/м 3 и среднего веса зоопланктеров до 0.068 мг/особь к 2012 году. Показатель N_{clad}/N_{cop} по годам отличается незначительно (за исключением 2000 года) и отражает определенную стабильность численности основных групп зоопланктона на протяжении всего периода исследований.

Заключение

- 1. В Тарасмозере после ввода в эксплуатацию форелевого хозяйства (1992 год) отмечено незначительное обогащение видового состава зоопланктона за счет представителей Rotatoria и Cladocera. Было зафиксировано появление 5 видов зоопланктона, не встречавшихся ранее, большинство из которых являются индикаторами мезо- и эвтрофных условий по системе сапробности Пантле Букка.
- 2. Показано увеличение индекса трофности Мяэметса, отражающего изменения в соотношении как таксономических групп, так и индикаторных организмов. По величине данного показателя Тарасмозеро перешло в разряд мезотрофных водоемов.
- 3. По уровню количественного развития зоопланктона Тарасмозеро постепенно переходит от олиготрофного κ мезотрофному типу со среднелетней биомассой около κ г/м³.
- 4. За время исследований отмечены структурные перестройки сообщества зоопланктона, также свидетельствующие о повышении трофического статуса водоема. В Тарасмозере, которое характеризуется малой площадью, незначительными глубинами, высоким коэффициентом водообмена и развитой высшей водной растительностью, происходит интенсивное развитие зарослевого зоопланктоценоза (в основном крупные формы Cladocera и некоторые виды Rotifera), что отражается на увеличении средней индивидуальной массы зоопланктеров. Для уточнения причин отмеченных явлений целесообразно рекомендовать проведение альгологических и гидрохимических исследований на водоеме в течение вегетационного периода.

Библиография

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных тропических типов [Structural and functional organization of the zooplankton in lake ecosystems of different trophic level]. СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Думнич Н. В. Ракообразные (Crustacea) и коловратки (Rotatoria) крупных озер Вологодской области [Crustaceans (Crustacea) and rotifers (Rotatoria) of large lakes in the Vologda region]: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2000. 25 с.

Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон [Ecological bases of bioefficiency in lakes of different natural zones]. М.: Наука, 1984. 207 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водоемов бассейна реки Шуи (Карелия) [Zooplankton of water bodies in Shuya river basin (Karelia)]. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 124 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера [Zooplankton in water bodies of Lake Onega basin]. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 223 с.

Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria) [Rotifer in the fauna of the USSR (Rotatoria)]. Л.: Наука, 1970. 744 с.

Кучко Я. А. Влияние форелевого хозяйства на сообщество зоопланктона озерно-речной экосистемы [Effect of trout farm on zooplankton community lake and river ecosystems]: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2004. 26 с.

Лазарева Н. Б. Протозойный планктон и качество воды в Петрозаводском Онего [Protozoan plankton and water quality in Petrozavodsk Onega] // Петрозаводское Онего и его лимнологические особенности. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1994. С. 108–122.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР [Cladocerans fauna of the USSR]. М.: Наука, 1964. 327 с.

Макарцева Е. С. Изменения структуры и качественных показателей зоопланктона при повышении уровня трофии озер [Changes in the structure and quality of indicators in zooplankton in increasing trophic level of lakes] // Изменения структуры экосистем озер в условиях возрастающей антропогенной нагрузки. Л.: Наука, 1988. С. 221-241.

Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод [Biological analysis of water quality]. Л.: ЗИН АН СССР, 1974. 59 с.

Моисеева И. Г., Алексеев В. Р. Фауна ветвистоусых и веслоногих ракообразных литоральной зоны малых озер Северо- Запада СССР // Исследования пресноводных и морских беспозвоночных [Fauna of cladocerans and in littoral zone of small lakes in the North-West of the USSR]: Труды ЗИН АН СССР. 1986. Т. 152. С. 116–128.

Мяэметс А. Х. Качественный состав пелагического зоопланктона как показатель трофности озера [The qualitative composition of pelagic zooplankton as an indicator of trophic lake] // Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии: тезисы докладов 20-й науч. конф. Рига: Изд-во Тарту, 1979. Т. 1. С. 12–15.

Озера Карелии: Справочник [Lakes of Karelia. Catalog] / под ред. Н. Нсорероds . Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: КарНЦРАН, 2013. 464 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон [The key of zooplankton and zoobenthos in freshwater ponds of European Russia. Vol. 1. Zooplankton] / под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР [Zooplankton of water bodies in the European part of the USSR]. Л.: Наука, 1984. 207 с.

Решетников Ю. С. Изменение озерных экосистем [Changing lake ecosystems] // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 5-12.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем [Guide on hydrobiological

monitoring of freshwater ecosystems] / под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Наука, 1992. 318 с.

Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод [Cyclopoida of freshwater ponds]. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 3. Вып. 3. 319 с.

Салазкин А. А. Основные типы озер гумидной зоны и их биолого-продукционная характеристика [The main types of humid zone lakes and their biological and production characteristic]. М.: Изв. ГосНИОРХ, 1976. Т. 108. 194 с.

Тимакова М. В. Коловратки и ракообразные оз. Пертозеро (структура, динамика, продуктивность) [Rotifers and crustaceans of Lake Pertozero (structure, dynamics, productivity)]: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1997. 24 с.

Hakkari L. Zooplankton species as indicators of environment // Aqua Fennica. Helsinki. 1972. P. 46-54.

Pejler B. On long - term stability of zooplankton composition // Scr. Limnol. Uppsala. 1975. Bd. II. P. 107-117.

Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. Struttgart, 1977. H. 8. S. 71–78.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press, 1963. 117 p.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке программ ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий», Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и Минобрнауки РФ (НШ-1410.2014.4; Соглашение 8101), гранта РФФИ №12-04-00022а.

Dynamics of zooplankton community of Lake Tarasmozero in long-term anthropogenic pollution

KUCHKO Yaroslav

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, y-kuchko@mail.ru

KUCHKO Tamara

Petr SU, kuchko@drevlanka.ru

Keywords:

monitoring zooplankton community aquatic ecosystem species composition biomass abundance

Summary:

In the article the results of zooplankton studies in Lake Tarasmozero (Lizhma river basin) are presented. Wastes from the trout-breeding complex "Kedrozero" have been collected in this pond since 1992. The obtained data showed that from 1989 to 2012 a number of changes in zooplankton community take place and it is the evidence of the gradual increase in the trophic status of the reservoir. The average biomass of zooplankton increased from 500 to 1000 mg/m3. According to the trophic index (Myaemets, 1979), Tarasmozero is replaced into the category of mesotrophic water reservoirs (0.5 - 1.0). Saprobity index raised from 0.95 to 1.42. In the composition of the zooplankton there noted such species, as Polyarthra luminosa, Filinia longiseta, Trichocerca insignis, Daphnia longispina, Cyclops kolensis, which serve as indicators of increased trophic level in the conditions of moderate latitudes. After the trout farm started off, Bcrus/Brot indicator considerably decreased indicating to increasing role of rotifers in the formation of the total biomass of the zooplankton. Currently, the dominant species include D. longispina, Bosmina longirostris, Mesocyclops leuckarti, Asplanchna priodonta. In spite of the fact that the current changes are not catastrophic, it is reasonable to monitor regularly the initial links of the trophic chain of the reservoir ecosystem

References

Andronikova I. N. Structural and functional organization of the zooplankton in lake ecosystems of different trophic level. SPb.: Nauka, 1996. 189 p.

Dumnich N. V. Crustaceans (Crustacea) and rotifers (Rotatoria) of large lakes in the Vologda region: avtoref. disp. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2000. 25 p.

Kitaev S. P. Ecological bases of bioefficiency in lakes of different natural zones. M.: Nauka, 1984. 207 p.

Kulikova T. P. Zooplankton of water bodies in Shuya river basin (Karelia). Petrozavodsk: KarNC RAN, 2004. 124 p.

Kulikova T. P. Zooplankton in water bodies of Lake Onega basin. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2007. 223 p.

Kutikova L. A. Rotifer in the fauna of the USSR (Rotatoria). L.: Nauka, 1970. 744 p.

Kuchko Ya. A. Effect of trout farm on zooplankton community lake and river ecosystems: avtoref. disp. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 2004. 26 p.

Lazareva N. B. Protozoan plankton and water quality in Petrozavodsk Onega, Petrozavodskoe Onego i ego limnologicheskie osobennosti. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 1994. P. 108–122.

Kuchko Y., Kuchko T. Dynamics of zooplankton community of Lake Tarasmozero in long-term anthropogenic pollution // Principy èkologii. 2014. Vol. 3. № 3. P. 28–39.

Manuylova E. F. Cladocerans fauna of the USSR. M.: Nauka, 1964. 327 p.

Makarceva E. S. Changes in the structure and quality of indicators in zooplankton in increasing trophic level of lakes, Izmeneniya struktury ekosistem ozer v usloviyah vozrastayuschey antropogennoy nagruzki. L.: Nauka, 1988. P. 221-241.

Makrushin A. V. Biological analysis of water quality. L.: ZIN AN SSSR, 1974. 59 p.

Moiseeva I. G. Alekseev V. R. Fauna of cladocerans and in littoral zone of small lakes in the North-West of the USSR: Trudy ZIN AN SSSR. 1986. T. 152. P. 116–128.

Myaemets A. H. The qualitative composition of pelagic zooplankton as an indicator of trophic lake, Izuchenie i osvoenie vodoemov Pribaltiki i Belorussii: tezisy dokladov 20-y nauch. konf. Riga: Izd-vo Tartu, 1979. T. 1. P. 12-15.

Lakes of Karelia. Catalog, pod red. N. Ncopepods . Filatova, V. I. Kuhareva. Petrozavodsk: KarNCRAN, 2013. 464 n

The key of zooplankton and zoobenthos in freshwater ponds of European Russia. Vol. 1. Zooplankton, pod red. V. R. Alekseeva, P. Ya. Calolihina. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 495 p.

Pidgayko M. L. Zooplankton of water bodies in the European part of the USSR. L.: Nauka, 1984. 207 p.

Reshetnikov Yu. S. Changing lake ecosystems, Izmenenie struktury rybnogo naseleniya evtrofiruemogo vodoema. M.: Nauka, 1982. P. 5–12.

Guide on hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems, pod red. V. A. Abakumova. SPb.: Nauka, 1992. 318 p.

Rylov V.M. Cyclopoida of freshwater ponds. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1948. T. 3. Vyp. 3. 319 p.

Salazkin A. A. The main types of humid zone lakes and their biological and production characteristic. M.: Izv. GosNIORH, 1976. T. 108. 194 p.

Timakova M. V. Rotifers and crustaceans of Lake Pertozero (structure, dynamics, productivity): avtoref. disp. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 1997. 24 p.

Hakkari L. Zooplankton species as indicators of environment, Aqua Fennica. Helsinki. 1972. P. 46-54.

Pejler B. On long - term stability of zooplankton composition, Scr. Limnol. Uppsala. 1975. Bd. II. P. 107-117.

Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers, Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. Struttgart, 1977. H. 8. S. 71–78.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press, 1963. 117 p.



http://ecopri.ru

http://petrsu.ru

УДК 574.52 (285)

Особенности сезонных явлений в зоопланктоне Петрозаводской губы Онежского озера

СЯРКИ Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, msyarki@yandex.ru

ФОМИНА Юлия Юрьевна Карельское отделение ФБГНУ «ГосНИОРХ», rambler7780@rambler.ru

Ключевые слова:

Онежское озеро зоопланктон структура сезонная динамика сезоны летний период дискриминантный анализ

Аннотация:

Фенологические фазы или сезоны были выделены для зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера с помощью метода дискриминантного анализа. На основе данных по численности и биомассе основных таксономических групп зоопланктона с 1988 по 2010 г. были выделены 4 сезонных состояния сообщества, определены их сроки и продолжительность. В среднем летний период для зоопланктона в Петрозаводской губе продолжается 66 суток, что на 24 суток дольше, чем в центральном районе озера. Рассматривается связь фенологии с гидродинамическим и термическим режимом.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: И. А. Стогов Рецензент: Н. М. Калинкина

Получена: 30 ноября 2014 года Опубликована: 23 декабря 2014 года

Введение

Исследование состояния планктона Онежского озера невозможно без выделения сезонных периодов и их особенностей. В последние десятилетия актуальным становится изучение фенологии как науки «о сезонных явлениях природы, сроках их наступления и причинах, определяющих эти сроки» (Биологический энциклопедический словарь, 1986) и для водных экосистем. Существует две основных проблемы в изучении фенологии планктона крупного озера: невозможность непосредственного наблюдения сезонных явлений в озере и недостаток регулярных рядов данных. До настоящего времени фенология планктона Онежского озера носила описательный характер, сроки событий определялись экспертами с точностью до декады, а сезонные периоды считались по календарным месяцам (Смирнова, 1972; Куликова и др., 1997; Вислянская, 1999).

Решение вопросов о сроках основных явлений в планктоне важно как с научной точки зрения, так и с практической. Основная часть продукционно-деструкционных процессов в планктоне происходит в весенний и летний периоды (Онежское озеро. Атлас, 2010). Кроме того, сроки и продолжительность сезонов чутко реагируют на колебания климатических факторов, из-за этого реакции водных сообществ озер на климатические изменения в последние десятилетия активно изучаются во всем мире (Winder, Schindler, 2004; Adrian et al., 2006).

Практическое применение результатов фенологических исследований планктона востребовано в системе биомониторинга экосистемы Онежского озера. Повышение требований к точности оценок требует разработки критериев ненарушенности сезонных циклов и определения сроков летнего периода (Рекомендации..., 2012).

Ранее было показано, что динамика показателей основных групп не синхронна, т. е. сезонные максимумы и минимумы показателей зоопланктона и его групп наблюдаются в различное время. Из-за этого структурные показатели зоопланктона или соотношения его элементов обладают внутригодовой изменчивостью и тесно связаны с сезонными состояниями в планктоне (Сярки, 2008, 2010). В связи с этим было предложено использовать их для поиска формальных критериев сезонных состояний в зоопланктоне Петрозаводской губы с помощью метода дискриминантного анализа (Сярки, 2013).

Материалы

Онежское озеро – одно из великих озер Европы, в настоящее время планктонная система большей его части сохранила свой естественный олиготрофный статус (Ladoga and Onego..., 2010). Трансформации подвергается планктон крупных заливов, испытывающих интенсивное антропогенное воздействие (Куликова, Сярки, 2004; Тимакова и др., 2011).

Основой для работы являются результаты комплексных съемок, в том числе и Петрозаводской губы Онежского озера, выполненных с 1988 по 2010 г. (Сярки, Куликова, 2012). В работе использованы данные 3 пелагических станций, расположенных по продольному разрезу Петрозаводской губы, с глубиной 23–28 м (средняя глубина 25 м). Сезонные наблюдения представлены ежемесячными съемками с июня по октябрь 1989, 1991 и 1993 гг. В остальные годы проводились одноразовые съемки в различные сроки вегетационного периода. Сетные пробы зоопланктона отбирались и обрабатывались общепринятыми методами (Методические рекомендации..., 1984).

Методы

Для анализа динамики структуры нами использовался подход, ранее примененный для анализа зоопланктона центральной части озера (Сярки, 2013). Данные были организованы в матрицу, состоящую из 9 переменных, представляющих численность (N) и биомассу (B) основных 4 групп зоопланктона (Calanoida, Cyclopoida, Cladocera, Roratoria), и группирующей переменной, содержащей 60 рядов. Группирующая переменная отражала сезонный период: весенний, раннелетний, позднелетний и осенний. Для начала работы группирующая переменная соответствовала месяцу отбора данных, а затем в процессе анализа изменялась в соответствии с вероятностными рекомендациями для достижения максимальной степени дискриминации.

Границы сезонного периода считались по суткам с начала года самых ранних и поздних данных в сезонной группе. Если точка отстояла от остальной группы более чем на 10 суток, то она считалась отскакивающей и для определения среднемноголетних сроков не использовалась.

Результаты

Результаты анализа показали, что существует достоверное разделение состояний по структуре зоопланктона между 4 сезонами. Степень дискриминации достигает 95 % (табл. 1), причем летние точки были дискриминированы на 100 %. Только 3 точки из 60 были определены ошибочно, причем пересекались данные за весенний и осенний периоды, когда преобладает группа веслоногих рачков и структура зоопланктона сходна.

Таблица 1. Классификационная матрица

	Процент	Весна	Раннее лето	Позднее лето	Осень
	правильной				
	классификации				
Весна	89.47	17	0	0	2
Раннее лето	100.00	0	13	0	0
Позднее лето	100.00	0	0	14	0
Осень	92.85	1	0	0	13
Всего	95.00	18	13	14	15

Примечание. Ряды - наблюдаемые величины, столбцы - прогнозируемая классификация

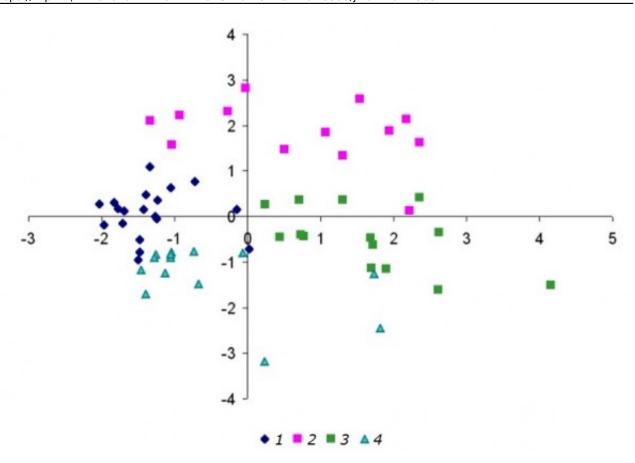


Рис. 1. Распределение данных в первых двух компонентных осях: 1 – весенний, 2 – раннелетний, 3 – позднелетний, 4 – осенний

Fig. 1. Points distribution in the principal components axes: 1 – spring, 2 – early-summer, 3 – late-summer, 4 – autumn

Таблица 2. Коэффициенты классификационных функций для 4 сезонов

	Весна р = 0.31667	Раннее лето р =	Позднее лето р =	Осень р = 0.23333
		0.21667	0.23333	
Ncalanoida	-0.0006	-0.0002	-0.0002	0.00007
Ncyclopoida	-0.00006	-0.0002	-0.0001	0.00005
Ncladocera	-0.00003	0.0000	0.0001	0.00000
Nrotatoria	0.00004	0.0002	0.0000	0.0000
Bcalanoida	0.00052	0.0013	0.0012	0,00037
Bcyclopoida	0.01055	0.0331	0.0183	-0.00699
Bcladocera	0.00095	0.0019	0.0018	-0.00010
Brotatoria	0.00007	0.0001	-0.0003	-0.00022
Константа	-2.69892	-21.7650	-11.9886	-3.91412

Обсуждение

Выделение сезонных состояний производилось по величинам, не содержащим никакой информации о времени отбора, и тем интереснее, что результаты существенно дополняли наши представления о сезонной динамике зоопланктона. Фазы, выделенные по структуре зоопланктона, оказались хорошо согласованы с динамикой количественных показателей и соответствовали экспертным характеристикам сезонов (рис. 2). Высокая степень дискриминации сезонов показывает, что сезонные состояния зоопланктона реально существуют и можно определить их границы. В некоторых случаях сильно различающиеся по количественным показателям данные имеют сходную структуру, и наоборот, при одинаковой численности в один и тот же период сообщество могло иметь различное сезонное состояние. Межгодовая изменчивость проявляется также в существовании переходных периодов, в которых наблюдаются различные сезонные состояния. Например, для зоопланктона Петрозаводской губы в июле отмечаются и весенние, и ранне- и позднелетние состояния.

