



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 7. № 2 (27). Июнь, 2018

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
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
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»



Содержание Т. 7. № 2. 2018.

От редакции

Конкурсы

3

Оригинальные исследования

Боднар И. С., Чебан Е. В., Зайнуллин В. Г.	Особенности воздействия ионов меди и стронция на ряску малую (<i>Lemna minor</i> L.)	4 – 18
Галицын Д. И., Вершинин В. Л.	Репродуктивные особенности самок прыткой ящерицы (<i>Lacerta agilis</i> Linnaeus, 1758) Уральской горной страны на северном пределе распространения вида	19 – 28
Ердаков Л. Н., Моролдоев И. В.	ЦИКЛЫ В МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ (<i>MYODES RUFOCANUS</i>)	29 – 41
Ивантер Э. В., Жулинская О. Ю., Курхинен Ю. П.	Влияние интенсивной лесозаготовки на фаунистические комплексы мелких насекомых и грызунов Восточной Финляндии	42 – 55
Калинкина Н. М., Белкина Н. А.	Динамика состояния бентосных сообществ и химического состава донных отложений Онежского озера в условиях действия антропогенных и природных факторов	56 – 74
Кудяшева А. Г., Загорская Н. Г.	Взаимосвязи между отдельными показателями состава фосфолипидов печени полевки-экономки (<i>Alexandromys oeconomus</i> Pall.), обитающей в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности	75 – 86
Кулаков Д. В.	Сезонные и межгодовые изменения зоопланктона реки Неман	87 – 102
Оленина Т. Ю.	Перспективы развития права постоянного (бессрочного) пользования лесным участком	103 – 107
Равкин Ю. С., Богомоллова И. Н., Цыбулин С. М., Чеснокова С. В.	Оценка устойчивости границ при флоро-фаунистическом районировании	108 – 124
Романова Е. Б., Шаповалова К. В., Рябинина Е. С.	Лейкоцитарный состав крови и микроядра в эритроцитах амфибий загрязненных водных объектов Нижегородской области	125 – 139
Суходольская Р. А., Гордиенко Т. А., Вавилов Д. Н.	Почвенные беспозвоночные крупного промышленного центра	140 – 149
Шитиков В. К., Маленёв А. Л., Горелов Р. А., Бакиев А. Г.	Модели «доза-эффект» со смешанными параметрами на примере оценки токсичности яда обыкновенной гадюки <i>Vipera berus</i>	150 – 160



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://petrsu.ru>

Выпуск № 2

От редакции

КОНКУРСЫ

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Завершилось формирование второго выпуска журнала за 2018 г. В рамках программы развития журналов в 2018 г. наше издание «Принципы экологии» включено в перечень 100 журналов, и на ее реализацию уже выделены некоторые суммы.

Журнал уже с этого номера стал толще. В настоящее время идет подготовка интерфейса и текста условий проведения конкурса на самую интересную статью выпуска с выплатой премии. Помимо оценок научного жюри, предлагается учитывать рейтинговое голосование за статьи, понравившиеся читателям. Уже готовятся переводы некоторых статей на английский язык для последующей публикации на англоязычной странице нашего сайта.

*С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*



УДК 581.1

ОСОБЕННОСТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИОНОВ МЕДИ И СТРОНЦИЯ НА РЯСКУ МАЛУЮ (*LEMNA MINOR* L.)

БОДНАРЬ
Ирина Сергеевна

Институт биологии КНЦ УрО РАН, bodnar-irina@mail.ru

ЧЕБАН
Евгения Васильевна

Институт биологии КНЦ УрО РАН, gesha_lesik@mail.ru.

ЗАЙНУЛЛИН
Владимир Габдуллович

Институт биологии КНЦ УрО РАН, vzainullin@ib.komisc.ru

Ключевые слова:

ряска малая
фитотоксичность
медь
стронций
окислительный стресс

Аннотация: В данной работе изучены морфометрические изменения и уровень окислительного стресса при воздействии ионов стронция и меди на лабораторную культуру ряски малой (*Lemna minor* L.). Медь обладает чрезвычайной реакционной способностью, поэтому более токсична для ряски, чем стронций. Показано, что угнетение удельной скорости роста относительно контроля произошло при внесении 0.6 ммоль/л стронция и 3.15 мкмоль/л меди ($p \leq 0.05$). Повреждения в виде хлорозов появились при 0.3 ммоль/л стронция, 0.21 мкмоль/л меди. В градиенте концентраций при воздействии стронция изменилась окраска растений от зелено-желтой до желтой. Медь привела к побурению листовых пластинок (фрондов), корни побелели и отмерли при низких концентрациях (от 0.3 мкмоль/л). При высоких концентрациях ионов меди и стронция все растения некротически повреждены. Установлено, что при воздействии тяжелых металлов сократилась средняя площадь фрондов. Минимальная площадь наблюдалась при внесении 1.1 ммоль/л стронция и 5 мкмоль/л меди (начальная площадь уменьшилась на 23 и 42 % соответственно). Увеличение внутриклеточного уровня тяжелых металлов привело к нарушению окислительно-восстановительного баланса и накоплению активных форм кислорода. Уровень малонового диальдегида, маркера окислительного стресса, возрастал при увеличении концентрации металлов в среде ($p \leq 0.05$). Медь является более редокс-активным металлом, чем стронций. Установлено, что уровень МДА статистически значимо выше по сравнению с контролем начиная с 0.63 ммоль/л стронция и 5 мкмоль/л меди ($p \leq 0.05$).

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 23 января 2018 года

Подписана к печати: 25 июня 2018 года

Введение

Растения являются основой большинства естественных биоценозов, играют важную роль, являясь продуцентами первичных органических веществ, стоят в основании пищевой пирамиды. Воздействие на них различных поллютантов, в том числе и тяжелых металлов, приводит к снижению устойчивости биоценозов. Стронций и медь являются естественными компонентами водных и наземных экосистем. Однако из-за антропогенной деятельности концентрации этих металлов локально повышаются до уровней, которые создают потенциальный экологический риск. Стронций – щелочно-земельный металл, аналог кальция, доступен для растений и хорошо переносится вверх по пищевой цепи (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Для растений этот элемент является несущественным, но может замещать кальций при его недостатке (Miller et al., 1993). Это особенно опасно при загрязнении окружающей среды радиоактивным стронцием (Kanter et al., 2010). Загрязнение почв, вод и растений стабильным стронцием вызвано длительным применением в сельском хозяйстве фосфатных удобрений, стронцийсодержащих мелиорантов и отходов промышленности (Карпова, Потатыева, 2004; Литвинович, Лаврищев, 2008). Изотоп стронция – ^{90}Sr – причина радиоактивного загрязнения окружающей среды при ядерных испытаниях, утилизации радиоактивных отходов, а также при авариях на предприятиях ядерно-топливного цикла. ^{90}Sr образует преимущественно растворимые формы и переносится водными массами на большие расстояния, поэтому потенциально опасен для водных организмов (Сапожников и др., 2006). Преобразования ^{90}Sr в водной среде сопоставимы со стабильным стронцием (Tsukada et al., 2005; Zheng et al., 2016). Особенности воздействия стабильного изотопа на растительные организмы могут быть использованы при прогнозировании последствий загрязнения радиоактивным ^{90}Sr .

Самый большой источник загрязнения окружающей среды медью – промышленные и сельскохозяйственные отходы (Yruea, 2009). Медь входит в состав ряда ферментов, в первую очередь – оксидоредуктаз, являющихся необходимыми участниками реакций

энергетического обмена у всех аэробных организмов. Медь участвует в широком диапазоне биохимических и физиологических процессов в клетках растений, действует как кофактор Cu, Zn-супероксиддисмутазы и других ферментов. Окислительно-восстановительный цикл между двумя ее ионными формами может привести к образованию активных форм кислорода (АФК). Медь потенциально является высокотоксичным тяжелым металлом ввиду возможности ошибочного связывания с неспецифическими сайтами в молекулах белков и других соединений. Кроме того, медь, будучи редокс-активным металлом, потенциально может напрямую участвовать в генерации АФК (Vidaković-Cifrek et al., 2015).

Целью данного исследования является изучение морфометрических изменений и уровня окислительного стресса у ряски малой при воздействии ионов стронция и меди.

В качестве объекта исследования выбрана ряска малая. Представители семейства рясковые (*Lemnaceae*) являются перспективным экспериментальным объектом для экотоксикологических исследований и биомониторинга в силу своей химической чувствительности. Ряска малая (*Lemna minor* L.) – однодольное покрытосеменное растение, неукорененный плейстофит, с упрощенным строением (Тахтаджян, 1982). Она широко используется для тестирования воды с природных водоемов и сточных вод на токсичность.

Материалы

В работе использована лабораторная культура ряски малой Института биологии КНЦ УрО РАН. Растения культивировали в среде Штейнберга (Steinberg, 1946). Культивирование проводили в климатической камере при температуре 24 ± 0.1 °C, фотопериодичности 16 ч свет / 8 ч темнота, 70 % влажности. Интенсивность света 8000 люкс, представлена холодно-белым светом люминесцентных ламп. При проведении эксперимента колонии, состоящие из 2–4 фрондов, отбирали из материнской культуры и переносили в стерилизованные стеклянные чашки. Каждая экспериментальная емкость содержала 9–12 пластинок. Воздействие проводили в течение 7 дней, в соответствии с

рекомендациями OECD (2006). Определяли морфометрические показатели: удельную скорость роста, повреждения (хлорозы и некрозы), площадь фрондов. В работе в качестве источника ионов стронция использовали $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$, ионов меди – $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$. Используемые концентрации стронция от 0 до 1.58 ммоль/л, меди – от 0 до 12.6 мкмоль/л. В качестве контроля применяли растения, выращенные на среде Штейнберга.

Методы

Средняя удельная скорость роста – логарифмическое увеличение темпа роста – количества фрондов для каждой параллели опытных и контрольных групп (OECD, 2006).

$$\mu_{i-j} = (\ln(N_j) - \ln(N_i)) / t,$$

где μ_{i-j} – средняя удельная скорость роста от времени i до времени j ,

N_j – переменная теста в опыте во время j ,

N_i – переменная теста в контроле во время i ,

t – период времени от i до j .

Для определения времени удвоения (T_d) числа фрондов для проверки на соответствие критерию достоверности (удвоение в контроле менее чем за 60 часов) использовали следующую формулу:

$$T_d = \ln 2 / \mu.$$

Расчет площади фронда проводили по фотографиям, до воздействия и через семь дней после (OECD, 2006). Изображения проанализированы с помощью программного обеспечения Image J (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>, USA). В работе использовали отношение площадей до и после воздействия: S_2/S_1 , где S_1 – площадь в начале эксперимента, мм; S_2 – площадь через 7 дней, мм.

Для определения уровня малонового диальдегида (МДА) ряску предварительно содержали в экспериментальном растворе в течение четырех дней (Uruş Parlac, Demirezen, 2012). МДА определяли следующим образом: 50 мг растительного материала гомогенизировали в 1.5 мл 20 % трихлоруксусной кислоте с кварцевым песком, центрифугировали при 10 000 g в течение 15 минут. К отобраным 0.3 мл супернатанта добавили 1.2 мл 0.5 % тиобарбитуровой

кислоты в 20 % трихлоруксусной кислоте. Реакционную смесь инкубировали 30 минут при 95 °С, затем быстро охладили для того, чтобы остановить реакцию, центрифугировали 15 мин при 10 000 g. Оптическую плотность супернатанта определяли при 532 нм и 600 нм. В качестве контроля использовали раствор тиобарбитуровой кислоты в трихлоруксусной кислоте. Содержание МДА определяли по формуле:

$$C_x = (E_{532} - E_{600}) \cdot V_e / k \cdot m_s \cdot V_a,$$

где C_x – содержание МДА, нмоль/л сырой массы; E – оптическая плотность раствора; V_e – объем экстракта, взятый для анализа, мл; k – коэффициент молярной экстинкции МДА: $156 \text{ mM}^{-1} \times \text{cm}^{-1}$; m_s – масса образца для экстракции (Молекулярно-генетические и биохимические методы..., 2012).

Статистическую обработку проводили с использованием программного пакета Statistica 6.0. Статистическую значимость отличий между параметрами в опыте и контроле определяли с помощью критерия Стьюдента, Манна – Уитни, одностороннего дисперсионного анализа.

Результаты

Торможение роста – это основной ответ растительных организмов на воздействие тяжелых металлов, интегральная характеристика многих происходящих процессов. Однофакторный дисперсионный анализ данных показал, что имеется прямая зависимость между содержанием ионов металлов в растворе и удельной скоростью роста лабораторной культуры ряски малой ($p \leq 0.05$). Наименьшая эффективная наблюдаемая концентрация, при которой происходило угнетение роста, для стронция составила 0.6 ммоль/л, для меди 3.15 мкмоль/л (рис. 1, 2). Удельная скорость роста снизилась при 0.179, 0.95, 1.1, 1.27 ммоль/л стронция на 25.3, 34, 45 и 48.3 % соответственно по сравнению с контролем. Воздействие меди в концентрациях 5, 6.3, 9.45, 12.6 мкмоль/л привело к снижению темпа роста ряски относительно контроля на 59.5, 58, 83.3, 79.3 % соответственно. При максимальных исследуемых концентрациях скорость роста относительно контроля уменьшилась на 73.3 % для 1.58 ммоль/л стронция и на 80 % для 12.6 мкмоль/л меди.

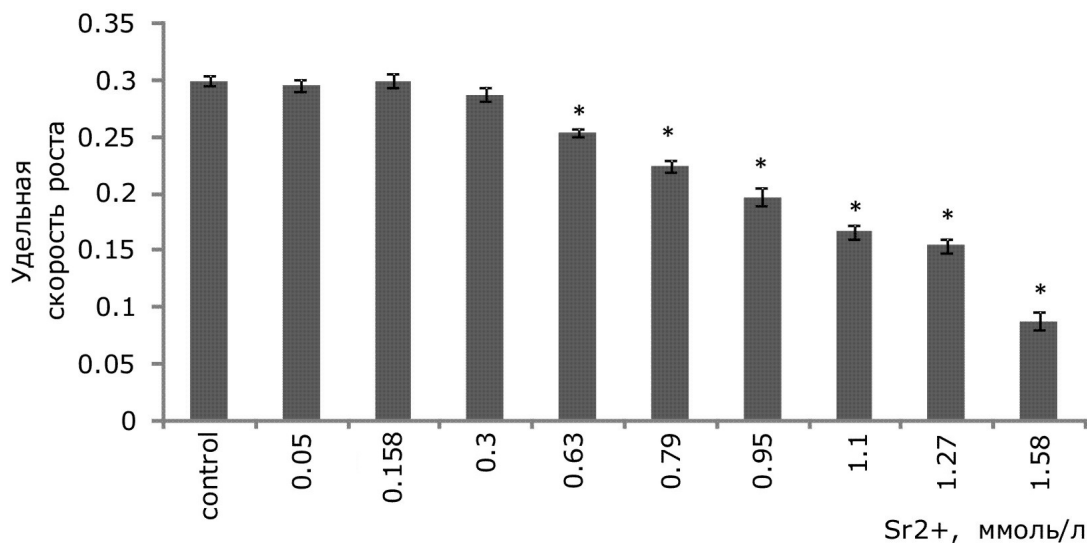


Рис. 1. Изменение удельной скорости роста ряски малой в зависимости от содержания ионов стронция в среде для культивирования. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 1. The change in the specific growth rate of duckweed depending on the concentration of strontium ions in the culture medium. * - the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), the Student's test

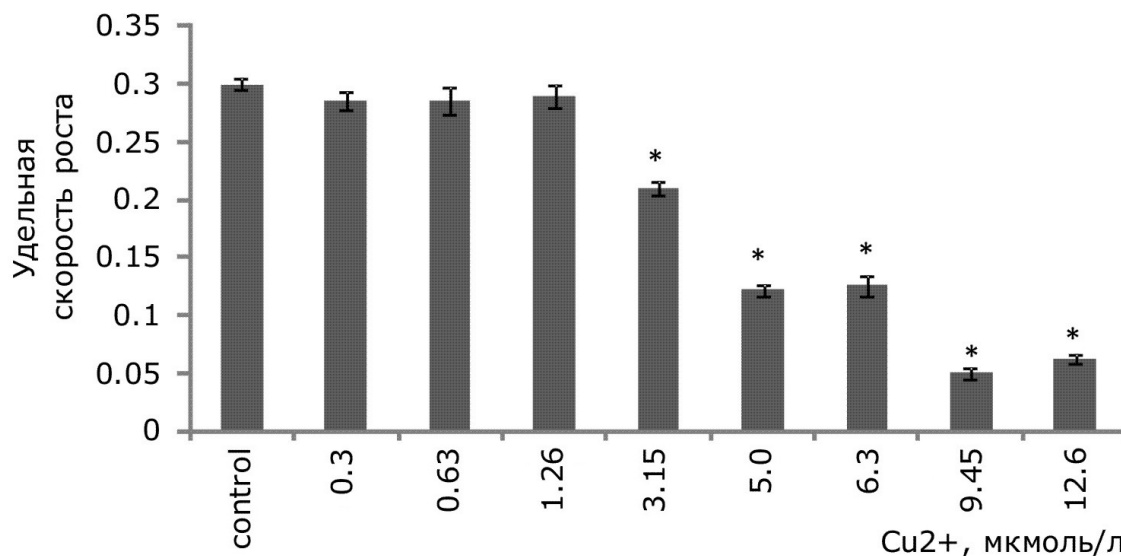


Рис. 2. Изменение удельной скорости роста ряски малой в зависимости от содержания ионов меди в среде для культивирования. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 2. The change in the specific growth rate of duckweed depending on the concentration of copper ions in the culture medium. * – the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), the Student's test

При воздействии тяжелых металлов появились повреждения поверхности зеленых пластинок в виде хлорозов и некрозов. Уровень поврежденных растений увеличивался с возрастанием концентрации металла в растворе ($p \leq 0.05$). Повреждения в виде хлорозов появились при 0.3 ммоль/л стронция, 0.211 мкмоль/л меди (рис. 3, 4). Высокий уровень растений с хлорозами и некрозами (свыше 60 % от общего числа растений) наблюдался при культивировании ряски с добавлением 0.948 ммоль/л стронция и 5 мкмоль/л меди. Основным типом повреж-

дений при высоких концентрациях являлись некрозы. Для обоих тяжелых металлов наименьшие эффективные наблюдаемые концентрации, при которых возникли повреждения листовой поверхности, ниже, чем те, что привели к угнетению удельной скорости роста.

В градиенте концентрации при воздействии стронция произошло изменение цвета фрондов от зелено-желтого до желтого. Воздействие меди привело к бурой окраске листьев, корни белели и отпадали уже при концентрации 0.3 мкмоль/л.