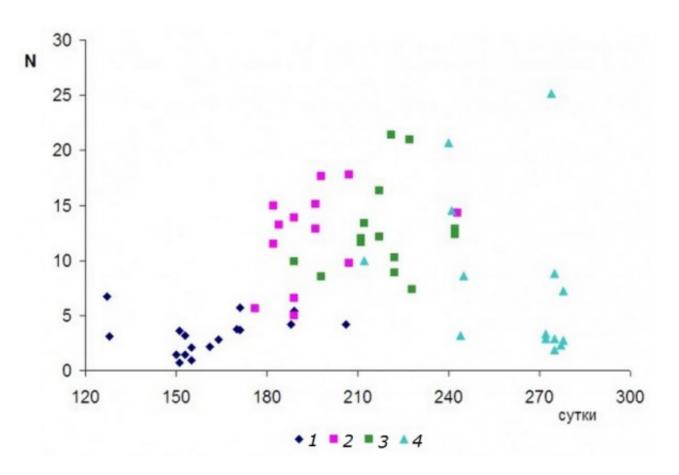


Рис. 2. Сезонное изменение численности зоопланктона (N, тыс. экз./куб. м) Петрозаводской губы Онежского озера по данным 1988–2010 гг.: 1 – весна, 2 – раннее лето, 3 – позднее лето, 4 – осень Fig. 2. Seasonal change of zooplankton density (th. ind.·m 3) in Petrozavodskaya Bay of Lake Onega from 1988 to 2010: 1 – spring, 2 – early-summer, 3 – late-summer, 4 – autumn

Интересно было сравнить длительность сезонных фаз в Петрозаводской губе и в центральной части озера, где сезоны были выделены аналогичным методом ранее (Сярки, 2013) (рис. 3).

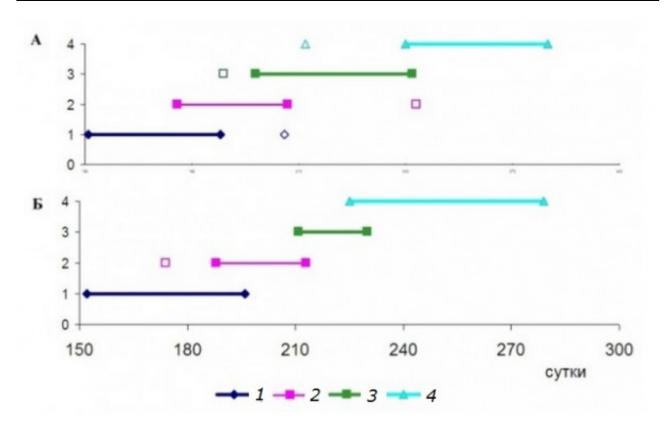


Рис. 3. Длительность сезонных периодов для зоопланктона в Петрозаводской губе (A) и в центральной части озера (Б): 1 – весенний, 2 – раннелетний, 3 – позднелетний, 4 – осенний Fig. 3. The duration of seasonal phases of zooplankton in Petrozavodskya Bay (A) and the central part of the lake (Б): 1 – spring, 2 – early-summer, 3 – late-summer, 4 – autumn

Длительность и сроки наступления сезонных фаз связаны с прогревом вод. Так, в среднем термобар проходит по Петрозаводской губе во второй декаде мая, а в центральную часть озера приходит в третье декаде июня. «Биологическое лето», или прогрев поверхностного слоя воды свыше $10\,^{\circ}$ С, в заливе начинается в первой декаде июня, а в центре озера только в начале июля.

Естественно, что длительность обеих фаз летнего периода в центральной части озера короче, чем в Петрозаводской губе, соответственно 42 и 66 суток. Раннелетний период, связанный с преобладанием коловраток, в заливе начинается на 12 суток раньше, чем в центральной части озера, а позднелетний – на 8 суток. Длительность позднелетнего периода, характеризующегося присутствием летних видов зоопланктона и преобладанием кладоцер, в губе почти в два раза, или на 25 суток, больше, чем в центре озера (44 против 19 соответственно).

Также характерным для зоопланктона залива является более длительные, чем в центре озера, переходные периоды, во время которых отмечаются различные сезонные состояния зоопланктона, обусловленные межгодовой изменчивостью. Длина переходных периодов, особенно весенне-летнего, связана с величиной межгодовой изменчивости факторов среды, таких как скорость прогрева и температура воды. Так, в июле в зоопланктоне Петрозаводской губы в разные годы наблюдаются три сезонных состояния (весеннее, ранне- и позднелетнее). Это может быть объяснено активной гидродинамикой вод залива, которая вызывает перемешивание водных слоев и приводит к резким колебаниям температуры воды, что сказывается на состоянии пелагического планктона в период съемки.

Сезонная динамика планктона синхронизирована с естественной цикличностью факторов среды (температурный режим, освещенность и т. д.), поэтому изменения климатических факторов (длины безледного и вегетационного периодов, «биологического лета» и т. п.) обязательно скажутся на годовом цикле планктона и его периодичности. Исследование сроков и длины сезонных периодов актуально для развития системы биомониторинга Онежского озера, требующей применения формальных критериев в оценках и большой четкости в методиках и датах отбора материала.

Заключение

С помощью статистического метода дискриминантного анализа было подтверждено выделение 4 сезонных фаз, различающихся по структуре зоопланктона. Были получены коэффициенты для формул дискриминации, которые позволяют определять сезонные состояния зоопланктона по показателям численности и биомассе его таксономических групп.

Среднемноголетняя длина летнего периода для зоопланктона Петрозаводской губы Онежского озера составляет 66 суток, с третьей декады июня по начало сентября. Фенология зоопланктона и ее межгодовая изменчивость зависят от гидрологического и термического режимов района его обитания.

Библиография

Биологический энциклопедический словарь [Bioilogichesky enciklopedichesky slovar] / под ред. М. С. Гилярова. М.: Советская энциклопедия, 1986. 831 с.

Вислянская И. Г. Структура и динамика биомассы фитопланктона [Structure and dynamics of phytoplankton] // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1999. С. 146–158.

Куликова Т. П., Кустовлянкина Н. Б., Сярки М. Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера [Zooplankton as a component of Lake Onego ecosystem]. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 112 с.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Влияние антропогенного евтрофирования на распределение зоопланктона в Кондопожской губе Онежского озера [Effect of anthropogenic eutrophication on zooplankton distribution in Kondopoga Bay of Lake Onega] // Водные ресурсы. 2004. Т. 31. \mathbb{N} 1. С. 91-97.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция [Sampling and processing guidelines in hydrobiological studies in freshwater bodies. Zooplankton and its production]. Л., 1984. 33 с.

Онежское озеро. Атлас [Lake Onego . Atlas]. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 151 с.

Рекомендации. Оценка состояния пресноводных экосистем по комплексу химико-биологических показателей [Assessment of freshwater ecosystems state by chemical and biological parameters]. Ростов H/J: Росгидромет: ФГБУ ГХИ, 2012. 22 с.

Смирнова Т. С. Планктонные коловратки и ракообразные [Plankton Rotarian and Crustacean] // Зоопланктон Онежского озера. Л.: Наука, 1972. С. 126-240.

Сярки М. Т. Оценка рыбопродуктивности по состоянию кормовой базы. Зоопланктон [Evaluation of fish production by food resources. Zooplankton] // Биологические ресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 54-67.

Сярки М. Т. Зоопланктон [Zooplankton] // Онежское озеро. Атлас / под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 117-119.

Сярки М. Т. Как долго длится лето для зоопланктона Онежского озера? [How long does the summer last for zooplankton in the Lake Onego ?] // Принципы экологии. 2013. \mathbb{N}_2 4. С. 70-75. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2781

Сярки М. Т., Куликова Т. П. «Зоопланктон Онежского озера». База данных [Database "Zooplankton of the Lake Onego "]. Рег. номер 2012621150 (9/11/2012). Правообладатель Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU)

Тимакова Т. М., Сабылина А. В., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Современное состояние экосистемы Онежского озера и тенденции ее изменения за последние

десятилетия [Modern state of the Lake Onega ecosystem and the trends of its change over the past decades] // Водные проблемы севера и пути их решения. Тр. Карельского научного центра РАН. 2011. № 4. С. 42-49.

Adrian R., Wilhelm S. and Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // Global Change Biology. 2006. Vol. 12. P. 652-661.

Ladoga and Onego Great European Lakes. Observations and Modelling / eds. L. Rukhovets and N. Filatov. Springer-Praxis, 2010. 302 p.

Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes // Global Change Biology. 2004. Vol. 10. Issue 11. P. 1844–1856.

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-17-00766).

Seasonal features of zooplankton in Petrozavodskaya Bay of Lake Onega

SYARKY	Northern water problems Institute KRC RAN,
Maria	msyarki@yandex.ru
FOMINA Julia	Karelian branch "GOSNIORH", rambler7780@rambler.ru

Keywords:

Lake Onega zooplankton structure annual cycling seasons summer period discriminatory analysis

Summary:

Phenological phases or seasons of the zooplankton were determined by the method of discriminatory analysis in Petrozavodsk bay of Lake Onega. On the basis of the data on the zooplankton abundance and the biomass of the main taxonomic groups, received from 1988 to 2010, four seasonal conditions of the community, their timing and duration were determined. On an average, summer period for zooplankton in Petrozavodskaya bay lasts 66 days, it is 24 days longer than in the central area of the lake. The relationship between zooplankton phenology and hydrodynamic and thermal conditions are considered

References

Bioilogichesky enciklopedichesky slovar, pod red. M. P. Gilyarova. M.: Sovetskaya enciklopediya, 1986. 831 p.

Vislyanskaya I. G. Structure and dynamics of phytoplankton, Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy. Petrozavodsk: Karel'skiy NC RAN, 1999. P. 146-158.

Kulikova T. P. Kustovlyankina H. B. Syarki M. T. Zooplankton as a component of Lake Onego ecosystem. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1997. 112 p.

Kulikova T. P. Syarki M. T. Effect of anthropogenic eutrophication on zooplankton distribution in Kondopoga Bay of Lake Onega, *Vodnye resursy*. 2004. T. 31. No. 1. P. 91–97.

Sampling and processing guidelines in hydrobiological studies in freshwater bodies. Zooplankton and its production. L., 1984. 33 p.

Lake Onego . Atlas. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2010. 151 p.

Assessment of freshwater ecosystems state by chemical and biological parameters. Rostov n/D: Rosgidromet: FGBU GHI, 2012. 22 p.

Smirnova T. S. Plankton Rotarian and Crustacean, Zooplankton Onezhskogo ozera. L.: Nauka, 1972. P. 126-240.

Syarki M. T. Evaluation of fish production by food resources. Zooplankton, *Biologicheskie resursy Onezhskogo ozera*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2008. P. 54–67.

Syarki M. T. Zooplankton, Onezhskoe ozero. Atlas, pod red. N. N. Filatova. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2010. P. 117–119.

Syarki M. T. How long does the summer last for zooplankton in the Lake Onego?, *Principy ekologii*. 2013. No. 4. P. 70–75. DOI: 10.15393/j1.art.2013.2781

Syarki M. T. Kulikova T. P. Database "Zooplankton of the Lake Onego". Reg. nomer 2012621150 (9/11/2012). Pravoobladatel' Federal'noe gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie nauki Institut vodnyh problem Severa

Syarky M., Fomina J. Seasonal features of zooplankton in Petrozavodskaya Bay of Lake Onega // Principy èkologii. 2014. Vol. 3. № 3. P. 40–48.

Karel'skogo nauchnogo centra RAN (IVPS KarNC RAN) (RU)

Timakova T. M. Sabylina A. V. Polyakova T. N. Syarki M. T. Tekanova E. V. Chekryzheva T. A. Modern state of the Lake Onega ecosystem and the trends of its change over the past decades, *Vodnye problemy severa i puti ih resheniya*. *Tr. Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2011. No. 4. P. 42-49.

Adrian R., Wilhelm S. and Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming, *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12. P. 652–661.

Ladoga and Onego Great European Lakes. Observations and Modelling, eds. L. Rukhovets and N. Filatov. Springer-Praxis, 2010. 302 p.

Winder M., Schindler D. E. Climatic effects on the phenology of lake processes, *Global Change Biology*. 2004. Vol. 10. Issue 11. P. 1844–1856.

http://ecopri.ru

http://petrsu.ru

УДК 598.2:591.556.235:591.543.4(470.22)

Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии

ХОХЛОВА Татьяна Юрьевна

Институт биологии КарНЦ PAH, t.hokhlova@mail.ru

Ключевые слова:

конкуренция экологическая ниша вторичные дуплогнездники репродукция

Аннотация:

Проанализированы результаты гнездования искусственных гнездовьях (п = 167-196) в Карелии в смежные годы с резким перепадом весенних температур: 1975 г. – экстремально ранняя и теплая, 1976 г. – поздняя и холодная, 1977 г. - со средними показателями. Проведена оценка изменений плодовитости, успешности размножения и численности большой синицы Parus major L. (77 гнезд), мухоловки-пеструшки Ficedula hypoleuca L. (171), горихвостки Phoenicurus phoenicurus (L.) (10) и вертишейки Jynx torquilla L. (6). Показано, нестабильных условиях севера конкуренция вносить весомый вклад в динамику популяционных характеристик птиц и выступать как один из значимых элементов механизма регуляции их численности. Сближение сроков начала размножения оседлых и мигрирующих видов в год с поздней весной привело к ее усилению, что вызвало рост числа гнезд, погибших из-за беспокойства или разорения конкурентами, и увеличение доли возобновленных кладок, меньших по величине и поздних по срокам. Это способствовало падению продуктивности размножения популяций, необходимых репродуктивных усилий у значительной части особей, увеличению доли поздних выводков, меняющих оперение в поздние сроки. После года с ранней весной численность всех дуплогнездников выросла, с поздней весной - сократилась. Наиболее глубокое падение (в 3 раза) продемонстрировала большая синица - вид с бицикличным размножением. Из-за высокого процента поздних вторых и повторных гнезд линька большого количества особей в 1976 г. проходила в поздние сроки и в крайне неблагоприятных условиях, что увеличило их смертность.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 25 декабря 2014 года

Введение

Внутривидовая и межвидовая конкуренция, ее роль в регуляции численности и эволюции разных видов принадлежит к числу тем, обсуждаемых со времен Чарльза Дарвина. В XX столетии в научный оборот вошло понятие «экологическая ниша», которое легло в основу концепции, связавшей представления о конкурентных отношениях и распространении видов в природе, процессах

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49-65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

естественного отбора и видообразования, в разработку которой внесли вклад многие исследователи. К настоящему времени она вошла в круг теорий, центральных в изучении экосистем и эволюции видов, и часто рассматривается как фундаментальная для экологии в целом (Пианка, 1981; Хлебосолов, 1999; 2002; Розенберг, Рянский, 2005 и др.).

Базовым постулатом теории экологической ниши является принцип конкурентного исключения Гаузе (Gause, 1934, цит. по: Одум, 1986), согласно которому ниши совместно обитающих видов могут перекрываться лишь частично. Отношения между такими видами находятся в динамическом равновесии, которое при стабильных условиях относительно устойчиво, но при изменении ситуации нарушается и может сдвигаться в пользу одного из них. В природе одновременно действует большое количество факторов, что затрудняет оценку влияния каждого из них на популяционные процессы и динамику численности отдельных видов. Поэтому, несмотря на достаточно глубокую теоретическую проработку проблемы, пока «не удается решить вопрос о роли конкуренции в расхождении организмов по экологическим нишам и формировании сообществ» (Хлебосолов, 2002, стр. 1019).

К основным объектам конкуренции у птиц, наряду с кормовыми ресурсами, относятся места для размещения гнезд (Newton, 1998). В небольшую группу видов, позволяющих напрямую наблюдать конкурентную борьбу за места для гнездования, входят виды, использующие готовые дупла, - вторичные дуплогнездники, репродукцию которых можно контролировать, привлекая их в искусственные гнездовья. Увеличение их численности при развеске дуплянок рассматривают как прямое доказательство того, что ее ограничителем является нехватка естественных дупел (Haartman, 1971; Newton, 1994).

Борьба за места для размещения гнезд между вторичными дуплогнездниками происходит в разных формах, вплоть до убийства конкурентов, что отражается на успешности размножения, гнездовой плотности населения (Haartman, 1971) и даже возможностях гибридизации конкурирующих видов (Vallin et al., 2012). При этом нередко птицы, демонстрирующие крайне конфликтное поведение в одних случаях, не обнаруживают явных признаков агрессивности в других ситуациях и регионах (Creutz 1955. цит. по Slagsvold, 1975; Haartman, 1957, 1971; Tompa, 1967; Slagsvold, 1975, 1978; Minot, Perrins, 1986; Merilä, Wiggins, 1995; Krist, 2004; Смирнов, 2012 и др.). Степень напряженности межвидовых отношений и ее влияния на популяционные характеристики связывают с особенностями местообитаний, различиями в обилии дупел, численности птиц, времени откладки яиц (Slagsvold, 1975; Ahola et al., 2007 и др.). При изучении этих зависимостей, как правило, используют данные, полученные в разных регионах или на территориях с непохожими экологическими условиями. Однако результаты таких сравнений редко бывают однозначными из-за невозможности учесть влияние большого количества факторов, трудно или вовсе не поддающихся оценке. Еще более ограничены возможности оценки их комплексного влияния на межвидовые отношения птиц и анализа всех аспектов работы конкурентных механизмов в естественной среде. По этим причинам многие моменты, связанные с межвидовой конкуренцией у птиц, нуждаются в уточнении и проверке в разных условиях.

Для климата Карелии характерна широкая амплитуда межгодовых колебаний сезонных температур, благодаря чему фенологическая обстановка весеннего периода может существенно отличаться даже в смежные годы. Эти колебания по-разному отражаются на сроках прилета и размножения отдельных видов птиц, что приводит к ежегодным изменениям структуры их межвидовых отношений. Сравнительный анализ данных, полученных в Карелии в 1975 г. с беспрецедентно ранней весной и в 1976 г. с поздней весной, позволил отследить изменения напряженности конкурентных отношений дуплогнездников при резких межгодовых перепадах температур предбрачного периода и оценить последствия этих колебаний для воспроизводства их северных популяций.