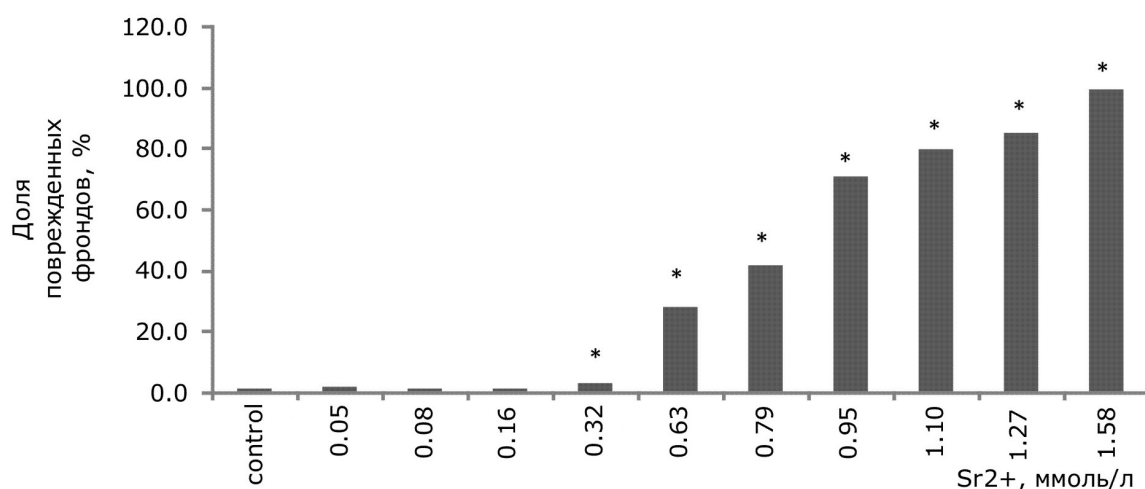


Рис. 3. Доля поврежденных фрондов ряски малой в зависимости от содержания ионов стронция в среде для культивирования. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 3. Fraction of damaged duckweed fronds, depending on the content of strontium ions in the culture medium. * – the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), Mann – Whitney's test

При воздействии рассматриваемых тяжелых металлов на ряску малую произошло снижение площади поверхности фрондов. Площадь уменьшалась по сравнению с контрольными растениями начиная с 0.316 ммоль/л стронция и 0.63 мкмоль/л меди (рис. 5, 6). Минимальная площадь фрондов наблюдалась при концентрации стронция 1.1 ммоль/л, меди – 5 мкмоль/л, средняя площадь листовой пластинки (фронда) сократилась на 23 и 42 % соответственно по сравнению с изначальной до воздействия тяжелых металлов. Зависимость между концентрацией ионов металлов и изменением площади поверхности фронда нелинейная. При увеличении концентрации исследуемых веществ в растворе средняя площадь уменьшалась, при воздействии высоких концентраций оставалась прежней, так как рост новых растений почти полностью подавлен,

и остаются лишь родительские растения с изначальной площадью листовой поверхности.

Однофакторный дисперсионный анализ показал, что при увеличении концентрации ионов тяжелых металлов в растворе уровень МДА у ряски малой повысился ($p \leq 0.05$). Стронций и медь спровоцировали развитие окислительного стресса у растений. Уровень МДА при воздействии стронция статистически значимо выше по сравнению с контролем начиная с 0.63 ммоль/л, меди – с 5 мкмоль/л (рис. 7, 8). Концентрация МДА при воздействии стронция достигла 46 ± 1.6 нмоль/г сырой массы, что в 3.6 раза выше, чем в контроле. При воздействии меди в высоких концентрациях уровень МДА выше и составлял 63.45 ± 2.2 нмоль/г сырой массы, что в 5.4 раза выше, чем в контроле.

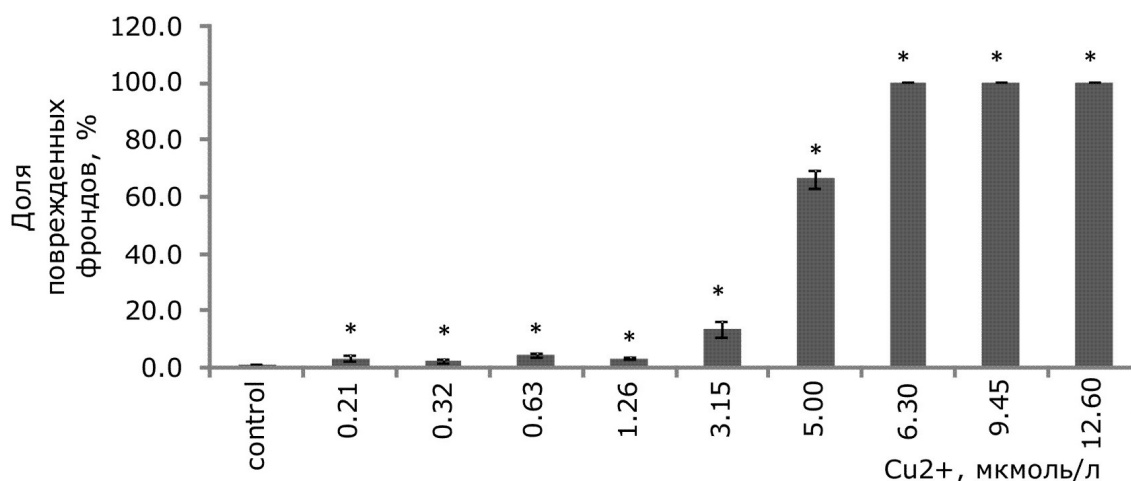


Рис. 4. Доля поврежденных фрондов ряски малой в зависимости от содержания ионов меди в среде для культивирования. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 4. Fraction of damaged duckweed fronds depending on the content of copper ions in the culture medium. * – the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), Mann-Whitney's test

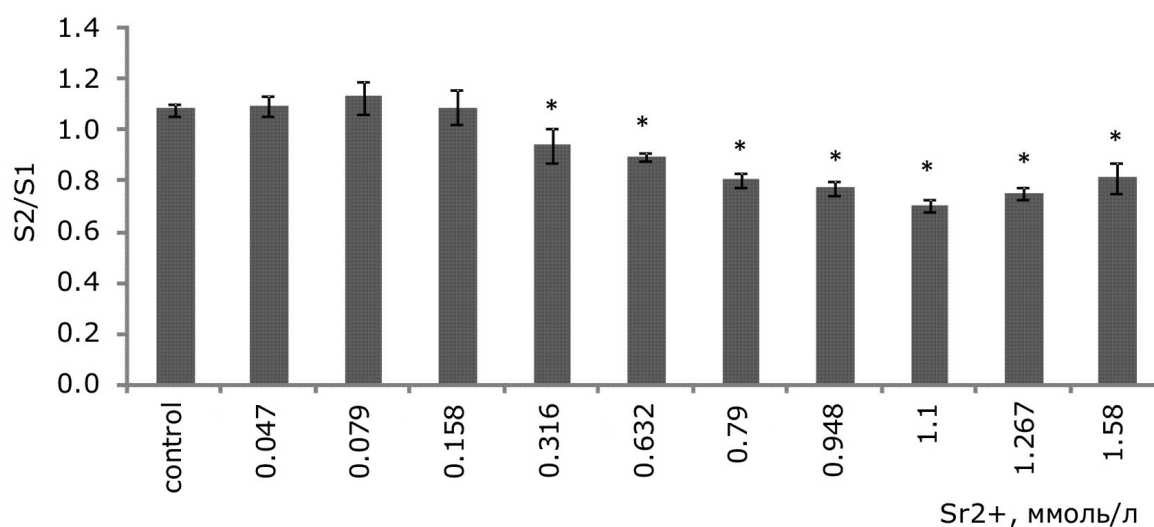


Рис. 5. Изменение площади фрондов ряски малой в зависимости от концентрации ионов стронция в растворе ($S2/S1$ – отношение площадей фрондов, $S1$ – первоначальная площадь фрондов, мм; $S2$ – площадь фрондов через 7 дней, мм). * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 5. Change in the area of the duckweed fronds as a function of the concentration of strontium ions in the solution ($S2 / S1$ is the ratio of the fronds areas, $S1$ is the original area of the fronds, mm; $S2$ is the area of the fronds after 7 days, mm). * – the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), the Student's test

Обсуждение

Тяжелые металлы относятся к одним из самых распространенных загрязнителей окружающей среды. На разных видах высших растений показано, что воздействие токсичных концентраций меди (3–100 ммоль/л) приводило к снижению биомассы, изменению содержания воды, хлорозам, некрозам, ингибированию роста побегов, удлинению корней, сокращению скорости прорастания семян, уменьшению содержания хлорофилла и изменению структуры хлоропластов и мембран тилакоидов в листьях шпината, риса, пшеницы (Ahsan et al., 2007; Baszynski et al., 1988; Lidon, Henriques, 1993; Ciscato et al., 1997; Pätsikkä et al., 1998; Quartacci et al., 2000; Panou-Filothéou et al., 2001). Ряска малая является активным аккумулятором тяжелых металлов, что используется в экотоксикологических экспериментах. В данном исследовании показано, что уже при 0.315 мкмоль/л меди произошло снижение удельной скорости роста лабораторной культуры ряски малой относительно контроля. Видимые повреждения листовой поверхности в виде хлорозов появились при более низкой концентрации 0.2 мкмоль/л. Для изменения площади листовой поверхности требуется 0.63 мкмоль/л меди. Характерными особенностями действия меди является бурая окраска фрондов и потеря растениями корней начиная с 0.3 мкмоль/л.

В силу своей реакционной способности медь показала себя токсичнее стронция по всем рассматриваемым морфологическим параметрам. Стронций привел к угнетению скорости роста ряски малой с 0.6 ммоль/л и возрастанию доли растений с хлорозами относительно контроля начиная с 0.3 ммоль/л ($p \leq 0.05$). При воздействии стронция (0.316–1.58 ммоль/л) сократилась площадь листовой поверхности (фрондов). Медь обладает чрезвычайной реакционной способностью, поэтому более токсична для растений, чем стронций. Медь имеет высокое сродство SH-группам, стронций подобно кальцию не образует прочных соединений с тиолами. При реакции ионов металлов с сульфгидрильными группами образуются нерастворимые, слабо диссоциирующие меркаптиды, что является причиной осаждения белков. Показано, что независимо от вида растений Cu^{2+} при одинаковом заряде иона с Cd^{2+} , Ni^{2+} , Pb^{2+} , Zn^{2+} оказывается токсичнее, поскольку име-

ет наивысшую плотность заряда, высокую электроотрицательность, что обуславливает способность меди оттягивать электроны и образовывать комплексы с биологически важными соединениями (Евсеева, 2006).