Материалы

Проанализированы данные, собранные в Кижских шхерах Онежского озера (62° с. ш.) в 1975-1977 гг. с разным характером погодных условий предгнездового периода (табл. 1). Весна 1975 г. была необычайно ранней и устойчиво теплой: с середины марта среднедекадные температуры не опускались ниже 0° (Скороходова, 2008); снег в лесах и лед на Онежском озере сошли к середине апреля. Весна 1976 г. выдалась поздней и холодной, лето – дождливым, а осень и зима – ранними. Температуры 1977 г. были близки к средним многолетним для региона.

Таблица 1. Характеристика весенних условий 1975–1977 гг. (метеостанция на острове Маячный, Онежское озеро)

Table 1. Characteristics of spring conditions 1975-1977 (weather station on the island Mayachny, Lake

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49-65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

Onega)

_								
-	Год	Переход min	Переход min t	Начало	Средние mir	ıt °C в данн	ые декады	Даты после
		t° С через 0°	°С через +3°	навигации		мая		(1
					I	II	III	
-	1975	20.04	8.05	18.04	2.7	4.8	3.3	26-30.
_	1976	4.05	18.05	23.05	-1.5	2.5	2.1	
-	1977	30.04	14.05	?.05	0.1	3.4	2.4	

В конце марта – начале апреля 1975 г. в полуоткрытых стациях, лиственных и смешанных лесах о-ва Клименецкий (147 км²) на четырех маршрутах общей протяженностью 10 км через каждые 50-70 м были развешены искусственные гнездовья – дощатые синичники с диаметром летка 38-40 мм. Такие размеры летка не позволяли проникнуть в них дятлам или мелким хищникам, поэтому основные потери из-за разорения гнезд были связаны с деятельностью птиц- конкурентов. Ежегодно от 33 до 60 % гнездовий занимали птицы четырех видов (табл. 2).

Таблица 2. Заселенность искусственных гнездовий на о-ве Клименецком в 1975–1977 гг. Table 2. The number of bird boxes used by secondary hole-nesting birds on the island Klimenetsky in

					1975-19	77
Показатели	1975 г.		1976 г.		1977 г.	
	N	%	n	%	N	%
Всего синичников,	196	100	188	100	167	100
из них занято	86	43.9	112	59.6	55	32.9
Всего гнезд с кладкой*, в т. ч.	88	100	121	100	55	100
P. major	32	36.4	37	30.6	8	14.6
F. hypoleuca	54	61.3	72	59.5	45	81.8
Ph. phoenicurus	2	2.3	7	5.8	1	1.8
J. torquilla		_	5	4.1	1	1.8

^{* -} в некоторых синичниках птицы гнездились дважды за сезон.

Методы

Все искусственные гнездовья осматривали один раз в 5–7 дней с середины апреля до конца июля в 1975 г. и до середины июля в 1976 г., а также один раз в 10–14 дней в течение июня – июля 1977 г.

Птиц отлавливали и кольцевали на гнездах, в основном, перед вылетом птенцов. Вторыми кладками больших синиц, которых не удалось пометить при первом гнездовании, считали кладки, появившиеся в соответствующие сроки в ближайших дуплянках. Ошибка маловероятна из-за значительных расстояний между участками соседних пар.

Численность птиц в естественных биотопах, приведенная в видовых очерках, указана по данным учетов на тех же маршрутах в 1974 г. до развески синичников и в 1995–2013 гг. после их полного разрушения.

При обработке данных использованы обычные методы вариационной статистики (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 2003).

Результаты

В шхерах искусственные гнездовья заселяли четыре вида птиц (табл. 2), принадлежащих к разным систематическим группам. Большая синица Parus major L., мухоловка-пеструшка Ficedula hypoleuca L. и садовая горихвостка Phoenicurus phoenicurus (L.) относятся к разным семействам отряда Воробьинообразных Passeriformes, вертишейка Jynx torquilla L.- мелкий представитель отряда дятлообразных Piciformes. Эти виды, занимающие каждый свою специфическую экологическую нишу и отличающиеся друг от друга по большинству параметров (численности, характеру и срокам пребывания в регионе, особенностям питания и биологии и пр.), используют для гнездования один общий ресурс - готовые дупла, которые не могут выдалбливать самостоятельно.

Большая синица *Parus major* **L.** – вид, гнездящийся и зимующий в регионе. Встречается на всех островах Кижских шхер, покрытых лесом. Минимальная величина острова, где в естественном дупле низкой березы на высоте 1 м найдено гнездо, – 30 м х 80 м. Избегает участков с преобладанием хвойных пород. В предпочитаемых стациях (приопушечная полоса лиственных лесов и куртины деревьев среди лугов) численность составляет 1–3 пары/км², на участках с развешенными синичниками – до 25 пар/км². Осуществляет в Карелии два цикла размножения.

Птицы, зимующие у жилья человека, появляются в лесах островов в конце марта и первое время кочуют со стайками пухляков. Распределение по участкам заканчивается к середине апреля. В 1975 и 1976 гг. в дуплянках гнездилось по 16 пар. В 1975 г. массовая постройка гнезд проходила в 20-х числах апреля, первые яйца отложены 30.04-4.05, выводки покинули гнезда 12-18.06. Еще до их вылета родители начинали носить мох в соседние дуплянки и за день (2 случая), в день вылета или на следующий после него приступали ко вторым кладкам. Поздней весной 1976 г. размножение началось на 2 недели позже: постройка гнезд – с 5.05, откладка яиц – с 10.05, кладки второго цикла начаты только через 5-8 дней после вылета первых выводков (табл. 3).

Несмотря на сдвиг сроков, плодовитость синиц в 1976 г. осталась на прежнем уровне. Кладки по величине не уступали прошлогодним, и все пары с успешным первым циклом размножения начали второй, в четырех случаях – обновив гнезда в тех же синичниках. Еще в двух домиках синицы построили гнезда поверх 2 яиц вертишейки и кладки мухоловки-пеструшки. Вместе с тем успешность гнездования снизилась. Из-за неблагоприятных условий увеличился частичный отход яиц (неоплодотворенные и с погибшими эмбрионами) и слабых птенцов, что достоверно ($T=2.86,\ p>0.99,\ df=23$) сократило величину даже майских выводков (проследить до конца историю всех поздних гнезд, к сожалению, не удалось). Еще более заметный ущерб нанесли конкуренты. Вертишейки вытащили несколько недостроенных гнезд синиц и начатую кладку, отложив в дуплянки свои яйца. Возросло число полностью разоренных и возобновленных кладок. Это способствовало падению численности птиц, сократившейся в 1977 г. до 5 пар. Также уменьшилась средняя величина кладок ($T=3.48,\ p>0.999,\ df=27$) и выводков (табл. 3).

Таблица 3. Показатели репродукции больших синиц *Р. major* на о-ве Б. Клименецком в 1975–1977

 Table 3. Indicators of reproduction of Great Tit P. major on the island B. Klimenetsky, 1975–1977

 Показатели
 1975
 197

 ай Дата начала кладок
 M (n) Lim
 4.05 (18) 30.04-20.05
 14.0

Период	Показатели		1975	1976
Апрель -май	Дата начала кладок	M (n) Lim	4.05 (18) 30.04-20.05	14.05 (17)1(
	Число кладок (в т. ч. повторных)	начатыуспешных	18 (2) 15	17 (1)
	Величина полной кладки	M ± m Lim (n)	12.56 ± 0.2 <u>B</u> 1-14 (16)	12.71 ± 0.3
	Величина выводка	M ± m Lim (n)	11.93 ± 0.3 5 -13 (14)	9.55 ± 0.78
Июнь -июль	Дата начала кладок	M (n) Lim	14.06 (13)12.06-20.06	1.07 (18) 3
	Число кладок (в т. ч. повторных)	начатыуспешных	14 13	20 (6)
	Величина полной кладки	M ± m Lim (n)	11.07 ± 0.4 9 -14 (13)	10.00 ± 0.5
	Величина выводка	M ± m Lim (n)	10 ± 0.53 7-12 (9)	?
Всего	Величина полной кладки	M ± m	11.90 ± 0.60	11.65 ± 0.4
	Величина выводка	$M \pm m$	11.17 ± 0.57	?

Мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca* **L.** - перелетный вид с моноцикличным размножением. Гнездится в шхерах в лесах разных типов, избегая только сомкнутых ельников. Самая массовая из птиц, заселяющих искусственные гнездовья, при развеске которых численность птиц выросла с 3-4 до 40-50 пар/км², превысив в отдельных оптимальных для вида участках лиственных лесов 10 пар/га.

В 1975 и 1976 гг. появление самцов зарегистрировано 5 мая, самок – 10 и 13 мая. Теплой весной самцы с первых же дней активно пели и осматривали дуплянки. Холодной весной первая песня отмечена лишь на пятый день после прилета, а интенсивное пение – после появления самок. Строительство гнезд в 1975 г. проходило раньше и быстрее, интервал между началом постройки и кладкой оказался короче – соответственно 6,5 и 8,8 дня (Хохлова, Головань, 1981). Откладка яиц началась на неделю раньше, кладки и выводки были достоверно крупнее, а результативность размножения – выше (табл. 4, 5). Снижение успешности гнездования обеспечил, в основном, высокий частичный отход во время похолодания со снегопадами в конце мая. В кладках, начатых в этот период (n=22), число неоплодотворенных яиц доходило до 5, а одна (7 яиц) состояла из них полностью. В целом они составили 11.75 \pm 0.79 % от общего числа отложенных яиц, тогда как в кладках, начатых в другое время, – 6.14 \pm 0.65 %.

Таблица 4. Величина кладки мухоловки-пеструшки *F. hypoleuca* на о-ве Клименецком в 1975-1977

ГГ

Table 4. Clutch size of Pied Flycatcher F. hypoleuca on the island Klimenetsky, 1975-1977

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49-65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

	май		июнь	июнь		
	II	III	Ī	II + III + июль		
1975	7.5 (2)	7.42 ± 0.12 (39)	7.18 ± 0.24 (11)	5.50 (2)	7.3	
1976	_	6.69 ± 0.20 (32)	6.10 ± 0.21 (29)	5.50 ± 0.47 (6)	6.3	
1977	6.0 (1)	6.77 ± 0.20 (26)	6.44 ± 0.17 (18)	-	6.4	
всего	7.00 + 1.07(3)	$7.00 \pm 0.10 (97)$	$6.41 \pm 0.13 (58)$	5.50 ± 0.20 (8)	6.7	

Таблица 5. Успешность гнездования мухоловки-пеструшки *F. hypoleuca* в 1975–1977 гг.

Table 5. The nesting success of Pied flycatcher *F. hypoleuca*, 1975–1977

145.6	or the heating sacce	ess of fred fly catefre	i i i i i j poleded, 1515	1377
Показатели		1975	1976	1977
Даты начала кладок, <i>M (lim)</i>		15.05-30.06	23.05-1.07	20.05-9.
Прослежено яиц,		390	420	244
из них погибли:				
Не оплодотворены		33	36	13
С погибшими эмбрионами		20	14	2
Разорение всей кладки		=	34	13
Разорение частичное (1-2 яйца)		1	2	1
Гибель самки	<u> </u>	=	=	7
Вылупилось птенцов		336	334	208
Успешность насиживания, %		86.2	79.5	85.3
Прослежено птенцов, из	из них погибли:	336	251	186
Слабые, в дни вылупления		7	7	8
Из-за недокорма		2	8	3
Из-за гибели самки		-	_	7
Разорено гнездо		1	6	-
Вылетело птенцов		326	230	168
Успешность выкармливания, %	<u> </u>	97.0	91.6	90.3
Общая успешность размножения, %		83.6	72.9	77.0
Число слетков на самку		6.0	4.4	5.1
-				

Благополучное размножение в 1975 г. способствовало подъему численности птиц на следующий год (табл. 2). Но репродуктивные показатели в неблагоприятных условиях 1976 г. снизились, а успешность гнездования упала из-за участившихся случаев разорения (табл. 5). Только вертишейки уничтожили 8 полных кладок мухоловок-пеструшек, поверх еще одной построили гнездо большие синицы, два гнезда были брошены птицами из-за беспокойства при откладке яиц, и 10 – до ее начала. Не слишком успешное размножение внесло свой вклад в снижение численности птиц в 1,5 раза в следующем, 1977 г. Остальные показатели при этом улучшились, хотя и не достигли значений 1975 г.

Аналогичные межгодовые изменения популяционных параметров обнаружены в эти годы и на орнитологической станции «Гумбарицы» в восточном Приладожье, где искусственные гнездовья использовались с 1970 г. (Хохлова, Головань, 1981).

Садовая горихвостка Phoenicurus phoenicurus (L.) - перелетный вид, гнездящийся на островах, покрытых лесами разных типов. В Карелии обычно ограничивается одним репродуктивным циклом, но известны случаи «неежегодной бициклии», когда пара успевала выкормить за сезон два выводка (Зимин, Ивантер, 1969). В 1970-е годы началась депрессия численности вида, затронувшая популяции на Северо-Западе России (Зимин и др., 1993). Ее дальнейшее углубление послужило основанием для включения горихвостки в качестве уязвимого вида в Красную книгу Карелии (Хохлова, 1995). В период наблюдений гнездовая плотность птиц в Кижских шхерах характеризовалась очень низким уровнем и была подвержена большим межгодовым колебаниями. В 1975 г. горихвостки заняли только 2 из 100 синичников, развешенных на о-ве Б. Клименецком в лесных угодьях с сомкнутым древостоем, и не заинтересовалась гнездовьями в полуоткрытых стациях. Постройка гнезд была начата 13.05, откладка яиц - 18 и 23.05. Полные кладки содержали по 7 яиц, выводки - 7 и 3 слетка, поскольку в кладке, которая шла во время похолодания, 4 яйца не были оплодотворены. В 1976 г. численность выросла, и птицы заселили уже 6 искусственных гнездовий также только в лесных местообитаниях. Первая песня зарегистрирована 7.05, постройка гнезд, как и в прошлом году, началась 13.05, кладки по 5, 6, 7, 7 и 8 яиц - между 20 и 26 мая, еще одна из 4 яиц - 23.06. В последнем случае пара заняла синичник, из которого только 20.06 было вынуто гнездо мухоловки, брошенное с неполной кладкой. Из всех гнезд вылетели птенцы, но в кладке из 7 яиц одно не содержало зародыша, и в позднем гнезде два эмбриона погибли за 2-3 дня до вылупления. В 1977 г. численность птиц вновь упала, а единственное гнездо, найденное в искусственных гнездовьях, было разорено, по-видимому, вертишейкой, поселившейся на этом же участке.

Вертишейка *Jynx torquilla* L. - перелетный вид, обитающий в основном в лиственных лесах

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49–65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

островов. Предпочитает разреженные фаутные древостои и куртины древесно-кустарниковой растительности среди сенокосных лугов. В 1975 г. на 1 км² таких угодий можно было встретить 2-4 пары птиц, в 1976 г. – 5-6 пар.

В 1975 г. первые птицы зарегистрированы 8.05, однако в синичниках они не поселялись и их не разоряли, хотя рядом найдены 2 гнезда, устроенных в старых дуплах больших пестрых дятлов в осине (на высоте 5 м) и трухлявом пне березы (3 м). В них 3.07 находились выводки, которым оставалось 3-5 дней до вылета, в одном - 13 птенцов, в другом - 6 живых и 1 погибший. Судя по их возрасту, откладка яиц в гнездах началась в 5-6-й пятидневках мая (табл. 6). В 1976 г. первая птица встречена уже 5.05, начало массового пения и пара отмечены 12.05. Искусственные гнездовья заняли 3 пары, каждая из которых разорила 5-6 ближайших гнезд других дуплогнездников, отложив в 5 освобожденных синичников по 1-4 яйца. В одной из них тут же поселились большие синицы, построившие свое гнездо поверх яиц вертишеек. Первое яйцо появилось 29.05; кладки, которые птицы сели насиживать, начаты 3.06 (11 яиц), 6.06 (10 яиц) и 26.06 (7 яиц). Последняя, вероятно, была повторной: ранее вертишейки гнездились в соседнем гнездовье, куда к 16.06 отложили 3 яйца, вытащив из него гнездо большой синицы с птенцами. Однако к 20.06 эти яйца исчезли. Из гнезд с крупными кладками вылетело по 4 птенца. В первом из них одно яйцо не было оплодотворено, 4 птенца исчезли в период вылупления, еще 2 - после него, во втором - 5 яиц оказались без эмбрионов и один птенец исчез в дни вылупления. Основной причиной отхода птенцов могла быть большая разница в их возрасте, достигавшая 4-5 дней. Кроме того, судя по наличию во всех синичниках раковин, вертишейки кормили потомство довольно крупными наземными моллюсками, которые могли быть не слишком подходящей пищей для 1-2-дневных птенцов. История третьей кладки до конца не прослежена. В 1977 г. численность птиц упала. Факт их пребывания подтвердила только находка 3.07 четырех холодных яиц вертишеек на пустом дне дуплянке, в которой 15.06 еще находилось гнездо мухоловки-пеструшки с 6 холодными яйцами, вероятно, брошенными из-за беспокойства.

Обсуждение

Расхождение видов по экологическим нишам происходит по многим компонентам – трофическим, пространственным, временным и пр. (Одум, 1986). При этом в первую очередь идет разделение по местообитаниям, затем по пище и в меньшей степени по времени (Schoener, 1989, цит. по: Хлебосолов, 2002). Виды, находившиеся под наблюдением, занимают разные ниши, перекрывающиеся полностью по одному, но жизненно важному ресурсу – местам для гнездования, отсутствие которых делает репродукцию невозможной.

Уровень напряженности конкурентных отношений между вторичными дуплогнездниками во многом зависит от соотношения числа дупел и количества претендующих на них особей (Miller, 2010). В старовозрастных широколиственных лесах, несмотря на сравнительно высокую численность птиц, мест для их гнездования вполне достаточно благодаря обилию фаутного древостоя (Wesolowski, 2003, 2007). В приполярных лесах, напротив, и дупел, и птиц немного, поэтому при развеске дуплянок их численность увеличивается медленно и незначительно (Зацаринный, Константинов, 2007). В лесах, произрастающих на широтах южной Карелии, такого соответствия нет, и при привлечении дуплогнездников в искусственные гнездовья плотность их населения может возрастать многократно (Зимин, 1973; Артемьев, 2008 и др.). На о-ве Клименецком у большой синицы она увеличилась почти в 20, у мухоловки-пеструшки – в 15 раз.

Пик конкурентных отношений дуплогнездников приходится на начало гнездового периода, когда они распределяются по участкам и строят гнезда (Slagsvold, 1975; Krist, 2004). Пытаясь потеснить предыдущих хозяев, птицы устраивают драки, вытаскивают из дупел их гнезда или строят свои поверх яиц, отложенных конкурентами. Наблюдения показывают, что в регионах, где интервал между сроками гнездования конкурирующих видов достаточно велик, борьба идет в менее жестких формах. Там, где размножение проходит более дружно, она, как правило, ужесточается. Однако большие различия условий в разных местностях не позволяют при сравнении полностью исключить возможное влияние и других факторов, в том числе широтных и локальных особенностей фенологии (Slagsvold, 1976) или разную конструкцию искусственных гнездовий (Lambrechts et al., 2010; Møller et al., 2014). Использование данных, полученных в одной точке в смежные годы, различающиеся по характеру погодных условий, дает возможность сократить число подобных факторов.

Среди птиц, заселявших искусственные гнездовья на о-ве Клименецком, наибольшей агрессивностью отличаются большие синицы, охраняющие не только жилые гнезда, но и ближайшие пустые дуплянки, которые они используют для второго гнездования и ночлега самцов. В некоторых

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49-65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

регионах во время драк они часто убивают мухоловок-пеструшек и других птиц (Slagsvold, 1975; Смирнов, 2012), но в Карелии такие случаи не известны. Вертишейки тоже способны убивать конкурентов, однако основной ущерб они наносят тем, что вытаскивают из соседних дупел их гнезда, иногда вместе с кладками и даже птенцами (Haartman, 1957; Головань, 1976 и др.). В ожесточенные, но обычно менее успешные схватки вовлекаются также мухоловки пеструшки и горихвостки (Tompa, 1967; Meidell, 1961; Merilä, Wiggins, 1995). Наличие защищаемых «резервных» дупел - одна из причин того, что на о-ве Клименецком, как и повсеместно, лишь половина синичников была занята жилыми гнездами, несмотря на избыток пустых гнездовий, наиболее привлекательные из них длительное время оставались объектами соперничества.

Сроки и ход размножения птиц зависят, прежде всего, от температурных и погодных условий региона, межгодовые колебания которых отражаются на всех фенологических явлениях. В южной Карелии у 62° с. ш. продолжительность безморозного периода варьирует в пределах трех месяцев (169-258 дней), сокращаясь в отдельные годы до показателей, обычных для Заполярья (Скороходова, 2008). Столь широкие колебания сказываются на устойчивости северных популяций птиц, поскольку здесь даже незначительное сокращение короткого благоприятного периода существенно ухудшает возможности их воспроизводства.

Для птиц особенно важны условия предгнездового периода. При раннем наступлении тепла представители видов, зимующих или рано прилетающих в Карелию, начинают кладки на 2-4 недели раньше, чем при позднем, что почти на треть удлиняет период репродукции их местных популяций. При наиболее низких температурах начинают гнездование большие синицы (Veistola et al., 1995). В южной Карелии даты появления их первых кладок варьируют в пределах месяца (Зимин, 1978; Artemyev, 2008).

Таблица 6. Сроки прилета и начала размножения дуплогнездников на о-ве Клименецкий в 1975–1976 гг.

Table 6. The time of arrival and breeding start of secondary hole-nesting birds on the island Klimenetsky, 1975–1976

Вид	Дата первой встречи		Дата откладки перв	вого яйца
	1975	1976	1975	1976
P. major			30.04	10.05
F. hypoleuca	5.05	5.05	15.05	23.05
Ph. phoenicurus	?	7.05	18.05	20.05
J. torquilla	8.05	5.05	20-23.05	29.05

Остальные виды - дальние мигранты, достигающие зимой Северной и Центральной Африки, перелеты которых регулируются в основном эндогенно (Дольник, 1975; Gwinner, 1996). В гнездовой области они появляются в относительно поздние и постоянные сроки без жесткой зависимости от местных условий (табл. 6). Сроки начала их гнездования колеблются не так сильно, что приводит к ежегодным изменениям интервала между началом размножения зимующих и мигрирующих видов, влияющего на напряженность межвидовых отношений (Ahola et al., 2007).

Экстремально теплой весной 1975 г. птицы приступили к размножению очень рано (Хохлова, 1976). При этом зимовавшие в регионе большие синицы успели отложить первые яйца до появления других дуплогнездников, а мухоловки-пеструшки начали кладки без обычной задержки, поскольку необходимый температурный порог был перейден до их прилета (рис. 1). В ранние сроки загнездились горихвостки и вертишейки (табл. 6). Холодной весной 1976 г. синицы начали откладку яиц на декаду позже и менее дружно. Пеструшки, появившиеся в обычные сроки, строили гнезда дольше и приступили к размножению на неделю позднее (Хохлова, Головань, 1981). Сдвинулся и пик их массовой кладки. Задержалось также начало репродукции основного разорителя гнезд мелких дуплогнездников вертишейки.

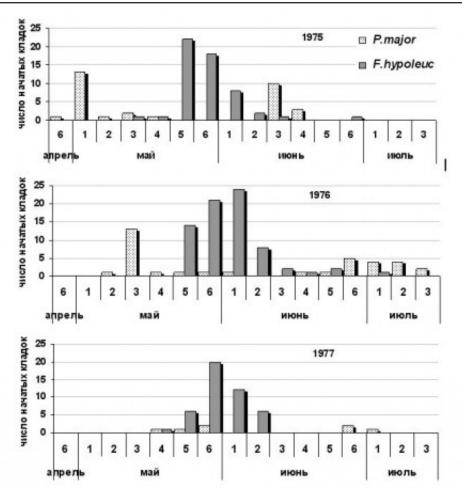


Рис. 1. Динамика размножения большой синицы $P.\ major$ и мухоловки-пеструшки $F.\ hypoleuca$ в 1975–1977 гг.

Fig. 1. The dynamics of reproduction of Great Tit P. major and Pied Flycatcher F. hypoleuca, 1975-1977.

Колебания сроков начала гнездования не повлияли на величину кладки и частоту вторых циклов большой синицы, которая имеет возможность начинать репродукцию в одной и той же фенологической ситуации. В отличие от синиц, мухоловка-пеструшка, попав в 1975 г. на более позднюю фенофазу, откликнулась резким увеличением плодовитости. Это же явление наблюдали в Финляндии, связав с необычайно ранним и массовым выплодом гусениц пяденицы *Operopthera fagata* (Pasanen, 1977). Но уже в следующем, 1976 г. сроки и величина кладки вернулись к обычным значениям.

Более значимо межгодовые колебания условий предгнездового периода отразились на успешности гнездования, что было связано в основном с вызванными ими изменениями структуры межвидовых отношений. В 1975 г. можно было наблюдать достаточно далекое расхождение экологических ниш разных видов дуплогнездников по времени. В середине мая, когда мигрирующие птицы распределялись по участкам и осматривали дуплянки, синицы уже сидели на яйцах, контролируя лишь ближайшие гнездовья, выбранные для второго цикла. Это защитило их кладки от разорения (погибло 2), а других птиц – от лишнего беспокойства. Возможно, по этой причине две пары вертишеек, поселившихся на участках синиц, заняли естественные дупла в стороне от дуплянок. В 1976 г. сроки размножения всех видов сблизились. Большие синицы приступили к репродукции уже после прилета мигрантов, в период, когда те интенсивно посещали дуплянки, устраивая драки и мешая друг другу. Особенно активно вели себя вертишейки. Из-за гибели гнезд 7 из 16 пар синиц вынуждены были трижды начинать кладки. Ситуацию усугубила и повысившаяся после успешного года численность всех дуплогнездников. О вероятном дефиците мест для размещения гнезд можно судить и по неоднократным случаям гнездования в одной дуплянке тех же пар или птиц других видов после вылета предыдущих выводков.

Повышенная напряженность конкурентных отношений между дуплогнездниками в год с поздней весной внесла весомый вклад в снижение успешности их репродукции. Усиление беспокойства вызвало рост числа гнезд, брошенных или разоренных во время постройки и откладки яиц, привело к появлению большого числа возобновленных кладок, меньших по величине и более поздних по срокам (табл. 3), вызвало дополнительный сдвиг средних сроков размножения. Все это способствовало падению продуктивности размножения популяций и увеличению необходимых репродуктивных усилий у значительной части конкурирующих особей.

Колебания численности птиц в 1975–1977 гг. соответствовали результатам гнездования в предыдущем году. У всех видов после успешного 1975 г. она выросла или, по крайней мере, не сократилась (большая синица), после менее удачного 1976 г. – снизилась (табл. 2). Известно, что птицы не всегда охотно заселяют искусственные гнездовья в год их развески. Не исключено, что этот фактор повлиял на показатели 1975 г., но эффект, по-видимому, не был значимым, поскольку те же тенденции в динамике численности этих видов отмечены на стационарах в Прионежье (Шокшинский) и восточном Приладожье (Гумбарицы), где работы проводили с 1970 г. (Зимин, Кузьмин, 1980; Хохлова, Головань, 1981). Особенно резкое сокращение численности (в 3 раза), которое невозможно объяснить одним уменьшением продуктивности гнездования, продемонстрировала большая синица. Причиной столь глубокого падения могло стать увеличение осенней смертности птиц из-за поздней смены оперения у значительной части популяции.

В южной Карелии постювенальная линька больших синиц начинается в возрасте 40-65 дней и продолжается не менее 50 дней (Рымкевич, Артемьев, 1990). Птенцы из поздних гнезд приступают к ней только в конце августа – начале сентября, отрастание нового оперения завершается в октябре – ноябре. В 1976 г. сложилась ситуация, крайне неблагоприятная для вида. Позднее наступление тепла задержало начало гнездования, сократив период возможной откладки яиц и восстановления разоренных гнезд, число которых выросло вследствие усиления конкуренции. И если в предыдущем году все кладки были начаты до 20.06, то в 1976 г. в половине гнезд яйца появились только в конце июня – середине июля. Это привело к увеличению доли поздних выводков, вынужденных переходить к самостоятельной жизни и менять оперение в сроки и условиях, далеких от оптимальных. Положение ухудшило раннее наступление холодов (Скороходова, 2006). Первый заморозок у 62° с. ш. отмечен уже 30 августа, снегопад с установлением снежного покрова – 19.09, переход среднесуточных температур через 0 °C – в начале октября, когда у многих особей старое перо уже выпало, а новое еще полностью не отросло.

Смена наряда требует больших энергетических затрат. Кроме того, во время линьки птицы очень чувствительны к качественному составу кормов (Дольник, 1975). Ее сдвиг на период быстрого ухудшения погодных и кормовых условий отражается на уровне смертности, что на севере может делать вторые выводки больших синиц невыгодными (Orell, Ojanen, 1986). В Приладожье при высокой осенней численности большой синицы (более 46.2 ос./км²), характерной и для о. Клименецкого, плотность гнездового населения прямо коррелирует со среднемесячной температурой ноября и мало зависит от зимних температур (Artemyev, 2008). Это свидетельствует о том, что поздние сроки линьки, закрепленные генетически, могут служить серьезным препятствием для устойчивого существования северных популяций видов с полицикличным размножением. Подтверждением служат и результаты 30-летних наблюдений за экспансией черного дрозда *Т. merula* L. на северо-восток, успешное закрепление которого в регионе сопровождалось постепенным смещением линьки на более ранние сроки (Khokhlova, 2009). Позже других заканчивают смену оперения самки больших синиц, выкормившие вторые и поздние повторные выводки: не завершившие ее особи встречаются даже в начале декабря (Рымкевич, Артемьев, 1990). Высказывается предположение, что на севере наличие двух циклов размножения у этого вида «не только не способствует приросту популяции за счет большого количества молодых, но и ставит в неблагоприятные условия взрослых птиц, имеющих две кладки» (Шутова, 2001, стр. 659).

Таким образом, резкий межгодовой перепад весенних температур в 1975–1976 гг. повлиял на многие популяционные характеристики вторичных дуплогнездников не только напрямую, но и опосредованно, через изменение напряженности межвидовых отношений. Усиление конкуренции в год с холодной весной сыграло заметную роль в снижении успешности гнездования и увеличении смертности птиц в послегнездовой период.

Заключение

В северных широтах сроки прилета и размножения птиц повсеместно варьируют по годам под

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49–65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

влиянием изменений природной обстановки. Согласно теории экологических ниш, это не может не отражаться на межвидовых отношениях птиц, использующих один ресурс. Однако эти колебания обычно не заметны из-за небольшой величины межгодовых сдвигов. Анализ данных, полученных в Карелии в смежные годы с экстремально разным характером весны, позволил подтвердить, что в нестабильных условиях севера конкуренция может вносить весомый вклад в динамику популяционных характеристик птиц и выступать как один из значимых элементов механизма регуляции их численности. Изменения ее напряженности при резком межгодовом перепаде весенних температур значимо отразились на продуктивности размножения и смертности вторичных дуплогнездников, что способствовало соответствующим изменениям гнездовой плотности в последующие годы.

Библиография

Артемьев А. В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне apeana [Population ecology of the pied flycatcher in the northern part of the range]. М.: Наука, 2008. 267 с.

Головань В. И. О географических особенностях размножения мухоловки-пеструшки [On geographical features in breeding biology of the pied flycatcher Ficedula hupoleuca] // Материалы 9-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс, 1976. С. 72-75.

Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц [Migratory Condition in Birds]. М.: Наука, 1975. 399 с.

Зацаринный И. В., Константинов В. М. Особенности размножения птиц-дуплогнездников на северной границе распространения сосновых лесов [Breeding biology of hole-nesting birds in the northern limit of pine range] // Рус. орнитол. журн. 2007. Экспресс-вып. Т. 16. № 353. С. 471–485.

Зимин В. Б. Итоги работ по привлечению птиц-дуплогнездников [Results of the works on attraction of hole-nesting birds] // Тр. гос. заповедника «Кивач». Петрозаводск, 1973. Вып. 2. С. 40-63.

Зимин В. Б. Материалы по гнездованию большой синицы (*P. major* L.) в Карелии [Data on nesting Great Tit (P. major L.) in Karelia] // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 17–31.

Зимин В. Б., Ивантер Э. В. Фаунистический обзор наземных позвоночных заповедника «Кивач» [Faunistic review of terrestrial vertebrates of the reserve "Kivach"] // Труды заповедника «Кивач». Вып. 1. Петрозаводск, 1969. С. 22-64.

Зимин В. Б., Кузьмин И. А. Экологические последствия применения гербицидов в лесном хозяйстве [Ecological consequences of the application of herbicides in forestry]. Л.: Наука, 1980. 175 с.

Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В., Анненков В. Г., Яковлева М. В. Орнитофауна Карелии [Birdfauna of Karelia]. Петрозаводск: Изд. КНЦ РАН, 1993. 220 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию [Introduction in quantitative biology]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2003. 304 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия [Biometrics]. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Одум Ю. Экология [Ecology]. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.

Пианка Э. Эволюционная экология [Evolutionary ecology]. М.: Мир, 1981. 400 с.

Розенберг Г. С., Рянский Ф. Н. Теоретическая и прикладная экология [Theoretical and Applied Ecology]. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2005. 292 с.

Рымкевич Т. А., Артемьев А. В. Большая синица (*Parus major*) [Great Tit (*Parus major*)] // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. С. 169–177.

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49–65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

Скороходова С. Б. Календарь природы заповедника «Кивач» (1966–2005 гг.) [Nature calendar (1966–2005) of "Kivach" reserve] // Труды зап. «Кивач». Вып. З. Петрозаводск, 2006. С. 48–79.

Скороходова С. Б. О климате заповедника «Кивач» [On the Climate of "Kivach" Reserve] // Труды зап. «Кивач». Вып. 4. Петрозаводск, 2008. С. 3-34.

Смирнов О. П. О необычных взаимоотношениях большой синицы *Parus major* с некоторыми видами птиц-дуплогнездников в сезон размножения [On the unusual relationships between the Great tit Parus major and some other hole-nesting birds in the reproduction season] // Рус. орнитол. журн. 2012. Экспресс-вып. Т. 21. № 732. С. 435–438.

Хлебосолов Е. И. Экологические факторы видообразования у птиц [Ecological factors of speciation in birds]. М.: Горизонт, 1999. 284 с.

Хлебосолов Е. И. Теория экологической ниши: история и современное состояние [The theory of niche in ecology: history and modern status] // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-вып. Т. 11. № 203. С. 1019-1037.

Хохлова Т. Ю. Фенология прилета и размножения птиц в условиях ранней весны [Phenology of an arrival and breeding of birds in early spring conditions] // Экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. Петрозаводск: Изд-во КФАН СССР, 1976. С. 38-44.

Хохлова Т. Ю. Горихвостка-лысушка *Phoenicurus phoenicurus* (L.) [Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* (L.)] // Красная книга Карелии / Ред Э. В. Ивантер, О. Л. Кузнецов. Петрозаводск: Карелия, 1995. С. 180-181.

Хохлова Т. Ю., Головань В. И. К биологии размножения мухоловки-пеструшки в Южой Карелии [On breeding biology of pied] // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР / Под ред. Э. В. Ивантера. Петрозаводск: Изд-во КФАН СССР, 1981. С. 50–62.

Шутова Е. В. О вторых кладках большой синицы на севере европейской части России [Second clutches in the great tit Parus major in the northern part of European Russia] // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Материалы Междунар. конф. (XI Орнитологическая конф.). Казань: Матбугат йорты, 2001. С. 658-659.

Ahola M., Laaksonen T., Eeva T., Lehikoinen E. Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory hole-breeders // Journal of Animal Ecology. 2007. Vol. 76. P. 1045–1052.

Artemyev A. V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast // Avian Ecology and Behaviour. 2008. Vol. 14. P. 1–33.

Gause G. F. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. 163 p.

Gwinner E. Circannual clocks in avian reproduction and migration // Ibis. 1996. Vol. 138. P. 47-63.

Haartman L. von. Adaptation in hole-nesting birds // Evolution. 1957. Vol. 11. P. 339-347.

Haartman L. von. Population dynamics // Farner D. S., King J. R. (Eds.). Avian Biology. London: Academic Press, 1971. Vol. 1. P. 391–459.

Khokhlova T. Y. Juvenile moult and spatial behaviour of first-year Blackbirds *Turdus merula* on the northeast edge of the range // Avian Ecology and Behaviour. 2009. Vol. 15. P. 1-22.

Krist M. Importance of competition for food and nest-sites in aggressive behaviour of Collared Flycatcher *Ficedula albicollis //* Bird Study. 2004. № 51. P. 41-47.

Хохлова Т. Ю. Межвидовая конкуренция среди вторичных дуплогнездников в условиях резких межгодовых перепадов весенних температур в Карелии // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 49-65. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3761

Lambrechts M. M., Adriaensen F., Ardia D. R., Artemyev A., Attenzar F., Banbura J., Barba E. et al. The design of artificial nest boxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases // Acta Ornithol. 2010. Vol. 45. P. 1–26.

Meidell O. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area // Nytt Mag. Zool. 1961. Vol. 10. P. 5-48.

Merilä J., Wiggins. D. A. *Interspecific competition* for nest holes causes adult mortality in the Collared Flycatcher // The Condor. 1995. Vol. 97. P. 445–50.

Miller K. E. Nest-Site Limitation of Secondary Cavity-Nesting Birds in Even-Age Southern Pine Forests // The Wilson Journal of Ornithology. 2010. Vol. 122. № 1. P. 126–134.

Minot E. O., Perrins C. M. Interspecific competition-nest sites for Blue and Great Tits // J. Anim. Ecol. 1986. Vol. 55. P. 331–350.

Møller A. P., Adriaensen F., Artemyev A., Banbura J., Biard C. et al. Clutch size in European secondary hole-nesting passerines in relation to nest-box floor area, habitat, geographic location and study year // Methods Ecol. Evol. 2014. Vol. 5. P. 353–362.