Характерная особенность действия стронция, наблюдаемая и у ряски, – это увеличение длины корней. Рост корней при избытке стронция объясняется излишней растяжимостью клеток. Одним из механизмов действия тяжелых металлов на растяжение клеток может быть изменение пластичности клеточных оболочек. Чем больше сродство металла к карбоксильным группам уроновых кислот, входящих в состав оболочек, тем в большей степени снижается их эластичность. Стронций, поглощаясь в зоне растяжения и накапливаясь в апопласте, образует менее прочные по сравнению с кальцием связи с уроновыми кислотами, в результате чего пластичность оболочек может несколько увеличиваться, в том числе и благодаря конкуренции с ионами кальция, аналогом которого он является (Кожевникова и др., 2009).

Механизмы токсического действия меди активно изучаются. Предположительно, медь мешает биосинтезу фотосинтетического аппарата, модифицирующих пигментов и белкового состава фотосинтетических мембран (Lidon, Henriques, 1991; Maksymiec et al., 1994; Pätsikkä et al., 2002). Медь негативно влияет на фотосистему II (ФСII). Медь ингибирует рост и нарушает клеточные процессы, такие как фотосинтез и дыхание (Marschner, 1995; Prasad, Strzalka, 1999; Yruela, 2005). Замена центрального Mg-иона хлорофилла медью приводит к ингибированию фотосинтеза (Kürper et al., 2003; Kürper, Kroneck, 2005). При высоких уровнях медь сильно фитотоксична и может привести к задержке роста, хлорозам, некрозам и депигментации листьев. На молекулярном уровне происходит связывание сульфгидрильных групп белков, что отрицательно сказывается на поглощении эссенциальных элементов и процессах переноса в клетке (Vidacovic-Cifrek et al., 2015).

Тяжелые металлы реагируют с функциональными группами белков, что приводит к изменению конформации белков и потере активности многих ферментов, а значит, нарушает метаболизм клеток (Иванов и др., 2001). Это влечет ингибирование активности или разрушение структур с перемеще-

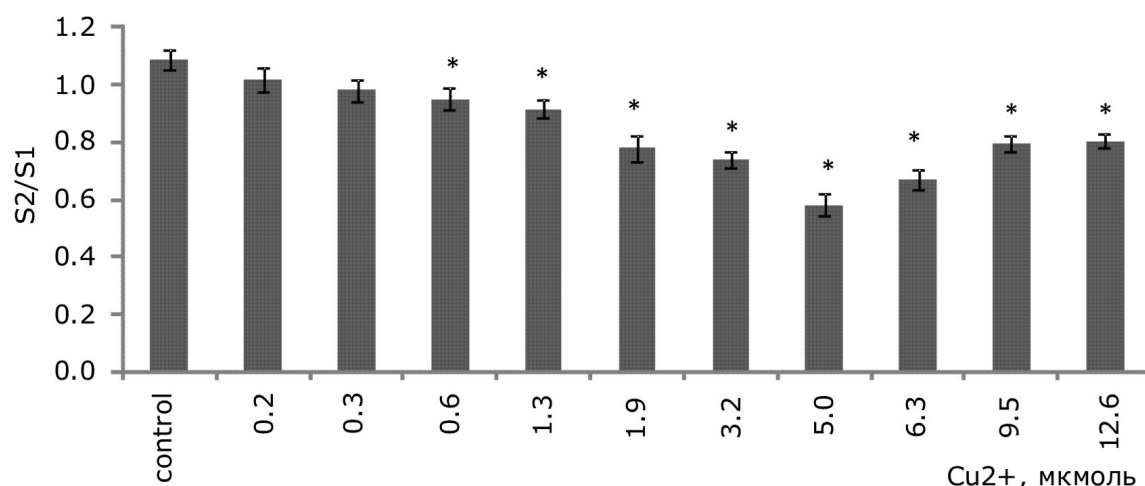


Рис. 6. Изменение площади фрондов ряски малой в зависимости от концентрации ионов меди в растворе ($S2/S1$ – отношение площадей фрондов, $S1$ – первоначальная площадь фрондов, мм; $S2$ – площадь фрондов через 7 дней, мм). * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 6. Change in the area of duckweed fronds as a function of the concentration of copper ions in the solution ($S2/S1$ is the ratio of the fronds areas ; $S1$ is the original area of the fronds, mm; $S2$ is the area of the fronds after 7 days, mm). * – the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), the Student's test

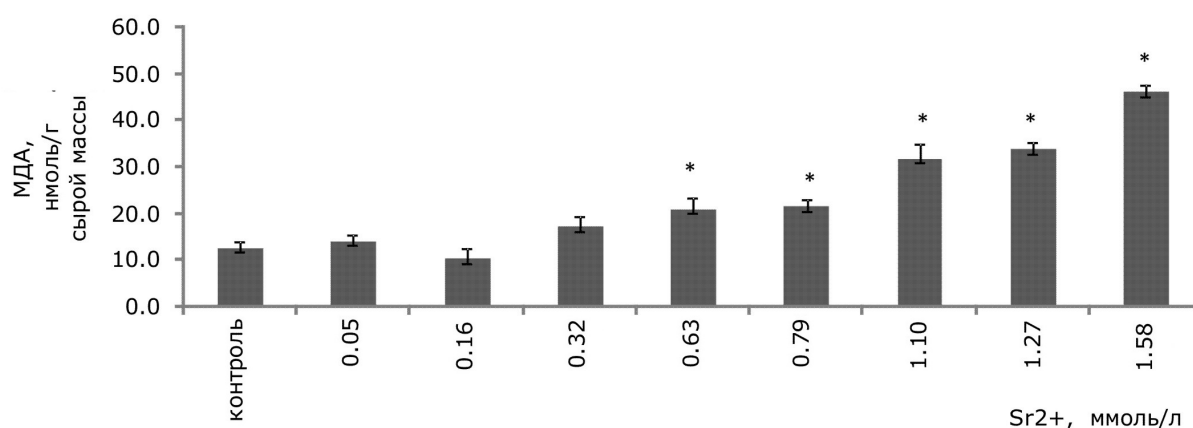


Рис. 7. Изменение содержания малонового диальдегида в клетках ряски малой в зависимости от концентрации ионов стронция в среде для культивирования. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 7. Change in the concentration of malondialdehyde in duckweed cells, depending on the concentration of strontium ions in the medium for cultivation. * – the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), Mann – Whitney's test

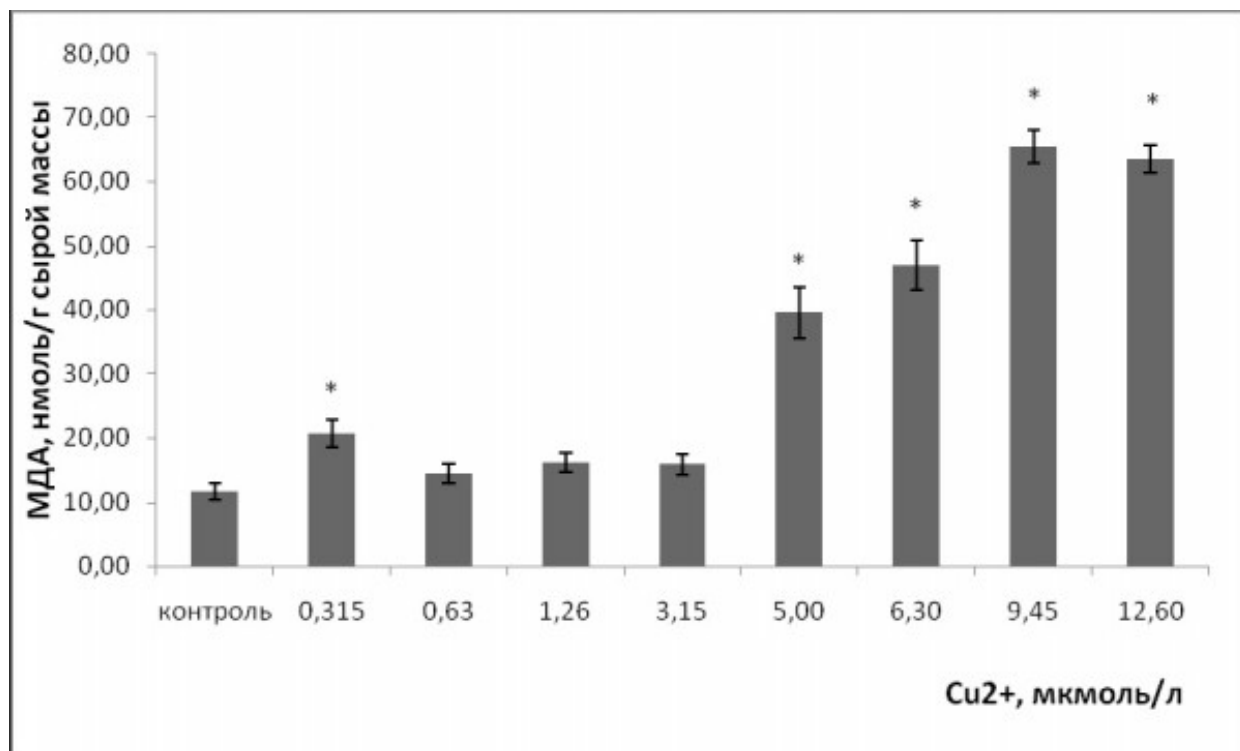


Рис. 8. Изменение содержания малонового диальдегида в клетках ряски малой в зависимости от концентрации ионов меди в среде для культивирования. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 8. Change in the concentration of malondialdehyde in duckweed cells, depending on the concentration of copper ions in the medium for cultivation. * – the differences are significant in comparison with controls ($p \leq 0.05$), Mann – Whitney's test

нием существенных элементов, таких как цинк, магний, кальций, железо, вызывая дополнительные эффекты дефицита (Su et al., 2007). При замене кальция на стронций, ион которого имеет сходные с ионом кальция физико-химические свойства, он не играет функциональной роли, свойственной последнему (Костюк, 1986). Sr^{2+} передвигается преимущественно по апопласту. В дополнение к апопластному пути со стронцием связаны различные кальциевые каналы (White, 2001; White et al., 2002).

Одной из причин токсичности тяжелых металлов является развитие в клетках окислительного стресса, вызванного образованием избыточного количества активных форм кислорода (АФК), обладающих чрезмерно высокой реакционной способностью. АФК представляют серьезную угрозу, так как могут подавлять активность ферментов, вызывать повреждения нуклеиновых кислот, плазмолеммы. При низких концентрациях АФК выполняют роль ключевых сигнальных молекул, участвуют в регуляции важнейших биологических процессов, экспрессии генов (Marschner, Sackmak, 1989). Переходные металлы, такие как медь, катализируют об-

разование гидроксильных радикалов (OH^*) от неферментативной химической реакции между супероксидом (O_2^*) и перекисью H_2O_2 (реакция Хабера – Вайса) (Halliwell, Gutteridge, 1984). Следовательно, избыток меди может вызвать окислительный стресс у растений, увеличение содержания высокотоксичных свободных радикалов, изменения в активности и содержании некоторых антиоксидантов (De Vos et al., 1992; Luna et al., 1994; Stohs, Bagchi, 1995; Gupta et al., 1999). Высокий уровень окислительного стресса приводит к повреждению клеточных мембран, фотосинтетических пигментов, белков, нуклеиновых кислот и липидов, в конечном итоге к гибели клетки (Sasmaz, 2016). Окислительный стресс является причиной перекисного окисления липидов (ПОЛ), возникает целый каскад последовательных свободнорадикальных реакций с образованием различных химических соединений (спиртов, альдегидов, кетонов), обладающих высокой биологической активностью и токсичностью. В результате ПОЛ нарушается структура клеточных мембран, снижается их пластичность, изменяется проницаемость. Помимо перекисного окисления липидов,

при воздействии меди происходит снижение содержания липидов и изменение состава жирных кислот тилакоидных мембран (Sadmann, Böger, 1980; Luna et al., 1994; Maksymiec et al., 1994). В результате этих изменений было обнаружено изменение текучести мембран (Quartacci et al., 2000). При распаде жирных кислот, сопровождающем ПОЛ, первоначально образуются диеновые конъюгаты, а затем такие метаболиты, как малоновый диальдегид. МДА – продукт разложения полинасыщенных жирных кислот биомембран, и его увеличение показывает, что растения находятся в стадии высокого уровня окислительного стресса (Загоскина, Назаренко, 2016). При средних и высоких концентрациях меди (от 5 до 12.6 мкмоль/л) уровень МДА у ряски выше, чем у контрольных растений. При данных концентрациях у ряски малой темпы роста сократились более чем на 60 % относительно контрольных растений, доля поврежденных растений в культуре выше 60 %, на 40 % уменьшилась

площадь листовой поверхности (фронда). При воздействии стронция уровень МДА у растений повысился при концентрациях на два порядка выше, чем у меди, – от 0.632 до 1.58 ммоль/л. При данных концентрациях у растений также наблюдались морфометрические изменения, снизилась удельная скорость роста, площадь фрондов, увеличилась доля растений с хлорозами и некрозами.

Заключение

Увеличение внутриклеточного уровня тяжелых металлов привело к нарушению окислительно-восстановительного баланса в растительной клетке и накоплению активных форм кислорода. В силу большей реакционной способности медь токсичнее стронция. Высокий уровень окислительного стресса сопровождался значительным увеличением доли растений с хлорозами и некрозами, сокращению площади фрондов, низкой удельной скорости роста растений.

Библиография

- Евсеева Т. И., Белых Е. С., Майстренко Т. А. Закономерности индукции цитогенетических эффектов у растений при действии тяжелых металлов // Вестник Института биологии. 2005. № 1. С. 2–11.
- Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник МГПУ. Сер.: Естественные науки. 2016. № 2. С. 9–23.
- Иванов В. Б., Быстрова Е. И., Сергин И. В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 606–630.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
- Карпова Е. А., Потатуева Ю. А. Последствия применения различных форм фосфорных удобрений: стронций в системе дерново-подзолистая почва – растения // Агрохимия. 2004. С. 91–96.
- Кожевникова А. Д., Серегин И. В., Быстрова Е. И., Беляева А. И., Катаева М. Н., Иванов В. Б. Влияние нитратов свинца, никеля и стронция на деление и растяжение клеток корня кукурузы // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 2. С. 268–277.
- Костюк П. Г. Кальций и клеточная возбудимость. М.: Наука, 1986. 255 с.
- Литвинович А. В., Лаврищев А. В. Стронций в системе удобрения (мелиоранты)-почва-растения-животные (человек) // Агрохимия. 2008. № 5. С. 73–86.
- Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / Под ред. Вл. В. Кузнецова, В. В. Кузнецова, Г. А. Романова. М.: БИНОМ, 2011. С. 348–349.
- Сапожников Ю. А., Алиев Р. А., Калмыков С. Н. Радиоактивность окружающей среды. М.: БИНОМ, 2006. 286 с.
- Тахтаджян А. Л. Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 493–500.
- Ahsan N., Lee D.-G., Lee S.-H., Kang K. Y., Lee J. J., Kim P. J., Yoon H.-S., Kim J.-S., Lee B.-H. Excess copper induced physiological and proteomic changes in germinating rice seeds // Chemosphere. 2007. Vol. 67. P. 1182–1193.
- Baszynski T., Tukendorf A., Ruszkowska M., Skórzynska E., Maksymiec W. Characteristics of the photosynthetic apparatus of copper nontolerant spinach exposed to excess copper // Journal of Plant Physiology. 1988. Vol. 132. P. 708–713.
- Ciscato M., Valcke R., van Loven K., Clijsters H., Navari-Izzo F. Effects of in vivo copper treatment on the photosynthetic apparatus of two *Triticum durum* cultivars with different stress sensitivity // Physiologia Plantarum. 1997. Vol. 100. P. 901–908.

- De Vos C. H. R., Schat H., De Waal M. A. M., Voojis R., Ernst W. H. O. Increased resistance to copper-induced damage of the root cell plasmalemma in copper tolerant *Silene cucubalus* // *Physiologia Plantarum*. 1991. Vol. 82. P. 523–528.
- Gupta M., Cuypers A., Vangronsveld J., Clijsters H. Copper affects the enzymes of the ascorbate-glutathione cycle and its related metabolites in the roots of *Phaseolus vulgaris* // *Physiologia Plantarum*. 1999. Vol. 106. P. 262–267.
- Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Oxygen toxicity, oxygen radicals, transition metals and disease // *The Biochemical Journal*. 1984. Vol. 219. P. 1–14.
- Kanter V., Hausen A., Michalke B., Draxi S., Schäffner A. Caesium and strontium accumulation in shoots of *Arabidopsis thaliana*: genetic and physiological aspects genetic and physiological aspects // *Journal of Experimental*. 2010. Vol. 61. № 14. P. 3995–4009.
- Küpper H., Kroneck P. M. H. Heavy metal uptake by plants and cyanobacteria // *Metal Ions in Biological Systems*. 2005. Vol. 44. P. 97–144.
- Küpper H., Šetlík I., Šetliková E., Ferimazova N., Spiller M., Küpper F. C. Copper-induced inhibition of photosynthesis: limiting steps of *in vivo* copper chlorophyll formation in *Scenedesmus quadricauda* // *Functional Plant Biology*. 2003. Vol. 30. P. 1187–1196.
- Lidon F. C., Henriques F. S. Limiting step in photosynthesis of rice plants treated with varying copper levels // *Journal of Plant Physiology*. 1991. Vol. 138. P. 115–118.
- Lidon F. C., Henriques F. S. Changes in the thylakoid membrane polypeptide patterns triggered by excess Cu in rice // *Photosynthetica*. 1993. Vol. 28. P. 109–117.
- Luna C. M., González A., Trippi V. S. Oxidative damage caused by excess of copper in oat leaves // *Plant & Cell Physiology*. 1994. Vol. 35. P. 11–15.
- Maksymiec W., Russa R., Urbanik-Sypniewska T., Baszynski T. Effect of excess Cu on the photosynthetic apparatus of runner bean leaves treated at two different growth stages // *Physiologia Plantarum*. 1994. Vol. 91. P. 715–721.
- Marschner H., Cakmak I. High light intensity enhances chlorosis and necrosis in leaves of Zn, K and Mg deficient plants // *J. Plant. Physiol*. 1989. Vol. 134. P. 308–315.
- Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. Boston, 1995. 889 p.
- Miller E. K., Blum J. D., Friedland A. J. Determination of soil exchangeable leaching loss and weathering rates using Sr isotopes // *Nature*. 1993. Vol. 362. P. 438–441.
- OECD Guidelines for the testing chemicals. *Lemna* sp. Growth Inhibition Test. Organisation for Economic Co-operation and Development. Paris, 2006.
- Panou-Filotheou H., Bosabalidis A. M., Karataglis S. Effects of copper toxicity on leaves of oregano (*Origanum vulgare hirtum*) // *Annals of Botany*. 2001. Vol. 88. P. 207–214.
- Pätsikkä E., Aro E.-M., Tyystjärvi E. Increase in the quantum yield of photoinhibition contributes to copper toxicity *in vivo* // *Plant Physiology*. 1998. Vol. 117. P. 619–627.
- Pätsikkä E., Kairavuo M., Sersen F., Aro E.-M., Tyystjärvi E. Excess copper predisposes photosystem II to photoinhibition *in vivo* by outcompeting iron and causing decrease in leaf chlorophyll // *Plant Physiology*. 2002. Vol. 129. P. 1359–1367.
- Prasad M. N. V., Strzalka K. Impact of heavy metals on photosynthesis // *Heavy metal stress in plants*. 1999. P. 117–138.
- Quartacci M. F., Pinzino C., Sgherri C. L. M., Dalla Vecchia F., Navari-Izzo F. Growth in excess copper induces changes in the lipid composition and fluidity of PSII-enriched membranes in wheat // *Physiologia Plantarum*. 2000. Vol. 108. P. 87–93.
- Sadmann G., Böger P. Copper-mediated lipid peroxidation processes in photosynthetic membranes // *Plant Physiology*. 1980. Vol. 66. P. 797–800.
- Sasmaz M., Obek E., Sasmaz A. Bioaccumulation of uranium and thorium by *Lemna minor* and *Lemna gibba* in Pb-Zn-Ag tailing water // *Bull. Environ Contam Toxicol*. 2016. Vol. 96. № 3. P. 832–837.
- Steinberg R. Mineral requirement of *Lemna minor* // *Plant Physiol*. 1946. Vol. 21. P. 42–48.
- Stohs S. J., Bagchi D. Oxidative mechanisms in the toxicity of metal ions // *Free Radical Biology & Medicine*. 1995. Vol. 18. P. 321–336.
- Su Y., Maruthi B., Sridhar B., Han F. X., Diehl S. V., Monts D. L. Effect of bioaccumulation of Cs and Sr natural isotopes on foliar structure and plant spectral reflectance of Indian mustard (*Brassica Juncea*) // *Water Air Soil Pollut*. 2007. Vol. 180. P. 65–74.
- Tsukada H., Takeda A., Takahashi T., Hasegawa H., Hisamatsu S., Inaba J. Uptake and distribution of ⁹⁰Sr and stable Sr in rice plants // *J. Environ. Radio*. 2005. Vol. 81. P. 221–231.