Newton I. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review // Biol. Conserv. 1994. Vol. 70. P. 265-276.

Newton I. Population Limitation in Birds. London: Academic Press, 1998. P. 167-187.

Orell M., Ojanen M. Relation of fitness of female Great Tits to clutch size and number of broods // Ornis Fenn. 1986. Vol. 63. P. 120–127.

Pasanen S. Breeding biology of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in eastern Finland // Ornis Fennica. 1977. Vol. 54. № 3. P. 119–122.

Slagsvold T. Competition between the great tit *Parus major* and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the breeding season // Ornis Scandinavica. 1975. Vol. 6. P. 179–190.

Slagsvold T. Annual and geographical variation in the time of breeding in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature // Ornis Scandinavica. 1976. Vol. 7. P. 127–145.

Slagsvold T. Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: An Experiment // Ornis Scandinavica. 1978. Vol. 9. № 1. P. 46–50.

Tompa F. S. Reproductive success in relation to breeding density in the Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca* (Pallas) // Acta zool. Fenn. 1967. Vol. 118. P. 1–28.

Vallin N., Rice A. M., Arntsen H., Kulma K., Qvarnström A. Combined effects of interspecific competition and hybridization impede local coexistence of *Ficedula flycatchers* // Evolutionary Ecology. 2012. Vol. 26. P. 927–942.

Veistola S., Lehikoinen E., Iso-livari L. Breeding biology of the Great Tit Parus major in a marginal population in Northernmost Finland // Ardea. 1995. Vol. 83. P. 419–420.

Wesołowski T. Bird community dynamics in a primaeval forest – is interspecific competition important? // Ornis Hung. 2003. Vol. 12–13. P. 51–62.

Wesołowski T. Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest // J. Ornithol. 2007. Vol. 148 (Suppl 2). P. 395-405.

Благодарности

Благодарю Н. В. Морошенко, Н. Л. Кольцову, Л. В. Коротецкову, Л. В. Фирсову, Ф. А. Карлика, В. Г. Высоцкого и многих других коллег, студентов и юннатов, принимавших участие в полевых работах в Кижских шхерах Онежского озера в 1970-е годы. Выражаю особую признательность М. В. Яковлевой, помогавшей на всех этапах работы, и А. В. Артемьеву за участие в обсуждении и редактировании статьи.

Interspecific competition among the secondary hole-nesting birds under the conditions of large interannual fluctuations of spring temperatures in Karelia

KHOKHLOVA Tatyana

IB KarSC RAS, t.hokhlova@mail.ru

Keywords:

competition ecological niche secondary hole-nesting birds reproduction

Summary:

Data on the reproduction of birds in bird boxes (n=167-196) in Karelia in consequent years with drastic changes in spring temperature were analysed: 1975 - extremely early and warm spring, 1976 - late and cold one, 1977 - with medium indices. The changes in fertility, reproductive success and the number of Great tit Parus major L. (77 nests), Pied Flycatcher Ficedula hypoleuca L. (171), Redstart Phoenicurus phoenicurus (L.) (10) and Wryneck Jynx torquilla L.-(6) were estimated. It was shown, that under the unstable conditions of the North, competition can make a considerable contribution to the dynamics of the population characteristics of birds and serve as one of the significant elements of the mechanism of their number regulation. Its influence is enhanced due to the convergence of the time of the breeding start of wintering and migratory birds in a year with late spring. The result of that is the rise in the number of nests lost due to anxiety or ruined by competitors, and increasing proportion of recycled clutch smaller in size and late on terms. These contributed to the fall of population productivity, the growth of the necessary reproductive effort in a significant part of individuals as well as the increase in the proportion of late broods, changing plumage at late time. After the year with early spring the number of all secondary hole-nesting birds grew, but after that with late spring, it reduced. The most significant decline in the population (in 3 times) was showed by Great tits - species with bicyclical reproduction. Because of the high percent of late second and repeated nests in 1976 the large number of individuals moulted at late time and under the extremely adverse conditions and it resulted in their increased mortality.

References

Artem'ev A. V. Population ecology of the pied flycatcher in the northern part of the range. M.: Nauka, 2008. 267 p.

Golovan' V. I. On geographical features in breeding biology of the pied flycatcher *Ficedula hupoleuca*, *Materialy 9-y Pribalt. ornitol. konf. Vil'nyus*, 1976. P. 72-75.

Dol'nik V. R. Migratory Condition in Birds. M.: Nauka, 1975. 399 p.

Zacarinnyy I. V. Konstantinov V. M. Breeding biology of hole-nesting birds in the northern limit of pine range, *Rup. ornitol. zhurn.* 2007. Ekspress-vyp. T. 16. No. 353. P. 471–485.

Zimin V. B. Results of the works on attraction of hole-nesting birds, *Tr. gop. zapovednika «Kivach»*. Petrozavodsk, 1973. Vyp. 2. P. 40–63.

Zimin V. B. Data on nesting Great Tit (*P. major* L.) in Karelia, *Fauna i ekologiya ptic i mlekopitayuschih taezhnogo Severo-Zapada SSSR*. Petrozavodsk, 1978. P. 17-31.

Khokhlova T. Interspecific competition among the secondary hole-nesting birds under the conditions of large interannual fluctuations of spring temperatures in Karelia // Principy èkologii. 2014. Vol. 3. № 3. P. 49–65.

Zimin V. B. Ivanter E. V. Faunistic review of terrestrial vertebrates of the reserve "Kivach", *Trudy zapovednika «Kivach»*. Vyp. 1. Petrozavodsk, 1969. P. 22–64.

Zimin V. B. Kuz'min I. A. Ecological consequences of the application of herbicides in forestry. L.: Nauka, 1980. 175 p.

Zimin V. B. Sazonov S. V. Lapshin N. V. Hohlova T. Yu. Artem'ev A. V. Annenkov V. G. Yakovleva M. V. Birdfauna of Karelia. Petrozavodsk: Izd. KNC RAN, 1993. 220 p.

Ivanter E. V. Korosov A. V. Introduction in quantitative biology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2003. 304 p.

Lakin G. F. Biometrics. M.: Vysshaya shkola, 1990. 352 p.

Odum Yu. Ecology. M.: Mir, 1986. T. 2. 376 p.

Pianka E. Evolutionary ecology. M.: Mir, 1981. 400 p.

Rozenberg G. S. Ryanskiy F. N. Theoretical and Applied Ecology. Nizhnevartovsk: Izd-vo Nizhnevart. ped. in-ta, 2005. 292 p.

Rymkevich T. A. Artem'ev A. V. Great Tit (*Parus major*), Lin'ka vorob'inyh ptic Severo-Zapada SSSR. L.: Izd-vo LGU, 1990. P. 169–177.

Skorohodova S. B. Nature calendar (1966–2005) of "Kivach" reserve, *Trudy zap. «Kivach»*. Vyp. 3. Petrozavodsk, 2006. P. 48–79.

Skorohodova S. B. On the Climate of "Kivach" Reserve, *Trudy zap. «Kivach».* Vyp. 4. Petrozavodsk, 2008. P. 3–34.

Smirnov O. P. On the unusual relationships between the Great tit *Parus major* and some other hole-nesting birds in the reproduction season, *Rup. ornitol. zhurn.* 2012. Ekspress-vyp. T. 21. No. 732. P. 435–438.

Hlebosolov E. I. Ecological factors of speciation in birds. M.: Gorizont, 1999. 284 p.

Hlebosolov E. I. The theory of niche in ecology: history and modern status, *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal. Ekspress-vyp.* 2002. T. 11. No. 203. P. 1019-1037.

Hohlova T. Yu. Phenology of an arrival and breeding of birds in early spring conditions, *Ekologiya ptic i mlekopitayuschih severo-zapada SSSR*. Petrozavodsk: Izd-vo KFAN SSSR, 1976. P. 38–44.

Hohlova T. Yu. Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* (L.), *Krasnaya kniga Karelii*, Red E. V. Ivanter, O. L. Kuznecov. Petrozavodsk: Kareliya, 1995. P. 180–181.

Hohlova T. Yu. Golovan' V. I. On breeding biology of pied, *Ekologiya nazemnyh pozvonochnyh Severo-Zapada SSSR*, Pod red. E. V. Ivantera. Petrozavodsk: Izd-vo KFAN SSSR, 1981. P. 50-62.

Shutova E. V. Second clutches in the great tit *Parus major* in the northern part of European Russia, *Aktual'nye problemy izucheniya i ohrany ptic Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii: Materialy Mezhdunar. konf. (HI Ornitologicheskaya konf.).* Kazan': Matbugat yorty, 2001. P. 658-659.

Ahola M., Laaksonen T., Eeva T., Lehikoinen E. Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory hole-breeders, *Journal of Animal Ecology*. 2007. Vol. 76. P. 1045–1052.

Artemyev A. V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast, *Avian Ecology and Behaviour*. 2008. Vol. 14. P. 1–33.

Khokhlova T. Interspecific competition among the secondary hole-nesting birds under the conditions of large interannual fluctuations of spring temperatures in Karelia // Principy èkologii. 2014. Vol. 3. № 3. P. 49–65.

Gause G. F. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. 163 p.

Gwinner E. Circannual clocks in avian reproduction and migration, Ibis. 1996. Vol. 138. P. 47-63.

Haartman L. von. Adaptation in hole-nesting birds, Evolution. 1957. Vol. 11. P. 339-347.

Haartman L. von. Population dynamics, Farner D. S., King J. R. (Eds.). Avian Biology. London: Academic Press, 1971. Vol. 1. P. 391-459.

Khokhlova T. Y. Juvenile moult and spatial behaviour of first-year Blackbirds *Turdus merula* on the northeast edge of the range, *Avian Ecology and Behaviour*. 2009. Vol. 15. P. 1–22.

Krist M. Importance of competition for food and nest-sites in aggressive behaviour of Collared Flycatcher *Ficedula albicollis, Bird Study.* 2004. No. 51. P. 41-47.

Lambrechts M. M., Adriaensen F., Ardia D. R., Artemyev A., Attenzar F., Banbura J., Barba E. et al. The design of artificial nest boxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases, *Acta Ornithol.* 2010. Vol. 45. P. 1–26.

Meidell O. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area, *Nytt Mag. Zool.* 1961. Vol. 10. P. 5-48.

Merilä J., Wiggins. D. A. Interspecific competition for nest holes causes adult mortality in the Collared Flycatcher, *The Condor.* 1995. Vol. 97. P. 445–50.

Miller K. E. Nest-Site Limitation of Secondary Cavity-Nesting Birds in Even-Age Southern Pine Forests, *The Wilson Journal of Ornithology*. 2010. Vol. 122. No. 1. P. 126–134.

Minot E. O., Perrins C. M. Interspecific competition-nest sites for Blue and Great Tits, *J. Anim. Ecol.* 1986. Vol. 55. P. 331–350.

Møller A. P., Adriaensen F., Artemyev A., Banbura J., Biard C. et al. Clutch size in European secondary hole-nesting passerines in relation to nest-box floor area, habitat, geographic location and study year, *Methods Ecol. Evol.* 2014. Vol. 5. P. 353–362.

Newton I. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review, *Biol. Conserv.* 1994. Vol. 70. P. 265-276.

Newton I. Population Limitation in Birds. London: Academic Press, 1998. P. 167–187.

Orell M., Ojanen M. Relation of fitness of female Great Tits to clutch size and number of broods, *Ornis Fenn.* 1986. Vol. 63. P. 120–127.

Pasanen S. Breeding biology of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in eastern Finland, *Ornis Fennica*. 1977. Vol. 54. No. 3. P. 119–122.

Slagsvold T. Competition between the great tit Parus major and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the breeding season, *Ornis Scandinavica*. 1975. Vol. 6. P. 179–190.

Slagsvold T. Annual and geographical variation in the time of breeding in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature, *Ornis Scandinavica*. 1976. Vol. 7. P. 127–145.

Slagsvold T. Competition between the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: An Experiment, *Ornis Scandinavica*. 1978. Vol. 9. No. 1. P. 46–50.

Khokhlova T. Interspecific competition among the secondary hole-nesting birds under the conditions of large interannual fluctuations of spring temperatures in Karelia // Principy èkologii. 2014. Vol. 3. № 3. P. 49–65.

Tompa F. S. Reproductive success in relation to breeding density in the Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca* (Pallas), *Acta zool. Fenn.* 1967. Vol. 118. P. 1–28.

Vallin N., Rice A. M., Arntsen H., Kulma K., Qvarnström A. Combined effects of interspecific competition and hybridization impede local coexistence of *Ficedula flycatchers*, *Evolutionary Ecology*. 2012. Vol. 26. P. 927–942.

Veistola S., Lehikoinen E., Iso-Iivari L. Breeding biology of the Great Tit *Parus major* in a marginal population in Northernmost Finland, *Ardea*. 1995. Vol. 83. P. 419–420.

Wesołowski T. Bird community dynamics in a primaeval forest – is interspecific competition important?, *Ornis Hung.* 2003. Vol. 12–13. P. 51–62.

Wesołowski T. Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest, *J. Ornithol.* 2007. Vol. 148 (Suppl 2). P. 395-405.





http://ecopri.ru

http://petrsu.ru

Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 с.

ЧЕТАНОВ Николай Анатольевич	Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, chetanov@yandex.ru
БАКИЕВ Андрей Геннадьевич	Институт экологии Волжского бассейна РАН, herpetology@list.ru
ЛИТВИНОВ Николай Антонович	Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, ganshchuk@mail.ru

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 17 декабря 2014 года

Рецензируемую монографию Владимира Александровича Черлина (мы получили электронный вариант книги непосредственно от него, бумажного варианта у нас нет) можно охарактеризовать как существенно исправленный и дополненный вариант его предыдущей монографии (Черлин, 2012). В новой работе развиваются представления автора о единой физиолого-экологической концепции термобиологии рептилий – «целостного понимания сути взаимосвязи разных сторон биологии пресмыкающихся с термальным фактором» (с. 15). Основным методологическим принципом сбора и анализа термобиологической информации о «высших эктотермах», отстаиваемым Черлиным, остается выделение статусов и форм активности (их стратегии отношения к температуре и механизмы терморегуляции различны).

Четанов Н. А., Бакиев А. Г., Литвинов Н. А. Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 с. // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 66-73. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3701



Несколько удивляет, что очередная крупная работа известного специалиста по термобиологии рептилий опубликована не в солидном научном издательстве. Рецензируемая книга «вышла в свет» с помощью весьма сомнительного издательства «LAP LAMBERT Academic Publishing», что резко снижает доступность прочтения монографии как специалистами, так и широким кругом читателей. Кстати, многие ученые высказываются против признания изданий в «LAP LAMBERT Academic Publishing» монографиями (см., например: Вопрос..., 2014). Мы даже не совсем уверены, что нам не будет ничего плохого за изображение обложки рецензируемой работы. В этом «мутном» Verlag «LAP LAMBERT Academic Publishing» что-то непонятно даже с авторскими правами, похоже, они переходят к «LAP LAMBERT Academic Publishing» после «публикации». Нам хотелось бы, чтобы наш уважаемый коллега Владимир Александрович Черлин воздержался в дальнейшем от сотрудничества с этим Verlag-издательством «LAP».

Объемная книга состоит из введения, 7 глав, реферата, abstract, благодарностей и библиографии. Введению предшествует позитивное предисловие А. В. Коросова, недавняя критика которого в адрес названной концепции (Коросов, 2012) во многом учтена Черлиным; причем он, как мы поняли, воспринял критику не как разгромную, а как конструктивную. Это делает честь Черлину, в этом он - мудрец и боец. Процитируем заключительное предложение предисловия: «Своей замечательной книгой В. А. Черлин, безусловно, сделал существенный вклад в развитие физиологической экологии рептилий» (с. 10).

Во введении Черлиным подчеркивается значимость температурного фактора в жизнедеятельности пресмыкающихся и приводится краткая история развития термобиологических исследований этих животных. Особое внимание уделяется обозначившимся к настоящему времени проблемам: «нет однозначно сформулированных понятий, унифицированной терминологии» (с. 16), «избыточная или не совсем адекватная математизация исследовательских работ» (с. 17) и т. д. В связи с этими проблемами Владимир Александрович предлагает ознакомиться с его виденьем их разрешения, с некой общей концепцией.

Здесь же Черлин зачем-то, вольно или невольно, как бы сообщает о своей математической неполноценности: как-то получается, по его же рассуждениям, именно его «материал остается на уровне слов» и т. д. (см. с. 17). Это, поясняем, шутка, в которой есть доля правды.

Приводится список изученных им в разное время 49 видов, среди которых преобладают обитатели

Четанов Н. А., Бакиев А. Г., Литвинов Н. А. Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 с. // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 66-73. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3701

аридных территорий (заметим, что оригинальные данные в книге Черлина преподносятся вниманию читателя только для одного десятка из них; зачем тогда он обозначил другие виды?). Не приводятся указания о приборах, которыми пользовался Черлин, а это – очень важно, как и другие, более «интимные» методические особенности, о которых им почему-то не сообщается во введении (частично подобная информация раскрывается автором в последней главе монографии).

Данные об их термобиологии собирались как в полевых условиях, так и при содержании отловленных животных в неволе. Это - похвально.

Первая глава «Рептилии – высшие эктотермы» начинается с исторического экскурса в процесс появления пары понятий: эндотермные животные – эктотермные животные. Приводя обзор работ по изменению различных аспектов жизнедеятельности рептилий под влиянием температуры и по эволюционной направленности у позвоночных животных на стабилизацию высокой температуры, автор подводит читателя к заключению об особом положении пресмыкающихся между «низшими» эктотермами (рыбы, амфибии) и эндотермами. Основным выводом главы является подчеркивание неоднозначной диалектики взаимосвязи между температурами среды и тела у рептилий: «...активно используя, поддерживаемую физиологическими реакциями, сильную связь температуры тела с термальными факторами среды, рептилии, благодаря, прежде всего, развитому комплексу поведенческих регуляторных реакций, ослабляют зависимость своей жизнедеятельности от климатических условий места обитания» (с. 37).

Вторая глава «Терморегуляция у рептилий» является своеобразным идейным ядром монографии: именно в этой главе автор рассматривает такие сложные вопросы, как статусы и формы активности рептилий, термофизиологические и термоэкологические показатели, взаимосвязь температуры тела с климатическими факторами и, что на наш взгляд является ключевым, общие схемы терморегуляции всех пресмыкающихся. Во вводном разделе главы обозначаются три главных аспекта, с которых будет рассматриваться терморегуляция рептилий: во-первых, в чем она проявляется, во-вторых, для чего она осуществляется и, в-третьих, каким образом она реализуется.

В разделе 2.1 Владимир Александрович разделяет статусы активности рептилий на три основных относительно однородных физиологических состояния: состояние полной активности, состояние неполной активности и неактивное состояние. И только в состоянии полной активности возможна полноценная реализация всех поведенческих актов. Однако сам же автор признает, что «определение состояния полной активности пока является в значительной степени эмпирическим действием, зависящим от опыта исследователя, его наблюдательности и т. п.» (с. 49); таким образом, четкое объективное разделение статусов активности почти невозможно – как таковых критериев для их обособления в тексте монографии не приводится. Мнение Черлина по этому поводу: «Научная неразработанность данной темы – это проблема науки, а не факт, отвергающий наличие самого́ явления» (с. 50). Кому же разрешать сложную тему, как, в первую очередь, не Черлину, который за нее взялся? Какой-такой «науке»?

Далее следует несколько противоречивая мысль (речь идет о том, что выделение состояния полной активности позволяет получать термобиологические характеристики видов, проявляющих четкие закономерности): «Само проявление этих закономерностей именно и только в случае учета статусов активности свидетельствует в пользу объективности факта наличия этих статусов» (с. 50–51). Исходя из логики Черлина, получается, что подтверждение статусов возможно лишь при учете их как исходной аксиомы при проведении исследования.

Раздел 2.2 посвящен рассмотрению различных форм активности (поведенческие реакции, осуществляющие взаимосвязь статусов активности рептилий с температурным фактором; стандартные формы поведения в рамках статусов активности); если часть из них являются давно устоявшимися в специальной литературе, то часть – ноу-хау автора (например, «терминг»). Для неактивного состояния выделяются: ночной покой и «анабиотические состояния»; для состояния полной активности – термостабилизирующее поведение (ТПС), термонейтральное поведение, терминг [баскинг при этом – не форма активности, а форма терморегуляционного поведения: он «может проявляться при различных формах активности» (с. 54)], добровольный перегрев, дневной отдых; для состояния неполной активности – нагревание, остывание и псевдо-ТПС (последняя форма активности наблюдается, когда термальные факторы среды достаточно длительное время не позволяют температуре тела повыситься до температуры полной активности). Каждая форма активности сопровождается детальным описанием. Но, хотя изложение наукообразно, много невнятных, непонятных моментов. К примеру, термин «добровольный перегрев». Выше чего именно перегревается рептилия? Насколько статистически значимо, выше каких конкретных значений, цифр? Или, скажем, сноска на с. 54. Допустим, что рептилия

Четанов Н. А., Бакиев А. Г., Литвинов Н. А. Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 с. // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 66-73. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3701

может греться и в условиях понижающейся температуры (теоретически допустимо). Но такие ситуации, вероятно, единичны и нетипичны (если вообще наблюдались Черлиным, мы их не отмечали в природе), они требуют специальных пояснений. Может, все-таки рептилия охлаждается в таких условиях?

Вообще-то теоретические рассуждения Черлина более подходят к «идеальным» погодным условиям - без дождей, без ветров, без переменной облачности.

Черлиным приводятся возможные суточные последовательности поведенческих реакций, связанных с температурой, для двух видов рептилий (рис. 7 на с. 58). Наличие подобной четкой классификации упрощает работу термобиолога и позволяет избежать ошибок при сборе и обработке материала, однако, как и в случае со статусами активности, исследователю во многих случаях придется интуитивно определять, какая форма активности наблюдается им, поскольку четких критериев для форм не предложено. Восприятие этого раздела сильно усложняется тем, что некоторые термины меняются от публикации к публикации.

В разделе 2.3 автор проводит границу между жестко закрепленными термофизиологическими показателями и изменчивыми термоэкологическими (последние часто демонстрируют лишь часть термофизиологического диапазона). Подобное разделение выглядит логичным и прекрасно проиллюстрировано рисунком 8 (с. 64). Помимо уже привычных температурных показателей, таких как, к примеру, критический минимум и максимум температуры тела, вводятся новые, не имеющие аналогов в исследованиях других авторов: «Модальный диапазон термостабилизации» (с. 69), «Запас температурной прочности вида» (с. 72) и пр.

Раздел 2.4 дает представление о факторах внешней среды, влияющих на температуру тела рептилий, но при этом почему-то полностью проигнорировано влияние видимого света. Рассматриваются также отдельные особенности морфологии пресмыкающихся, от которых зависят их терморегуляционные возможности.

Следующий раздел (2.5) посвящен физиологическим и поведенческим способам терморегуляции у рептилий. Приведен подробный набор поведенческих актов, с помощью которых рептилии регулируют свою температуру. Для примера тех или иных путей регулирования автором используются и собственные, и литературные данные. Некоторое разочарование вызывает подраздел 2.5.4 «Точность терморегуляции», поскольку, несмотря на многообещающее название, он не несет никаких конкретных полезных сведений.

В разделе 2.6 «Стабильность и изменчивость термобиологических показателей» уважаемый Владимир Александрович на обширном собственном и литературном материале демонстрирует, что изменчивость в термобиологических характеристиках реально существует лишь при рассмотрении термоэкологических параметров, в то время как термофизиологические параметры «демонстрируют внутривидовую стабильность. У них нет значимой географической, сезонной или адаптивной изменчивости» (с. 142). Это важнейшее заключение, однако подкрепляется иногда не совсем корректными примерами, такими как отсылка к работе Н. А. Литвинова и С. В. Ганщук (с. 126). В этой работе как раз и приводятся усредненные данные, столь яростно отрицаемые Владимиром Александровичем в других частях монографии, однако в данном случае хорошо вписывающиеся в предложенную им концепцию и потому используемые. Помимо этого, приводимые у других авторов данные тоже могут не учитывать статусы активности, поэтому корректность их использования в данном случае сомнительна. И еще - наша реплика о «внутривидовой стабильности». Систематика - как научная классификация – предмет постоянно меняющийся: сегодня таксон признается самостоятельным видом (биологическим или эволюционным), а завтра его статус может быть пересмотрен (иногда коренным образом) на основе новых данных или идей. Вероятно, «внутривидовая стабильность» в данном контексте - не самый удачный термин.

Два следующих раздела (2.7 и 2.8) дают представление о блочной организации терморегуляции у рептилий. Автор сообщает: «Я пришел к выводу, что основные варианты построения общих схем терморегуляции у рептилий организуются из определенного, вполне конечного набора элементарных терморегуляционных "механизмов", т. е. элементарных терморегуляционных реакций» (с. 144). Далее это выливается в разделение рептилий на два принципиально разных термобиологических типа: «термонейтрально активных» и «термостабильно активных». Полная активность первых непосредственно и неразрывно не связана с необходимостью все время удерживать температуру тела на постоянном и достаточно высоком уровне, а полная активность вторых - связана. По мнению автора, «две эти группы являются филогенетически самостоятельными эволюционными направлениями развития пресмыкающихся» (с. 161–162). Автор полагает, что представления о делении рептилий на термонейтрально и термостабильно активных при последующем изучении сильно изменятся.

Глава 3. «Способы адаптации рептилий к термальным условиям среды» акцентирует внимание читателя на индивидуальных адаптациях рептилий. Автору, как он сообщает во вводном разделе главы, «кажется, что, рассматривая способы адаптации пресмыкающихся к термальным условиям, необходимо, прежде всего, учесть их эндогенные характеристики, связанные с температурой» (с. 165). Автор также полагает, что «имеет смысл рассматривать отдельно индивидуальные и популяционные термальные адаптации, поскольку они имеют разные последствия: индивидуальные – больше в области экологии, а популяционные – больше в областях эволюции термобиологической сферы и эволюции рептилий как группы» (с. 166).

В разделе 3.1 на обширном материале продемонстрировано, что связь температуры рептилий с условиями среды не является однозначной. Данное утверждение, хоть в принципе и является общеизвестным, крайне значимо, так как на него опирается следующий раздел монографии. В разделе 3.2 автор предлагает схему механизма формирования пространственно-временной суточной структуры активности определенного вида рептилий в конкретных условиях среды (рис. 26 на с. 214). Автор пишет, что «имеется *единственный* возможный вариант пространственно-временной структуры активности, то есть животные могут быть активными только в определенное время суток и в определенных местах» (с. 213). (Об этом, само собой, знают все успешные ловцы животных; у нас это называется - «надо оказаться в нужном месте в нужное время».) Подобный вывод имеет огромное практическое значение: зная все приведенные в данной схеме переменные, можно с высокой долей вероятности прогнозировать нахождение рептилий в то или иное время суток в определенном биотопе. При дополнении данной схемы «далекими» воздействиями аналогичный прогноз можно делать, в том числе, и на целый сезон. В подразделе 3.2.4 приводится крайне интересное и перспективное предположение - «зная критический минимум суммы эффективных температур для данного вида, можно, например, определить, в каких районах он сможет жить, а в каких - нет» (с. 225). Здесь дается точный алгоритм вычисления суммы эффективных температур и многочисленные примеры. Иронизируем: при использовании данного подхода фаунистические экспедиции становятся ненужными, ведь произвести подобные расчеты можно, используя лишь данные метеостанции.

В главе 4 «Аспекты эволюции термобиологии рептилий» автор рассматривает эволюционные стороны термобиологической проблемы «не со стороны абстрактной, формальной логики (т. е. какие могли быть варианты течения процесса), а исходя из фактически наличествующих механизмов и направлений их возможной изменчивости» (с. 253). Так, на основе литературных и собственных данных о сопряженном и несопряженном окислении митохондрий автор выдвигает предположение, «что эволюционному переходу от малоподвижных амфибий к активно двигающимся рептилиям способствовало (и, главное, предшествовало) появление значительно усиленного механизма как сопряженного (в первую очередь), так и несопряженного (в меньшей степени) митохондриального окисления» (с. 254). Несопряженное окисление направило эволюцию рептилий на его эффективное использование. И «вот, у ряда групп появился (и, скорее всего, появлялся не раз) биохимический механизм резкого усиления несопряженного митохондриального окисления. Это привело к значительному, скачкообразному увеличению теплопродукции, что, в свою очередь, создало новую физиологическую базу для последующей эволюционной радиации. Это позволило еще более усилить активность животных, сделать ее намного менее зависимой от колебаний температуры среды, т. е. обеспечить жизнедеятельность при любых (даже при низких) температурах среды» (с. 255).

Судя по приведенным автором примерам, эволюция термобиологических показателей происходит не всегда в очевидной связи с адаптациями к конкретным условиям среды.

Глава 5 «Основная парадигма термобиологии рептилий» по своей сути представляет «сухой остаток» предыдущих глав, «представления об основах термобиологии рептилий в самом сконцентрированном виде» (с. 277). В ее основу положено 12 тезисов. Подобное тезисное изложение помогает отвлечься от частных примеров и охватить взором всю картину. На наш взгляд, первичное ознакомление с концепцией Черлина очень желательно начинать именно с этой главы.

Также весьма короткая глава 6 «Физиолого-экологическая матрица вида и ее возможное применение» посвящена созданию и практическому применению ФЭМ. Подобный авторский системный унифицированный подход к сбору первичного материала позволяет получать структурированные данные, которые можно эффективно использовать при дальнейшей работе. Он объединяет экологические и физиологические методы. Приведенные для матрицы параметры, возможно, требуют расширения и уточнения; однако сама идея, по нашему мнению, является крайне перспективной.

Седьмую главу «Проблемы методики термобиологических исследований и интерпретации данных» можно рассматривать как отдельную работу, имеющую ярко выраженную методическую

Четанов Н. А., Бакиев А. Г., Литвинов Н. А. Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 с. // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 66-73. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3701

направленность. В ней подробно излагаются правильные - с точки зрения автора - подходы к сбору первичного материала, его корректная интерпретация, правила проведения лабораторных исследований.

Комплиментарные замечания Черлина в адрес работ Коросова оставим без особых комментариев. Достаточно большая часть главы посвящена критике подходов неких условных исследователей (отчасти, видимо, в нашем «лице»), результаты которых не будут совпадать с результатами автора в связи с использованием других подходов в сборе и интерпретации данных. Приведенные примеры достаточно контрастны и наглядно показывают преимущества сбора данных по методике Владимира Александровича Черлина. Отдельно рассмотрены вопросы точности измерений и значимости различий в значениях. Однако в данном разделе автор приводит лишь субъективное мнение, которое вроде бы выглядит справедливым и логичным, но не подтверждается какими-то убедительными теоретическими выкладками: «...хотя математического обоснования своему утверждению я сейчас дать не смогу, но эмпирические данные и опыт вполне определенно показывают: даже статистически достоверные различия между выборками, например, добровольных максимумов до $1 ext{-}1.5^\circ$, скорее всего, серьезного физиологического и экологического значения для самих рептилий не имеют, поскольку благодаря тонким поведенческим механизмам терморегуляции эти различия просто нивелируются. А вот различия в 2-3° и более имеет смысл учитывать, рассматривать и обсуждать» (с. 311). В разделе 7.13 высказывается идея об использовании модального класса как более адекватного показателя по сравнению со среднеарифметическим. Такой подход, скорее всего, действительно даст огромные плюсы при оценке температурных предпочтений, но в таком случае необходимо привести точную методику его

Подводя общий итог, можно сказать, что монография Владимира Александровича Черлина является широким шагом вперед с точки зрения разработки некой единой концепции термобиологии рептилий. В ней подробно изложена система взаимоподкрепляющих предположений, сопровождающаяся наглядными и доступными примерами. Однако нельзя не отметить моменты, которые в настоящее время выглядят не до конца проработанными. Среди них назовем следующие.

расчета во избежание разночтений и, как следствие, некорректного сравнения данных.

- 1. Отсутствие четких границ между различными формами активности и во многих случаях лишь их субъективное разделение по личному предпочтению исследователя. В связи с чем возникают вопросы. Есть ли реальная необходимость в столь мелком дроблении форм активности рептилий? Не пора ли остановиться и даже объединить некоторые, ранее выделенные из них?
- 2. Сложная, вдобавок еще и меняющаяся от публикации к публикации терминология, не имеющая четкого обоснования.
- 3. Некая избирательность в использовании данных других исследователей: вписывающиеся в представленную концепцию данные демонстрируются, не вписывающиеся просто игнорируются.
- 4. Математический аппарат, который бы позволил достаточно легко сравнивать термобиологические показатели, полученные разными исследователями, приведен без детализации.

Претензий и вопросов к разделам «Реферат» и «Abstract» у нас нет.

Раздел «Благодарности» обогатил нас новой печальной информацией. Из него мы с сожалением узнали, что нашего коллеги Ю. А. Чикина уже нет в живых (последнее время с ним не общались).

Библиография включает почти 500 источников, большей частью - иностранных.

Еще несколько слов, не совсем «официальных», по общему нашему восприятию рецензируемой монографии.

Представления Черлина так или иначе охватили какую-то еще не совсем внятную, запутанную и несколько аморфно определенную сторону термобиологии рептилий. Суть только задета, но не вскрыта, нам показалось. Они (представления Черлина) претендует на общую концепцию. Но даже частные позиции этой концепции, от которых отталкивается автор, зачастую спорные.

Рассуждениями о нужности статистической обработки материала автор, видимо, оправдывает ее почти полное отсутствие в своей работе. Советуем ему подключить к исследованиям сведущих математиков. Необходимо также расширить его исследования на таксонах, распространенных ближе к северу. Особое внимание надо бы обратить на популяции, находящиеся не только на северной границе, а на северном пределе распространения «видовых» таксонов. Советуем Черлину также пока воздержаться от глобальных обобщений на основе сравнительно немногих полученных циферек (у нас их во много раз больше, но мы не спешим с обобщениями). Советуем поработать с таксонами, систематическое положение которых спорно, а также с таксонами гибридогенного происхождения. Тогда разрешение проблем окажется не столь однозначным, как полагает Черлин.

Возможно, Владимир Александрович во многом прав на обобщающем уровне. Но это - не очень

Четанов Н. А., Бакиев А. Г., Литвинов Н. А. Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 с. // Принципы экологии. 2014. № 3. С. 66-73. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3701

доказательно и, следовательно, не совсем научно. При этом его позиции мы уважаем, в большинстве положений с ним согласны.

Рецензируемая монография, как поймет проницательный читатель, еще далека от разрешения поставленных в ней вопросов. Будем приветствовать со стороны нашего коллеги Владимира Александровича Черлина любые действия на сближение и дополнение разных точек зрения, школ, направлений и частных позиций (каждая из них имеет право на существование) в общую картину термобиологии рептилий. Со своей стороны попытаемся этому способствовать.

Воспринимаем коллегу Владимира Александровича Черлина как очень сильного партнера. Его идеи, однако, пока больше пригодятся не для «полевиков», как мы, а для экспериментальных зоологов, наблюдающих за рептилиями в террариумах. Хотя лабораторным экспериментам и мы не чужды.

Разумеется, будем рады альтернативным точкам зрения, с авторами которых будем сотрудничать и дискуссировать.

Сконцентрируем итоговые результаты рецензии. Как нам кажется, приведенные выше замечания ни в коей мере не принижают значимости рецензируемой монографии, а лишь указывают на некоторые уязвимые позиции автора, на которые ему стоит обратить внимание. Книга написана Черлиным на высоком профессиональном уровне, это бесспорно. Но, по его же собственным словам: «Что бы мы делали без критики?! Думаю, наука просто остановилась бы!» (с. 389).

Просим автора монографии воспринять нашу критику в качестве конструктивной и не обижаться на нас за едкие замечания. Желаем научных успехов и всяческих благ дорогому коллеге из северной российской столицы – Владимиру Александровичу Черлину.

Библиография

Вопрос о квалификации в ДВО РАН изданий в форме книг издательства LAP LAMBERT Academic Publishing [The question of the qualifications in the Far East Branch of publications in the form of books from LAP LAMBERT Academic Publishing] // Дальневосточное отделение PAH. URL: http://www.febras.ru/niso/399-ob-izdaniyakh-v-forme-knig-izdatelstva-lap-lambert-academic-publishing (дата обращения 20.11.2014).

Коросов А. В. Рецензия на книгу В. А. Черлина «Термобиология рептилий. Общая концепция». СПб.: Изд-во «Русско-балтийский информационный центр БЛИЦ», 2012. 362 с. [Book Review VA Cherlin "Termobiology of reptiles. The general concept." SPb.: Publishing house "Russian-Baltic Information Center BLITZ", 2012. 362 р.] // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 2. С. 57-68.

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция [Termobiology of reptiles. The general concept]. СПб.: Изд-во «Русско-Балтийский информационный центр "БЛИЦ"», 2012. 362 с.

Благодарности

Рецензия подготовлена в рамках ПСР/НИР-29.

Cherlin V. F. Reptiles: temperature and ecology. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 452 p.

CHETANOV Nikolay	Perm state humanitarian pedagogical university, chetanov@yandex.ru
BAKIEV Andrey	Institute of ecology of Volga basin RAS, herpetology@list.ru
LITVINOV Nikolay	Perm state humanitarian pedagogical university, ganshchuk@mail.ru

References

The question of the qualifications in the Far East Branch of publications in the form of books from LAP LAMBERT Academic Publishing, Dal'nevostochnoe otdelenie RAN. URL: http:, www.febras.ru/niso/399-ob-izdaniyakh-v-forme-knig-izdatelstva-lap-lambert-academic-publishing (data obrascheniya 20.11.2014).

Korosov A. V. Book Review VA Cherlin "Termobiology of reptiles. The general concept." SPb.: Publishing house "Russian-Baltic Information Center BLITZ", 2012. 362 p., Principy ekologii. 2013. T. 2. No. 2. P. 57-68.