- Uruç Parlac K., Demirezen Yilmaz D. Response of antioxidant defences to Zn stress in three duckweed species // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2012. № 85. P. 52–58.
- Vidaković-Cifrek Ž., Tkalec M., Šikić S., Tolić S., Lepeduš H., Pevalek-Kozlina B. Growth and photosynthetic responses of *Lemna minor* exposed to cadmium in combination with zinc or copper // *Arh Hig Rada Toksikol*. 2015. Vol. 66. P. 141–152.
- White P. J. The pathways of calcium movement to the xylem // *Journal of Experimental Botany*. 2001. Vol. 52. P. 891–899.
- White P. J., Bowen H. C., Demidchik V., Nichols C., Davies J. M. Genes for calcium-permeable channels in the plasma membrane of plant root cells // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)*. 2002. Vol. 1564. P. 299–309.
- Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Funct. Plant Biol.* 2009. Vol. 36. P. 409–430.
- Yruela I. Copper in plants // *Brazilian Journal of Plant Physiology*. Vol. 17. P. 145–146.
- Zheng G., Pemberton R., Li P. Bioindicating potential of strontium contamination with Spanish moss *Tilandsia usneoides* // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2016. Vol. 152. P. 23–27.

Благодарности

Работа выполнена по теме НИР «Механизмы биогенной миграции радионуклидов и закономерности возникновения отдаленных последствий, индуцированных у растений и животных в условиях хронического радиационного и химического воздействия», Гос. задание № AAAA-A18-118011190102-7 (№ 0414-2018-0002).

FEATURES OF THE EFFECT OF COPPER AND STRONTIUM IONS ON THE LABORATORY CULTURE OF DUCKWEED (*LEMNA MINOR* L.)

BODNAR
Irina Sergeevna

Институт биологии КНЦ УрО РАН, bodnar-irina@mail.ru

CHEBAN
Evgeniya Vasil'evna

Институт биологии КНЦ УрО РАН, gecha_lesik@mail.ru

ZAINULLIN
Vladimir Gabdullovich

Институт биологии КНЦ УрО РАН, vzainullin@ib.komisc.ru

Key words:
duckweed
phytotoxicity
copper
strontium
oxidative stress

Summary: The purpose of this study is to investigate the morphometric changes and the level of oxidative stress in the duckweed when exposed to strontium and copper ions. The laboratory culture of the duckweed was provided by the Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Science (Russia, Syktyvkar). The plants were cultivated on Steinberg medium (Steinberg, 1946). We determined the following morphometric parameters: specific growth rate, damage to the fronds (chlorosis and necrosis), the area of the fronds. Strontium and copper were added to the different media as filter-sterilized solutions of $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ or $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ in a final concentration ranging from 0 to 1.58 mM for strontium and 0 to 12.6 μM for copper. As controls, plants grown on Steinberg medium were used. The area of the fronds was calculated from photographs before exposure and seven days after it (OECD, 2006). The images were analyzed using the Image J software (NIH, USA). To determine the level of malondialdehyde (MDA), a TBA test was used. Duckweeds were previously contained in an experimental solution for four days (Uruç Parlac, Demirezen, 2012). As expected, both copper and strontium induced a dose-dependent decrease in specific plant growth ($p \leq 0.05$). Strontium caused the inhibition of the specific growth rate of duckweeds as compared with controls since 0.6 mmol/l and copper - since 3.15 $\mu\text{mol/l}$. When exposed to 0.63 mmol / liter of strontium solution, the plants growth rate was reduced by 15.33 %, 3.15 $\mu\text{mol/l}$ of copper solution - by 30 % as compared with controls. The maximum used concentrations caused a reducing growth rate in comparison with controls by 73.3% for 1.58 mmol/l of strontium solution and by 80 % for 12.6 $\mu\text{mol/l}$ of copper solution. Based on this 7-day growth inhibition test, it was concluded that copper was more toxic to *L. minor* than strontium. The level of damaged plants increased with increasing metal concentrations ($p \leq 0.05$). Damage in the form of chlorosis appeared at 0.3 mmol/l of strontium and 0.211 $\mu\text{mol/l}$ of copper. Over 60 % of damaged plants were at 0.948 mmol/l of strontium and 5 $\mu\text{mol/l}$ of copper. At high concentrations of copper and strontium ions, all plants are necrotic damaged. High concentrations of the heavy metals caused the surface area of the fronts to decrease. After seven days of exposure the area decreased at a strontium concentration 0.316 mmol/l, copper - of 0.63 $\mu\text{mol/l}$ compared to control plants. Univariate analysis of variance showed that when the concentration of strontium and copper in solution increased, the MDA level rose ($p \leq 0.05$). Strontium and copper provoke the development of oxidative stress in plants. The level of MDA in plants when exposed to strontium is statistically significantly higher than in controls, beginning with 0.63 mmol/l, and copper - 5 $\mu\text{mol/l}$. An increase in the intracellular level of heavy metals causes a disturbance in the oxidation-reduction balance in the plant cells and the accumulation of active oxygen species. Because of its greater reactivity, copper is more toxic than strontium. A high level of oxidative stress is accompanied with a significant increase in the proportion of plants with chlorosis and necrosis, a reduction in the area of fronds, and a low specific growth rate of plants.

Received on: 23 January 2018

Published on: 25 June 2018

References

- Ahsan N., Lee D. G., Lee S. H., Kang K. Y., Lee J. J., Kim P. J., Yoon H. S., Kim J. S., Lee B. H. Excess copper induced physiological and proteomic changes in germinating rice seeds, *Chemosphere*. 2007. Vol. 67. P. 1182–1193.
- Baszynski T., Tukendorf A., Ruszkowska M., Skórzynska E., Maksymiec W. Characteristics of the photosynthetic apparatus of copper nontolerant spinach exposed to excess copper, *Journal of Plant Physiology*. 1988. Vol. 132. P. 708–713.
- Ciscato M., Valcke R., van Loven K., Clijsters H., Navari-Izzo F. Effects of in vivo copper treatment on the photosynthetic apparatus of two *Triticum durum* cultivars with different stress sensitivity, *Physiologia Plantarum*. 1997. Vol. 100. P. 901–908.
- De Vos C. H. R., Schat H., De Waal M. A. M., Voojis R., Ernst W. H. O. Increased resistance to copper-induced damage of the root cell plasmalemma in copper tolerant *Silene cucubalus*, *Physiologia Plantarum*. 1991. Vol. 82. P. 523–528.
- Evseeva T. I. Belyh E. S. Maystrenko T. A. Regularities in the induction of cytogenetic effects in plants under the action of heavy metals, *Vestnik Instituta biologii*. 2005. No. 1. P. 2–11.
- Gupta M., Cuypers A., Vangronsveld J., Clijsters H. Copper affects the enzymes of the ascorbate-glutathione cycle and its related metabolites in the roots of *Phaseolus vulgaris*, *Physiologia Plantarum*. 1999. Vol. 106. P. 262–267.
- Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Oxygen toxicity, oxygen radicals, transition metals and disease, *The Biochemical Journal*. 1984. Vol. 219. P. 1–14.
- Ivanov V. B. Bystrova E. I. Sergin I. V. Comparison of the influence of heavy metals on root growth in connection with the problem of specificity and selectivity of their action, *Fiziologiya rasteniy*. 2001. T. 48. P. 606–630.
- Küpper H., Šetlík I., Šetlíková E., Ferimazova N., Spiller M., Küpper F. C. Copper-induced inhibition of photosynthesis: limiting steps of in vivo copper chlorophyll formation in *Scenedesmus quadricauda*, *Functional Plant Biology*. 2003. Vol. 30. P. 1187–1196.
- Küpper H., Kroneck P. M. H. Heavy metal uptake by plants and cyanobacteria, *Metal Ions in Biological Systems*. 2005. Vol. 44. P. 97–144.
- Kanter V., Hausen A., Michalke B., Draxi S., Schäffner A. Caesium and strontium accumulation in shoots of *Arabidopsis thaliana*: genetic and physiological aspects, *Journal of Experimental Botany*. 2010. Vol. 61. No. 14. P. 3995–4009.
- Karpova E. A. Potatueva Yu. A. Consequences of application of various forms of phosphorus fertilizers: strontium in the sod-podzolic soil system – plants, *Agrokhimiya*. 2004. P. 91–96.
- Kostyuk P. G. Calcium and cellular irritability. M.: Nauka, 1986. 255 p.
- Kozhevnikova A. D. Seregin I. V. Bystrova E. I. Belyaeva A. I. Kataeva M. N. Ivanov V. B. Effect of lead, nickel and strontium nitrates on the division and extension of corn root cells, *Fiziologiya rasteniy*. 2009. T. 56. No. 2. P. 268–277.
- Lidon F. C., Henriques F. S. Changes in the thylakoid membrane polypeptide patterns triggered by excess Cu in rice, *Photosynthetica*. 1993. Vol. 28. P. 109–117.
- Lidon F. C., Henriques F. S. Limiting step in photosynthesis of rice plants treated with varying copper levels, *Journal of Plant Physiology*. 1991. Vol. 138. P. 115–118.
- Litvinovich A. V. Lavrishev A. V. Strontium in the system of fertilizer (meliorants)-soil-plants-animals (human), *Agrokhimiya*. 2008. No. 5. P. 73–86.
- Luna C. M., González A., Trippi V. S. Oxidative damage caused by excess of copper in oat leaves, *Plant & Cell Physiology*. 1994. Vol. 35. P. 11–15.
- Maksymiec W., Russa R., Urbanik-Sypniewska T., Baszynski T. Effect of excess Cu on the photosynthetic apparatus of runner bean leaves treated at two different growth stages, *Physiologia Plantarum*. 1994. Vol. 91. P. 715–721.
- Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. Boston, 1995. 889 p.
- Marschner H., Cakmak I. High light intensity enhances chlorosis and necrosis in leaves of Zn, K and Mg deficient plants, *J. Plant. Physiol.* 1989. Vol. 134. P. 308–315.
- Miller E. K., Blum J. D., Friedland A. J. Determination of soil exchangeable cation loss and weathering rates using Sr isotopes, *Nature*. 1993. Vol. 362. P. 438–441.
- Molecular-genetic and biochemical methods in modern plant biology, Pod red. V. V. Kuznecova, V. V. Kuznecova, G. A. Romanova. M.: BINOM, 2011. P. 348–349.
- OECD Guidelines for the testing chemicals. *Lemna* sp. Growth Inhibition Test. Organisation for Economic Co-operation and Development. Paris, 2006.
- Pätsikkä E., Aro E. M., Tyystjärvi E. Increase in the quantum yield of photoinhibition contributes to copper toxicity in vivo, *Plant Physiology*. 1998. Vol. 117. P. 619–627.
- Pätsikkä E., Kairavuo M., Sersen F., Aro E.-M., Tyystjärvi E. Excess copper predisposes photosystem II to photoinhibition in vivo by outcompeting iron and causing decrease in leaf chlorophyll, *Plant*