Cherlin V. A. Termobiology of reptiles. The general concept. SPb.: Izd-vo «Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr "BLIC"», 2012. 362 p.

http://ecopri.ru

http://petrsu.ru

УДК 57

О статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской по термобиологии прыткой ящерицы (1943 г.)

ЧЕРЛИН Владимир Александрович Ключевые слова:

история термобиология рептилии Зоопарк СПб., cherlin51@mail.ru

Аннотация:

Больше семидесяти лет назад в Зоологическом журнале была опубликована статья С. С. Либерман и Н. В. Покровской «Материалы по экологии прыткой ящерицы», выполненная под научным руководством А. М. Сергеева. по праву может считаться первой статья основополагающей в области термобиологии рептилий, поскольку была опубликована в 1943 г., т. е. на год раньше хорошо всем известной статьи Р. Б. Коула и Ч. М. Богерта (Cowles, Bogert, 1944), от которой сейчас отсчитывается начало этого направления научных исследований, а по научной значимости она ничуть ей не уступает. В первой ее части авторы описали температурные условия существования прытких ящериц Lacerta agilis: условия активности и термальную выносливость, во второй особенности их размножения и развития яиц. Обе части одинаково интересные и качественные, выполненные методически очень корректно. Авторами был применен комплекс терминов и понятий, который стал базовым при описании термобиологии рептилий, изучен полный суточный ход температур тела у ящериц, впервые было обращено внимание на то, что в период полной активности ящерицы поддерживают почти одинаковый уровень температуры тела. В их статье применены несколько очень важных новаций, в частности полный переход на измерение температуры тела вместо температуры почвы. Но некоторые важные новации (описание статусов использование моды для предпочитаемых температур и др.), к сожалению, в дальнейшем другими исследователями не применялись. В статье даны краткие библиографические справки о С. С. Либерман и А. М. Сергееве. Данных о Н. В. Покровской обнаружить не удалось.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 17 декабря 2014 года

Материалы

Уже более семидесяти лет назад, в 1943 г., в Зоологическом журнале была опубликована статья С. С. Либерман и Н. В. Покровской «Материалы по экологии прыткой ящерицы» (Либерман, Покровская, 1943). Под этим непритязательным названием оказалась работа совершенно замечательная, которая явно опередила свое время. В те годы термобиология рептилий еще только зарождалась. В Советском Союзе к тому времени было опубликовано всего несколько статей, касающихся этой темы (Стрельников, 1934; Родионов, 1938; Сергеев, 1939; Черномордиков, 1943). Англо- и немецкоязычных материалов было

несколько больше: с 1842 г., когда появилась первая публикация, касающаяся темы теплового баланса рептилий (статья Lamarre-Pacquot, 1842 о том, что в Бенгалии насиживающие самки питонов повышают температуру тела на несколько градусов), по начало 1944 г. мне известно их всего 77 (Agassiz, Gould, 1856; Weese, 1917; Hall, 1922; Mosauer, Lazier, 1933; Herter, 1941; и др). Лишь в следующем, 1944 г., появится работа Р. Б. Коула и Ч. М. Богерта (Cowles, Bogert, 1944), от которой, в основном, и отсчитывается сейчас время существования данного направления науки. Именно эта работа заложила базис термобиологии рептилий, основы терминологии, методические подходы и т. п. Однако по своей реальной значимости статья С. С. Либерман и Н. В. Покровской ничуть ей не уступает и именно она могла бы считаться такой пионерной работой. Но, во-первых, она была опубликована во время Второй мировой войны, во-вторых, на русском языке, а значит, осталась практически неизвестной западным специалистам. К сожалению, ее и по сей день мало кто вспоминает. В англоязычных статьях она изредка цитируется, но, судя по материалам этих статей, о ней вспоминают лишь постольку, поскольку она существует. В ее глубинную суть (для чего надо ее добросовестно перевести и прочесть) авторы не вникают, из западных авторов в нее никто, похоже, серьезно не вчитывался.

Статья С. С. Либерман и Н. В. Покровской являет нам пример очень подробной, научно обоснованной, комплексной работы по изучению животных. В первой ее части авторы описали температурные условия существования прытких ящериц *Lacerta agilis*, во второй – особенности их размножения и развития яиц. Обе части одинаково интересные и качественные. И это не очень удивительно, поскольку, не умаляя заслуг самих авторов, нужно помнить, что научное руководство работой осуществлял замечательный советский биолог А. М. Сергеев.

Работы начала - середины XX века делались зоологами, которые были еще в значительно большей степени «натуралистами», чем современные ученые («натуралист» - человек, который любит и знает интересующий его живой объект и природу вокруг, умеет его наблюдать и видеть, понимать непосредственно, почти без привлечения серьезного аппаратного обеспечения и суперсовременных методов статистической обработки). Поэтому их наблюдения имеют большую научную ценность, к ним надо относиться с уважением и вниманием, в них можно встретить чрезвычайно ценные детали, которые, к сожалению, упускаются порой их последователями, т. е. нашими современниками.

Обращает на себя внимание очень подробное изучение суточного хода микроклиматических параметров во всей зоне обитания ящериц, включая норы. Это позволило получить полную суточную динамику температур тела ящериц. Авторы, раскопав несколько нор, получили данные о том, где находились эти рептилии ночью, и, таким образом, определили, что их минимальная температура тела за сутки составляла $14-15^{\circ}$.

Стоит отметить, что в этом исследовании применялось измерение температуры тела у ящериц «per os», как пишут сами авторы. Также они описывают, что измерения производились термометром от аспирационного психрометра Ассмана. Баллончик со ртутью у этого термометра достаточно мал, чтобы позволить измерять ректальную температуру тела таких рептилий среднего размера, как взрослая обыкновенная гадюка, эфа, обыкновенный уж или амурский полоз. Но он слишком велик для измерения температуры тела у животных такого размера и строения, как прыткая ящерица. К сожалению, тогда в СССР не было изготовленного промышленным способом адекватного оборудования для этих целей. Измерения «per os» с помощью термометра Ассмана у прытких ящериц могут означать только измерения во рту и верхней части пищевода, поскольку проникновение его более глубоко маловероятно. Кроме того, он слишком температурно инерционен, поэтому может дать большие ошибки при измерениях таких небольших объектов. Сейчас мы знаем, что это вообще не самый удачный вариант методики, поскольку он, скорее, показатель температуры головы рептилии, чем «ядра» ее туловища. Теперь нам также известно, что на самом деле ящерицы наиболее четко регулируют именно температуру туловища, но в те годы этой информации еще не было. Да и существует очевидная разница между температурами головы и туловища (Crawford et al., 1977; etc.). Поэтому сравнение данных, касающихся температур тела, измеренных «per os» или ректально (т. е. температур головы и туловища), показывает, что они могут заметно различаться. При этом «разброс» температур головы больше, чем туловища, т. е. температура во рту и пищеводе может в определенные моменты оказаться несколько выше или ниже ректальной температуры. Поэтому при измерениях температур тела прытких ящериц у авторов статьи получились данные, порой существенно отличающиеся от указанных другими исследователями. Так, температура тела (ректальная) прытких ящериц при активности практически никогда не превышает 36° (Amat et al., 2003; наши измерения и мн. др.), а в Заключении своей статье С. С. Либерман и Н. В. Покровская указали максимальную температуру (во рту) 41°, что очень близко к указанным ими же температурам теплового окоченения.

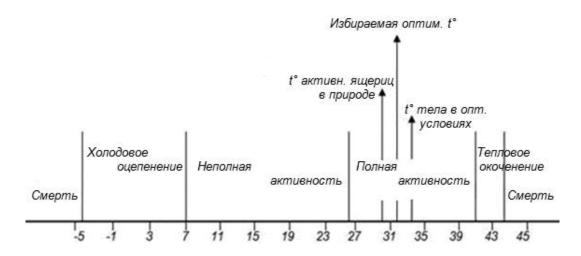
Но несмотря на некоторые неточности и даже, может быть, некорректности, в статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской появился ряд очень важных новаций, которые в дальнейшем, в работах других авторов, получили свое развитие. Точнее было бы сказать, что на самом деле немногие западные герпетологи были знакомы с этой статьей (т. е. немногие ее читали, а не просто были знакомы с фактом ее существования или, в крайнем случае, с цифрами, приведенными в таблицах), но к развитию системы терминов и понятий толкала общая логика полученных в исследованиях разных авторов материалов. Фактически некоторые новации, впервые появившиеся в данной статье, потом другими авторами «переоткрывались», а затем и развивались.

Эти новации в статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской следующие.

- 1. При определении термобиологических показателей авторы полностью перешли от регистрации температур среды (Herter, 1941) к измерениям **температур тела**.
- 2. В этой работе впервые был использован целый набор взаимосвязанных **терминов и понятий** в области термобиологии рептилий. К сожалению, авторы в дальнейшем не дали им строгих определений, но на стр. 251 своей статьи, на рис. 7 (см. рис. в моей статье) они также первый раз привели объединенную картину термобиологических показателей. Они применили их вполне корректно, четко проиллюстрировали их на рисунке, так что их смысл оказался вполне понятен.
- 3. Авторы впервые выявили различные *статусы активности* пресмыкающихся. Они выделили *неактивное состояние* и *активность*, которую, в свою очередь, разделили на *неполную* и *полную*.

Поскольку в статье, к сожалению, нет строгих определений статусов активности, то очень важно, что авторы привели описание того состояния ящериц, которое они определили как неактивное, и переход их в состояние полной активности. Эти описания приведены применительно к ящерицам, которых они достали из нор в 4 часа утра: «Из одной норки (t° – 14.8°) были выкопаны два самца, температура их тела 15 и 14°. Из другой норки (на глубине 29 см, t° 15.4°) был выкопан один самец, температура его тела 15°. Ящерицы не могли передвигаться, лишь слабо шевелили конечностями и медленно сгибали тело. Тонус мускулатуры очень понижен, дыхание редкое. На солнце температура тела постепенно повышалась, следуя за повышением температуры воздуха и все время несколько ее обгоняя. При температуре тела 25.5 и 27.5° (t° воздуха 20°) ящерицы активны, но кожа еще в складках, конечности дряблые. Полная подвижность приобреталась при температуре тела 30.5°» (стр. 249).

На рисунке явно проявляется понимание авторами смысла и места состояний неполной и полной активности. В выводах статьи (в Заключении на стр. 255) они выделили состояния активности в целом и отдельно – полной активности. Это очень важное теоретическое обстоятельство, т. к. полная активность – это состояние, резко отличающееся от состояний неактивного и неполной активности.



Температурные условия существования *L. agilis* (по: Либерман, Покровская, 1943; рис. 7 на стр. 251)

Temperature conditions of existence of L. agilis (Liberman, Pokrovskaya, 1943; fig. 7 on p. 251)

4. Выделение полной активности имеет и важное методическое значение, поскольку сам **диапазон температур** «**полной активности**» (а не просто абстрактной «активности») является важным термобиологическим показателем, а избираемую температуру (предпочитаемую, оптимальную) у таких животных, как прыткие ящерицы (термостабильно активные рептилии – Черлин, 2014), можно

получить **только** из совокупности данных, полученных при полной активности, на что авторы также специально указали впервые.

- 5. Авторы определили такой важный показатель, как температура тела ящериц при полной активности. В дальнейшем все исследователи стали применять термин «добровольная температура», окончательно укоренившийся после публикации статьи Р. Б. Коула и Ч. М. Богерта (Cowles, Bogert, 1944). Следует обратить внимание на то, что в статье Р. Б. Коула и Ч. М. Богерта понятие «добровольная температура» было определено и применено очень корректно. Хотя эти авторы и не выделяли статусы активности, но они специально оговаривали на стр. 277, что «добровольные температуры» - это диапазон температур тела, который регистрируется **после того, как ящерицы нагрелись и когда** они уже начали «полную активность» (нормальную активность, «рутинную» активность), хотя этим последним словосочетаниям они особого значения и отдельного определения далее не давали. С. С. Либерман и Н. В. Покровская, напротив, изначально сконцентрировали внимание именно на «ключевом» факторе - на состоянии **полной** активности. Таким образом, смысловое значение словосочетания «температура тела при полной активности», использованное С. С. Либерман и Н. В. Покровской, и термин «добровольная (voluntary) температура», примененный Р. Б. Коулом и Ч. М. Богертом, на самом деле по сути идентичны, но невнимание их последователей к понятию «полная активность» привело в дальнейшем ко множеству методических неточностей и ошибок. В результате термин «добровольная температура» Р. Б. Коула и Ч. М. Богерта стал не совсем четким, его значение часто определялось с ошибками, и он оказался намного более «расплывчатым», чем «температура тела при полной активности» С. С. Либерман и Н. В. Покровской (хотя этот последний термин вообще у последующих исследователей потерялся и забылся). Тем не менее именно термин «добровольная температура» окончательно утвердился после публикации Р. Б. Коула и Ч. М. Богерта.
- 6. Очень важно, что С. С. Либерман и Н. В. Покровская четко поняли и указали на то, что после того как прыткие ящерицы переходят в состояние полной активности, «температура ящерицы, несмотря на теснейшую зависимость от температуры среды, остается относительно постоянной, составляя в период активности 30-33°» (стр. 248). Другими словами, они впервые отметили, что при полной активности температура тела прытких ящериц почти постоянно удерживается в узком и стабильном диапазоне на достаточно высоком уровне. Это показывает, что они четко поняли и проиллюстрировали своим конкретным экспериментальным материалом смысл и значение как самого понятия полной активности, так и диапазона температур полной активности.
- 7. С. С. Либерман и Н. В. Покровская также определили избираемую (или «оптимальную», как они ее называли) температуру тела у ящериц (29-33°). Еще раз повторюсь, что они впервые и вполне конкретно указали на два очень важных методических обстоятельства: 1) избираемую («оптимальную») температуру тела у прытких ящериц можно определять только из совокупности температур тела при полной активности; 2) для выявления диапазона предпочитаемых (оптимальных) температур более всего подходит не средняя арифметическая из совокупности данных по температурам тела при встречах ящериц в состоянии полной активности, а **мода** (или **модальный класс**) этой совокупности. Такой методический прием был впервые применен, по замечанию самих авторов, их научным руководителем А. М. Сергеевым при определении оптимальной температуры тела у Lacerta saxicola (пример приведен в статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской на рис. 1, стр. 249). Применение моды, как биологически более обоснованного, чем средняя арифметическая, метода статистической обработки при определении предпочитаемых температур (в частности, у рыб), использовали и другие авторы (Рюмин, 1939; Ивлев, 1958; McCauley, 1977; Reynolds, Casterlin, 1978). Это важно, поскольку предпочитаемые («оптимальные») температуры, в частности, у прытких ящериц, - это уровень (или диапазон) температур тела, который наиболее часто встречается у них (избирается ими) в состоянии полной активности. Для описания этой характеристики, т. е. области совокупности с максимально плотным распределением данных, более всего подходит именно мода (или модальный класс), а не средняя арифметическая величина (Черлин, 1010, 2012, 2013, 2014).
- 8. Как значимые показатели температурной выносливости у прытких ящериц С. С. Либерман и Н. В. Покровская выбрали следующие: для холодовой выносливости холодовое оцепенение (примерно +7.5°) и смерть (примерно -4.9°); для тепловой выносливости тепловое окоченение (+41°) и смерть (+44.5°). При этом холодовое оцепенение и тепловое окоченение состояния обратимые, т. е. если ящериц перенести в среду с нормальной температурой, то через короткое время температура их тела вернется в допустимые границы и ящерицы продолжат вести обычную активность. По всей видимости, показатели «холодовое оцепенение» и «тепловое окоченение» могут соответствовать применяющимся сейчас показателям «критический минимум» и «критический максимум», т. е. температурам холодового

и теплового шока.

Большой интерес представляет и вторая часть статьи, касающаяся размножения и развития яиц прытких ящериц. Важен даже сам набор основных проблем, рассматривающихся в статье: условия откладки яиц, число и строение яиц, условия развития яиц, роль оболочки яиц. Проведенные опыты ответили, в частности, на два важных вопроса: «1) выбирает ли самка для откладки яиц определенные места и 2) насколько условия мест, избранных для откладки яиц, соответствуют оптимальным условиям развития последних» (стр. 251). Для яйцекладки самки выбирают грунт с влажным песком (в среднем это примерно 16.21 %). В сухой грунт яйца вообще не откладываются. Авторы доказывают, что влажность грунта является одним из условий, стимулирующих кладку. Также в статье определены условия влажности, необходимые для инкубации, формы поступления воды в яйца через разные типы его оболочек, необходимое количество влаги для развития яиц на разных стадиях. Это замечательная, очень корректная в методическом и практическом плане работа, особенно при учете того, что выполнена она была в конце тридцатых – начале сороковых годов XX века!

По моей просьбе заведующая отделом герпетологии Зоологического музея МГУ В. Ф. Орлова произвела в архивах Московского государственного университета поиск данных об авторах статьи. В книге об истории Зоологического музея МГУ (Любарский, 2009) на стр. 99 есть фотография 1941 г., на которой среди известных фигур кафедры зоологии позвоночных изображены С. С. Либерман и Н. В. Покровская. К сожалению, о Н. В. Покровской более никаких материалов обнаружить не удалось. А вот о С. С. Либерман кое-что нашлось. Серафима Соломоновна Либерман родилась 20 ноября 1919 г. В книге о жизни А. Н. Формозова (1980) на стр. 105 есть следующая информация: «Студенты старались как-то облегчить жизнь своего профессора. Жившая по соседству, на Остоженке, Серафима Соломоновна Либерман приходила к нему пилить дрова, а он в другие дни помогал в этом ей». Это относится к 1942–1943 гг. Впоследствии С. С. Либерман ушла в медицину, стала профессором, опубликовала с соавторами ряд книг и статей по лекарственной терапии (Сигидин и др., 1988; Гуськова, Либерман и др., 1982; Гуськова, Либерман, 1997; и др.). Я искренне благодарю В. Ф. Орлову за помощь в поиске этого исторического материала.

Отдельно несколько слов хотелось бы сказать о руководителе работы С. С. Либерман и Н. В. Покровской – замечательном биологе Алексее Михайловиче Сергееве. Он родился в Москве в 1913 г. Ходил в кружок юных биологов Московского зоопарка, где выполнил свою первую научную работу. Поступил на биологический факультет МГУ на кафедру зоологии позвоночных. Еще в студенческие годы участвовал во многих научных экспедициях. Окончил аспирантуру и представил к защите кандидатскую диссертацию, которая Ученым советом единодушно была оценена как докторская. Свободно владел тремя европейскими языками.

В 1939 г. участвовал в освобождении Западной Украины от белополяков, а в первые же дни Великой Отечественной войны прямо с полевой практики отправился добровольцем на фронт (хотя, как доктор наук, мог воспользоваться бронью). Воевал под Киевом, попал в окружение, но вывел из него свой взвод. По навету был арестован и находился в Усольском фильтрационном лагере, где в 1943 г. в возрасте 30 лет покончил с собой (Васильев, Васильева, 2012).

Он прожил короткую, но яркую жизнь. Его вклад в науку оценивается очень высоко. По работе С. С. Либерман и Н. В. Покровской, которой он руководил, его научный талант и потенциал не вызывают никаких сомнений. Его научные идеи, в частности в области биологии рептилий (понятия «термобиология» тогда еще не было), явно опережали все, что на тот момент было сделано за границей.

В заключении моей статьи хотелось бы обратить внимание на два важных обстоятельства. Во-первых, работа С. С. Либерман и Н. В. Покровской, выполненная под научным руководством А. М. Сергеева, - очень важная и знаковая. В ней впервые авторы обратили внимание и определили чрезвычайно важные детали, термины и понятия, продемонстрировали важные теоретические положения и методические подходы, которые, к сожалению, в дальнейшем учеными забылись: это статусы активности (полное и неполное активные состояния), температура полной активности, методика определения оптимальной температуры и др. Недостаточное внимание к этим вопросам привело, к сожалению, к серьезным некорректностям и ошибкам в дальнейшем развитии термобиологии рептилий, о чем я уже неоднократно подробно писал в своих работах (Черлин, 2012, 2013, 2014). Во-вторых, и это хотелось бы подчеркнуть особо, статья С. С. Либерман и Н. В. Покровской по праву может считаться **первой** основополагающей в области термобиологии рептилий, поскольку была опубликована в 1943 г., т. е. на год раньше статьи Р. Б. Коула и Ч. М. Богерта, от которой сейчас

отсчитывается начало этого направления научных исследований, а по научной значимости она ничуть ей не уступает.

Библиография

Васильев Б. Д., Васильева А. Б. Жизнь и научное наследие Алексея Михайловича Сергеева (1912–1943) [Life and scientific legacy of Alexei Mikhailovich Sergeyev (1912–1943)] // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 11. С. 1283–1290.

Гуськова Т. А., Либерман С. С. Хронобиологические аспекты лекарственной токсикологии (обзор состояния проблемы) [Chronobiological aspects of Drug Toxicology (review of the problem)] // Токсикологический вестник. 1997. № 2. С. 2-7.

Гуськова Т. А., Либерман С. С. и др. Результаты экспериментального и клинического изучения преднизолонгемисукцината – отечественного водорастворимого препарата преднизолона [The results of experimental and clinical study of prednizolongemisuktsinata – domestic water-soluble prednisolone] // ЭЙ. Новые лекарственные препараты. 1982. № 7. С. 17–20.

Ивлев В. С. Эколого-физиологический анализ распределения рыб в градиентных условиях среды [Ecological and physiological analysis of the distribution of fish in gradient environments] // Тр. совещ. Ихтиол. комис. АН СССР. Вып. 8. М., 1958. С. 288–296.

Либерман С. С., Покровская И. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы [Materials on the ecology of the sand lizard] // Зоол. журн. 1943. Т. 22. № 2. С. 247–256.

Любарский Г. И. История Зоологического музея МГУ: Идеи, люди, структуры [History of Zoological Museum of Moscow State University: Ideas, people, structure]. М.: КМК, 2009. 744 с.

Родионов В. Некоторые данные по газообмену у рептилий в состоянии переохлаждения [Some data on gas exchange in reptiles in the state of hypothermia] // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отдел биол. 1938. Т. 47. № 2. С. 182–187.

Рюмин А. В. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм [Temperature sensitivity of vertebrates and biological path of the origin of warm-blooded forms] // Сб. студ. научн. работ МГУ. М., 1939. Вып. 6. С. 55–84.

Сергеев A M. Температура пресмыкающихся в естественных условиях [The temperature of the reptiles in the natural environment] // Докл. AH СССР. 1939. T. XXII. № 1. C. 49–52.

Сигидин Я. А., Шварц Г. Я., Арзамасцев А. П., Либерман С. С. Лекарственная терапия воспалительных процессов [Drug therapy of inflammatory processes]. М.: Медицина, 1988. 240 с.

Стрельников И. Д. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных [Light as a factor in the ecology of animals. Article first. The action of solar radiation on the body temperature of some poikilothermic animals] // Известия Научного института имени П. Ф. Лесгафта. 1934. Том XVII–XVIII. С. 313–372.

Формозов А. А. Александр Николаевич Формозов (1899-1973) [Alexander Formozov (1899-1973)] / отв. ред. д-р геогр. наук А. А. Насимович. М.: Наука, 1980. 152 с.

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство) [Termal biology of reptiles. General information and research methods (manual)]. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2010. 124 с.

Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общая концепция [Termal biology of reptiles. The general concept]. СПб.: Русско-Балтийский информационный центр « БЛИЦ», 2012. 361 с.

Черлин В. А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий [Complexity and possible errors in the field studies on termal biology of reptiles] // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб., 2013. С. 32–39.

Черлин В. А. Рептилии: температура и экология [Reptiles: the temperature and the environment]. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 c.

Черномордиков В. В. О температурных реакциях пресмыкающихся [On the temperature reactions of reptiles] // Зоол. журн. 1943. Т. 22. № 5. С. 274–279.

Agassiz L., Gould A. A. Principles of zoology: Touching the structure, development, distribution and natural arrangement of the races of animals, living and extinct. Part I.Comparative physiology. Sheldon, Blakeman and Co., New York, 1856. 250 p.

Amat F., Llorente G. A., Carretero M. A. Reproductive cycle of the sand lizard (Lacerta agilis) in its southwestern range // Amphibia-Reptilia. 2000. Vol. 21. P. 463–476.

Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles // Bulletin of the American Museumof Natural History. 1944. № 83. P. 261–296.

Crawford E. C., Palomeque J., Barber B. J. Aphysiological basis for head-body temperature differences in a panting lizard. // Comp. Biochem. Physiol. 1977. 56A, 2:161–163.

Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals // Biol. Bull. 1922. Vol. 42. P. 31-51.

Herter K. Die Vorzungstemperaturen bel Landtieren. Naturwissenschaften. Berlin, 1941. Vol. 29. P. 155-164.

McCauley R. W. Laboratory methods for determining temperature preference // Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations. Proceed. Symp. and Panel Discuss. Northeast Fish and Wildlife Conf. (Northeast Division, Amer. Fish Soc. Hershey. Pa. April 27. 1976 / J. Fish Res. BoardCan. 1977. Vol. 34. № 5. P. 749-452 (Ed. Richards E. P., Reynolds W. W., McCauley R. W.).

Mosauer W., Lazier E. L. Death from insolation in desert snakes // Copeia. 1933. № 3. P. 149.

Reynolds W. W., Casterlin M. E. Ontogenetic change in preferred temperature and diel activity of the bullhead, *Ictahurus natalis* // Comp. Biochem. Physiol. 1978. Vol. A59. № 4. P. 409–411.

Weese A. O. An experimental study of the reactions of the horned lizard, *Phryrlosoma modestum* Gir., a reptile of the semi-arid desert // Biol. Bull. 1917. № 32. P. 98-116.

About the article by S. S. Liberman and N. V. Pokrovskaya on the thermal biology of Lacerta agilis (1943)

CHERLIN Vladimir

Zoo of St.Petersburg, cherlin51@mail.ru

Keywords:

history thermal biology reptiles

Summary:

More than seventy years ago in 1943 Zoological Journal (Moscow) published the article "Materials on the ecology of Lacerta agilis", by S. S. Liberman and N. V. Pokrovskaya that was prepared under the supervision of A.M.Sergeev. This article can be rightly considered as the first basic work in the field of reptile's thermal biology, as it was published one year earlier than the well-known paper by R. B. Cowles and Ch. M. Bogert (Cowles, Bogert, 1944), which now is considered to be the beginning of this direction of scientific research. But the scientific importance of this paper is not less than that of Cowles and Bogert. In the first part of this paper, the authors described temperature live conditions in Lacerta agilis and their thermal endurance, in the second part - the peculiarities of their breeding and development of eggs. Both parts are equally interesting and qualitative as well as methodically correct. The authors used the complex of terms and concepts, that later became basic in reptile's thermal biology. They studied the complete daily course of body temperatures in these lizards, for the first time they paid attention to the fact, that during the period of full activity of lizards their body temperature is almost stable. In this article some very important innovations were proposed, in particular, measuring body temperature instead of that of the soil. Unfortunately, some of these innovations (the description of activity statuses, using the mode for definition of preferred temperatures, etc.). were not applied by other researchers. In this paper the brief biographic information about S. S. Liberman and A. M. Sergeev is given. The data about N. V. Pokrovskaya has not found

References

Vasil'ev B. D. Vasil'eva A. B. Life and scientific legacy of Alexei Mikhailovich Sergeyev (1912-1943), *Zoologicheskiy zhurnal*. 2012. T. 91. No. 11. P. 1283-1290.

Gus'kova T. A. Liberman S. S. Chronobiological aspects of Drug Toxicology (review of the problem), *Toksikologicheskiy vestnik*. 1997. No. 2. P. 2-7.

Gus'kova T. A. Liberman S. S. The results of experimental and clinical study of prednizolongemisuktsinata - domestic water-soluble prednisolone, *EY. Novye lekarstvennye preparaty*. 1982. No. 7. P. 17-20.

Ivlev V. S. Ecological and physiological analysis of the distribution of fish in gradient environments, *Tr. sovesch. Ihtiol. komiP. AN SSS*R. Vyp. 8. M., 1958. P. 288-296.

Liberman S. S. Pokrovskaya I. V. Materials on the ecology of the sand lizard, *Zool. zhurn.* 1943. T. 22. No. 2. P. 247-256.

Lyubarskiy G. I. History of Zoological Museum of Moscow State University: Ideas, people, structure. M.: KMK, 2009. 744 p.

Rodionov V. Some data on gas exchange in reptiles in the state of hypothermia, Byull. Mosk. ob-va ispytateley

prirody. Otdel biol. 1938. T. 47. No. 2. P. 182-187.

Ryumin A. V. Temperature sensitivity of vertebrates and biological path of the origin of warm-blooded forms, *Sb. stud. nauchn. rabot MGU*. M., 1939. Vyp. 6. P. 55-84.

A M. The temperature of the reptiles in the natural environment, Dokl. AN SSSR. 1939. T. XXII. No. 1. P. 49-52.

Sigidin Ya. A. Shvarc G. Ya. Arzamascev A. P. Liberman S. S. Drug therapy of inflammatory processes. M.: Medicina, 1988. 240 p.

Strel'nikov I. D. Light as a factor in the ecology of animals. Article first. The action of solar radiation on the body temperature of some poikilothermic animals, *Izvestiya Nauchnogo instituta imeni P. F. Lesgafta.* 1934. Tom XVII-XVIII. P. 313-372.

Formozov A. A. Alexander Formozov (1899-1973), otv. red. d-r geogr. nauk A. A. Nasimovich. M.: Nauka, 1980. 152 p.

Cherlin V. A. Termal biology of reptiles. General information and research methods (manual). SPb.: Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr «BLIC», 2010. 124 p.

Cherlin V. A. Termal biology of reptiles. The general concept. SPb.: Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr « BLIC», 2012. 361 p.

Cherlin V. A. Complexity and possible errors in the field studies on termal biology of reptiles, *Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ih resheniya*: Stat'i po materialam dokladov Pervoy mezhdunarodnoy molodezhnoy konferencii gerpetologov Rossii i sopredel'nyh stran (Sankt-Peterburg, Rossiya, 25-27 noyabrya 2013 g.), Zoologicheskiy institut RAN. SPb., 2013. P. 32-39.

Cherlin V. A. Reptiles: the temperature and the environment. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 p.

Chernomordikov V. V. On the temperature reactions of reptiles, Zool. zhurn. 1943. T. 22. No. 5. P. 274-279.

Agassiz L., Gould A. A. Principles of zoology: Touching the structure, development, distribution and natural arrangement of the races of animals, living and extinct. Part I.Comparative physiology. Sheldon, Blakeman and Co., New York, 1856. 250 p.

Amat F., Llorente G. A., Carretero M. A. Reproductive cycle of the sand lizard (Lacerta agilis) in its southwestern range, Amphibia-Reptilia. 2000. Vol. 21. P. 463-476.

Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles, Bulletin of the American Museumof Natural History. 1944. No. 83. P. 261-296.

Crawford E. C., Palomeque J., Barber B. J. Aphysiological basis for head-body temperature differences in a panting lizard., Comp. Biochem. Physiol. 1977. 56A. Vol. 2. P. 161-163.

Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals, Biol. Bull. 1922. Vol. 42. P. 31-51.

Herter K. Die Vorzungstemperaturen bel Landtieren. Naturwissenschaften. Berlin, 1941. Vol. 29. P. 155-164.

McCauley R. W. Laboratory methods for determining temperature preference, Temperature preference studies in environmental impact assessments: an overview with procedural recommendations. Proceed. Symp. and Panel Discuss. Northeast Fish and Wildlife Conf. (Northeast Division, Amer. Fish Soc. Hershey. Pa. April 27. 1976, J. Fish Res. BoardCan. 1977. Vol. 34. No. 5. P. 749-452 (Ed. Richards E. P., Reynolds W. W., McCauley R. W.).

Mosauer W., Lazier E. L. Death from insolation in desert snakes, Copeia. 1933. No. 3. P. 149.

Reynolds W. W., Casterlin M. E. Ontogenetic change in preferred temperature and diel activity of the bullhead, Ictahurus natalis, Comp. Biochem. Physiol. 1978. Vol. A59. No. 4. P. 409-411.

Weese A. O. An experimental study of the reactions of the horned lizard, Phryrlosoma modestum Gir., a reptile of the semi-arid desert, Biol. Bull. 1917. No. 32. P. 98-116.



http://ecopri.ru

http://petrsu.ru

Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic Importance

ВЕСЕЛОВ Алексей Елпидифорович ФГБУН Институт биологии КарНЦ РАН, salmo@sampo.ru

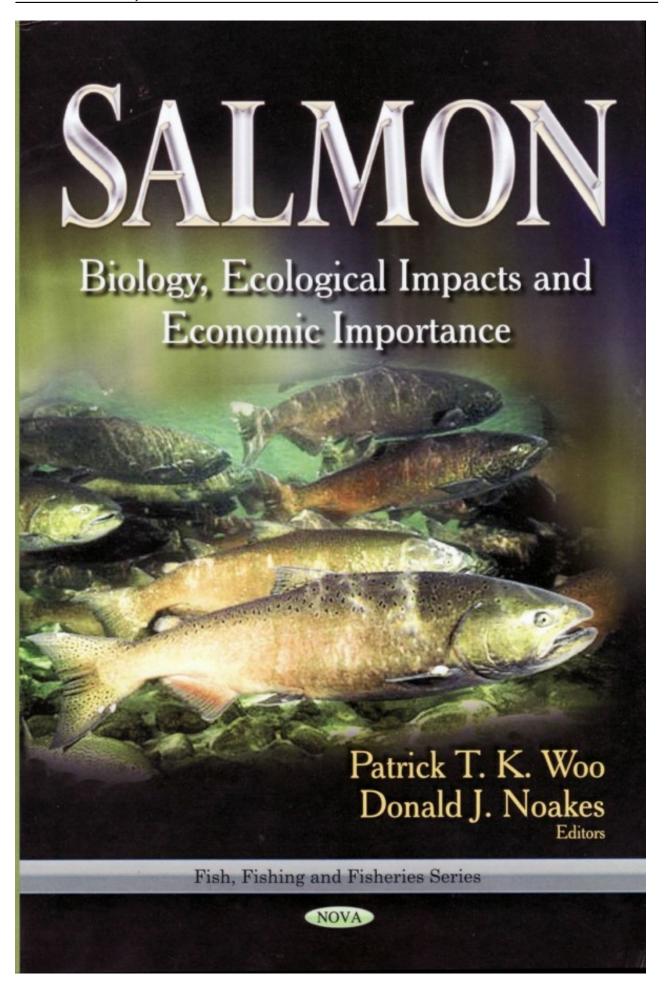
© 2014 Петрозаводский государственный университет

Получена: 25 декабря 2014 года Опубликована: 25 декабря 2014 года

В издательстве NOVA (New York) под редакцией профессоров Патрика By (Patrick T. K. Woo, University of Guelph, Canada) и Дональда Ноакеса (Donald J. Noakes, Thompson Rivers University) в текущем году вышла монография «Лосось: биология, экологические воздействия и экономическая важность» (Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic Importance). Редакторы повествуют, что к одним из самых многочисленных видов рыб в мире относятся лососи. У всех лососей есть местная экологическая, экономическая и социальная значимость, по крайней мере, семь видов лососевых, принадлежащих к двум родам (*Oncorhynchus* и *Salmo*), имеют торговое значение, они введены в культуру или вылавливаются в промышленных масштабах в Азии, Европе, Северной и Южной Америке. В связи с этим огромное количество исследований было проведено по биологии и экологии этих лососей, и они являются центральным объектом новой монографии.

В предлагаемой монографии объемом 347 страниц авторы попытались раскрыть как биологические, так и экономические особенности воспроизводства и эксплуатации лососевых рыб в мировом масштабе в надежде, что книга будет полезна и интересна коллегам. Монография содержит 15 глав, написанных 27 авторами из 11 стран, многие из которых - известные и уважаемые ученые. Учитывая глобальную важность лосося, к написанию ряда разделов были привлечены ученые из Японии и России. Эти авторы привносят отличающиеся мнения и развивают перспективные направления исследований. Однако их экспертные оценки и исследования, к сожалению, не всегда известны многим молодым ученым в Европе и Америке. Монография начинается с краткого обзора биологии лосося, его экономической и социальной значимости, а также его воздействия на окружающую среду. В последующих разделах рассматриваются морфологические, физиологические и поведенческие различия между диким и искусственно разводимым лососем. Исследуется рост, продовольственное использование и возникающие проблемы эвтрофирования воды при посленерестовой гибели диких лососей или при их искусственном выращивании в морских и пресноводных садках, на рыбоводных фермах. Авторы обсуждают вопросы потенциального использования побочных продуктов (желатин), возникающих при промышленной переработке лосося. Исследуется поведение лосося и генетика, включая их широкие приложения, которые способствуют нашему пониманию биологии этих видов рыб. В монографии анализируется значение биогенных факторов в культуре лосося; есть также главы по оценке воздействий на окружающую среду, а также экономической важности коммерческого рыболовства и фермерского культуры лосося. Редакторы подчеркивают важную принадлежность лосося к искусственно воспроизводимому ресурсу, и особенно - к сектору даров моря.

Основная аудитория предлагаемой книги – это исследователи, работающие в области промышленной аквакультуры, преподаватели университетов и консультанты по вопросам аквакультуры, а также менеджеры государственных рыбоводных заводов и частных ферм. Книга будет полезной для аспирантов и студентов бакалавриата, обучающихся по программе аквакультуры, она может также служить справочником для общих курсов по биологии рыб, рыболовству и аквакультуре.



Библиография

Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic Importance / ed. P. T. K. Woo, D. J. Noakes. New York: NOVA, 2014. 347 p.

Salmon: Biology, Ecological Impacts and Economic Importance

V	ES	EL	.0	V
	Αl	ex	œ	y

Institute of biology KarSC RAS, salmo@sampo.ru

References