- Physiol. 2002. Vol. 129. P. 1359–1367.
- Panou-Filotheou H., Bosabalidis A. M., Karataglis S. Effects of copper toxicity on leaves of oregano (*Origanum vulgare hirtum*), *Annals of Botany*. 2001. Vol. 88. P. 207–214.
- Pendias A. Pendias H. Microelements in soils and plants. M.: Mir, 1989. 439 p.
- Prasad M. N. V., Strzalka K. Impact of heavy metals on photosynthesis, *Heavy metal stress in plants*. 1999. P. 117–138.
- Quartacci M. F., Pinzino C., Sgherri C. L. M., Dalla Vecchia F., Navari-Izzo F. Growth in excess copper induces changes in the lipid composition and fluidity of PSII-enriched membranes in wheat, *Physiologia Plantarum*. 2000. Vol. 108. P. 87–93.
- Sadmann G., Böger P. Copper-mediated lipid peroxidation processes in photosynthetic membranes, *Plant Physiology*. 1980. Vol. 66. P. 797–800.
- Sapozhnikov Yu. A. Aliev R. A. Kalmykov S. N. *Environmental Radioactivity*. M.: BINOM, 2006. 286 p.
- Sasmaz M., Obek E., Sasmaz A. Bioaccumulation of uranium and thorium by *Lemna minor* and *Lemna gibba* in Pb-Zn-Ag tailing water, *Bull. Environ Contam Toxicol*. 2016. Vol. 96. No. 3. P. 832–837.
- Steinberg R. Mineral requirement of *Lemna minor*, *Plant Physiol*. 1946. Vol. 21. P. 42–48.
- Stohs S. J., Bagchi D. Oxidative mechanisms in the toxicity of metal ions, *Free Radical Biology & Medicine*. 1995. Vol. 18. P. 321–336.
- Su Y., Maruthi B., Sridhar B., Han F. X., Diehl S. V., Monts D. L. Effect of bioaccumulation of Cs and Sr natural isotopes on foliar structure and plant spectral reflectance of Indian mustard (*Brassica Juncea*), *Water Air Soil Pollut*. 2007. Vol. 180. P. 65–74.
- Tahtadzhyan A. L. *Plant life*. M.: Prosveschenie, 1982. T. 6. P. 493–500.
- Tsukada H., Takeda A., Takahashi T., Hasegawa H., Hisamatsu S., Inaba J. Uptake and distribution of ⁹⁰Sr and stable Sr in rice plants, *J. Environ. Radio*. 2005. Vol. 81. P. 221–231.
- Uruç Parlac K., Demirezen Yilmaz D. Response of antioxidant defences to Zn stress in three duckweed species, *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2012. No. 85. P. 52–58.
- Vidaković-Cifrek Ž., Tkalec M., Šikić S., Tolić S., Lepeduš H., Pevalek-Kozlina B. Growth and photosynthetic responses of *Lemna minor* exposed to cadmium in combination with zinc or copper, *Arh Hig Rada Toksikol*. 2015. Vol. 66. P. 141–152.
- White P. J. The pathways of calcium movement to the xylem, *Journal of Experimental Botany*. 2001. Vol. 52. P. 891–899.
- White P. J., Bowen H. C., Demidchik V., Nichols C., Davies J. M. Genes for calcium-permeable channels in the plasma membrane of plant root cells, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)*. 2002. Vol. 1564. P. 299–309.
- Yruela I. Copper in plants, *Brazilian Journal of Plant Physiology*. Vol. 17. P. 145–146.
- Yruela I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions, *Funct. Plant Biol*. 2009. Vol. 36. P. 409–430.
- Zagoskina N. V. Nazarenko L. V. Reactive oxygen species and antioxidant system of plants, *Vestnik MGPU. Ser.: Estestvennye nauki*. 2016. No. 2. P. 9–23.
- Zheng G., Pemberton R., Li P. Bioindicating potential of strontium contamination with Spanish moss *Tilandsia usneoides*, *Journal of Environmental Radioactivity*. 2016. Vol. 152. P. 23–27.



УДК 57.022; 57.055; 598.112.23

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ САМОК ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS LINNAEUS*, 1758) УРАЛЬСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДА

ГАЛИЦЫН
Дмитрий Игоревич

ФГАОУ ВО Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н. Ельцина, dm.galitsyn@yandex.ru

ВЕРШИНИН
Владимир Леонидович

Институт экологии растений и животных УрО РАН, vol_de_mar@list.ru

Ключевые слова:
Lacerta agilis
репродукция
плодовитость
популяция
граница ареала
Уральская горная страна
западные и
восточные предгорья

Аннотация: Изучение репродуктивной биологии рептилий в настоящее время является одним из наиболее востребованных направлений в герпетологии. Впервые изучены репродуктивные параметры прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на западном и восточном макросклоне Уральского хребта: плодовитость самок, размеры яиц в яйцеводах, особенности локализации кладок. Проведен анализ данных показателей в контексте оптимизации энергозатрат на размножение. Районы проведения исследований находятся на территории Среднего Урала в южной части Свердловской области. Полевой материал собран в 2011–2013 гг. В исследование включено 50 беременных самок и 206 найденных кладок. Сняты промеры длины и ширины яиц для расчета их объема. Статистическую обработку данных проводили при помощи пакетов MS Excel 2007 и Statistica 8.0. Для выявления возможных различий проводили дисперсионный анализ. Для определения корреляционных отношений применяли коэффициент Пирсона. Установлена отрицательная корреляция объема яйца и абсолютной плодовитости. Для популяций восточных предгорий установлена положительная корреляция объема яйца с размерами самки. Выявлены достоверные различия в стратегии воспроизводства популяций, населяющих западные и восточные предгорья. Для прыткой ящерицы западных предгорий характерно большее число яиц в яйцеводах самок при относительно небольших размерах яиц. В городской популяции восточных предгорий тенденция противоположна. Обнаруженное увеличение размеров самок и яиц, наряду со снижением общей плодовитости, скорее всего, связано с усилением континентальности климата в направлении с западного на восточный макросклон Уральского хребта. Полученные результаты иллюстрируют реализацию двух направлений в стратегии размножения прыткой ящерицы. Первое – с большей плодовитостью – реализуется на западном макросклоне, второе – с большим объемом яйца – в городской популяции на восточном. Оптимизация энергозатрат на размножение осуществляется на популяционном уровне.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. А. Кидов

Рецензент: В. Н. Куранова

Получена: 02 апреля 2018 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

Совокупность процессов жизнедеятельности организма, направленных на размножение, служит залогом существования надорганизменных комплексов во времени. В то же время пластичность репродуктивной стратегии можно рассматривать в качестве адаптивной возможности, которая может проявляться на популяционном уровне (Шмальгаузен, 1983). В частности, варианты репродуктивной специфики пойкилотермных животных как *r*-стратегов, как правило, канализованы в двух направлениях:

1) увеличение числа яиц при уменьшении их средних размеров;

2) увеличение размеров яйца на фоне снижения плодовитости.

При этом оба сценария часто можно наблюдать у представителей одного вида. Подобное проявление вариантов в репродукции некоторые авторы именуют принципом «адаптивной игры в орлянку» («adaptive coin flipping») (Kaplan, Cooper, 1984). Исходя из общих представлений о репродуктивном потенциале популяций (Darwin, 1874; Shine, 1988; Reeve, Fairbairn, 1999) имеет место существенная связь размеров производителей с их плодовитостью. Выбор в пользу конкретного варианта может быть обусловлен экологической спецификой популяции на фоне локальных условий среды. Биологический смысл «адаптивной игры в орлянку» заключается в оптимизации затрат энергии на процессы, связанные с размножением (MacArthur, Wilson, 1967; Pianka, 1970). При любом сценарии вероятность успеха воспроизводства на популяционном уровне должна оставаться высокой (Шмальгаузен, 1983).

В связи с этим цель данной работы – анализ репродуктивных особенностей прыткой ящерицы (на примере северных популяций в западных и восточных предгорьях Среднего Урала) в контексте оптимизации энергозатрат на размножение.

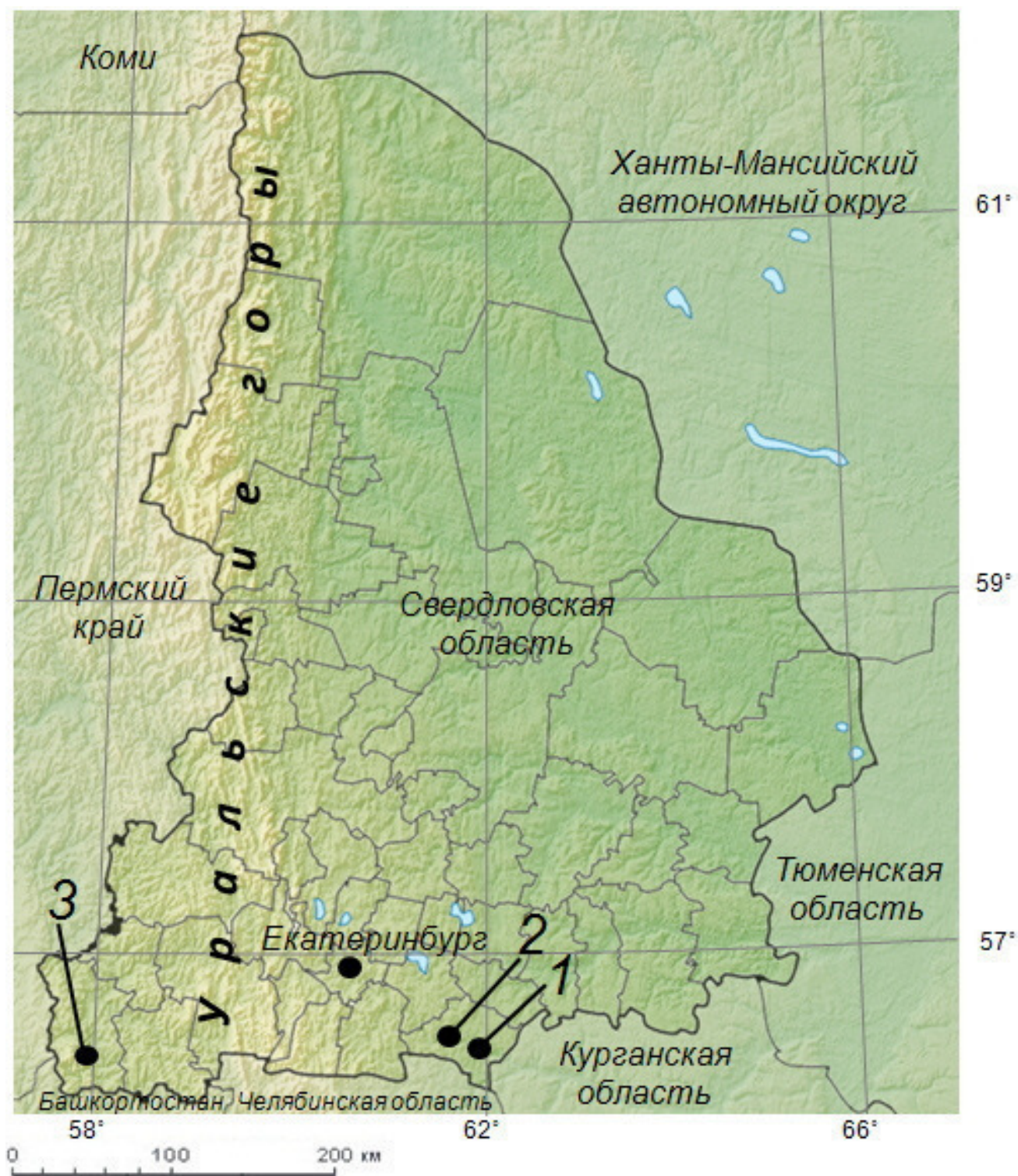
Материалы

Была выполнена работа по изучению плодовитости самок прыткой ящерицы. Районы проведения исследований находятся на территории Среднего Урала: в западных и восточных предгорьях Уральского хребта на юге Свердловской области. Полевой материал

собран в 2011–2013 гг. в трех локалитетах (рисунок). В данном контексте понятие «локалитет» означает географическую точку на карте Свердловской области, где находятся сообщества с многолетним обитанием прыткой ящерицы.

1. Зона многоэтажной застройки в черте г. Каменска-Уральского. Координаты: 56°24' с. ш., 61°55' в. д. Данное местообитание расположено в подтаежной зоне в восточных предгорьях Уральского хребта на границе двух административных районов г. Каменска-Уральского: Красногорского и Синарского, на расстоянии нескольких десятков метров от многоэтажных жилых зданий, малых хозяйственных корпусов и Байновского моста через р. Исеть с двусторонним пешеходным и транспортным движением. Участки обитания прыткой ящерицы сосредоточены в пойме р. Исеть, включающей транспортные коммуникации и опушку соснового леса. Типичный ландшафт в зоне поселения ящериц представляет собой хорошо прогреваемые остепненные склоны западной и восточной экспозиции с уклоном 35–56 градусов. Антропогенный фактор выражен прежде всего в загрязнении транспортными выхлопными газами и твердыми бытовыми отходами, фрагментации ландшафта за счет наличия действующих коммуникаций, а также большой рекреационной нагрузке. Площадь локалитета 9.2 га.

2. Зона малоэтажной застройки в окрестностях железнодорожной станции Кунавино Каменского района. Координаты: 56°27' с. ш., 61°49' в. д. Локалитет находится в подтаежной зоне на восточном макросклоне Уральских гор на территории Каменского района в 17 км к северо-западу от центра г. Каменска-Уральского (в качестве центра города принято местоположение центрального почтамта) и в 9 км от городской популяции. Данный ландшафт представляет собой характерный пример сельского поселения человека с немногочисленными одноэтажными зданиями и садово-огородными хозяйствами. Находки *L. agilis* были отмечены на открытых пространствах, примыкающих к лесозащитным полосам и железнодорожной линии. Антропогенный фактор выражен в присутствии действующих железнодорожных путей и наличия малых агроландшафтов. Площадь локалитета 12.5 га.



Картосхема Свердловской области с указанием местообитаний прыткой ящерицы *Lacerta agilis*: 1 – зона многоэтажной застройки г. Каменска-Уральского, 2 – окрестности железнодорожной станции Кунавино, 3 – Красноуфимская лесостепь

Schematic map of Sverdlovsk region and sand lizard *Lacerta agilis* habitats: 1 – area with blocks of flats in Kamensk-Uralsky town, 2 – Kunavino railway station neighborhoods, 3 – forest-steppe in Krasnoufimsk neighborhood

3. Участок Красноуфимской лесостепи в окрестностях пос. Новый Бугалыш. Координаты: 56°18' с. ш., 57°56' в. д. Локалитет расположен на западном макросклоне Уральского хребта в 37 км к югу от г. Красноуфимска и в 175 км к юго-западу от г. Екатеринбурга. Расстояние до городской популяции *L. agilis* в восточных предгорьях – 245 км. Общий облик данного локалитета формируют лесостепные сообщества, типичные для обитания прыткой ящерицы. Антропогенный фактор выражен в сельскохозяйственном использовании ландшафта, наличии пастбищ

и полезащитных насаждений. Площадь локалитета 23.1 га.

Измеряли длину тела (*L.*) беременных самок, отмечали количество и размеры зрелых яиц в их яйцеводах, число яиц в найденных кладках рептилий (размер кладки), особенности местоположения кладок в стациях. Также определяли процент погибших кладок в качестве косвенного индикатора прессинга на ранних стадиях онтогенеза прыткой ящерицы. Общий объем материала, включенного в исследование, представлен в табл. 1.

Таблица 1. Объем исследованного материала

Локалитет	год	календарный период	Объем материала	
			Количество вскрытых самок (общее число яиц в яйцеводах)	Количество найденных кладок (общее число яиц в кладках)
г. Каменск-Уральский	2011	18.05. – 21.08.	8 (68)	19 (182)
	2012	12.05. – 16.08.	5 (44)	24 (213)
	2013	15.05. – 20.08.	7 (62)	19 (135)
Окрестности станции Кунавино	2011	21.05. – 19.08.	3 (27)	7 (64)
	2012	14.05. – 17.08.	4 (38)	16 (125)
	2013	10.05. – 27.08.	3 (21)	11 (90)
Красноуфимская лесостепь	2011	14.05. – 29.08.	9 (110)	31 (360)
	2012	15.05. – 26.08.	6 (72)	45 (603)
	2013	12.05. – 29.08.	5 (59)	34 (310)
Всего			50 (501)	206 (2082)

Методы

Измерения длины тела самок и размеров яиц в их яйцеводах выполнены с помощью цифрового штангенциркуля ШЦЦ-1-125 (Россия) с точностью до 0.1 мм. Были сняты промеры длины (большого диаметра, *D*) и ширины (малого диаметра, *d*) яиц из яйцеводов для расчета объема яйца, согласно формуле для вытянутого эллипсоида вращения (Бронштейн, Семендяев, 1964):

$$V = 4/3\pi a^2b,$$

где *a* и *b* – малая и большая полуоси соответственно.

Анализ и статистическую обработку дан-

ных проводили по общепринятым методикам (Лакин, 1990) при помощи программных пакетов MS Excel 2007 и Statistica 8.0. Для проверки нормальности распределения применяли тест Шапиро – Уилка. Сравнительный анализ данных для выявления возможных различий проводили с помощью дисперсионного анализа. Для определения корреляционных отношений размера самки, объема яйца и плодовитости использовали линейный коэффициент (*R*).

Полученные результаты описывали с точки зрения репродуктивных стратегий *L. agilis* в местных условиях. Макросклоны Уральской горной страны обладают своей климатиче-

ской спецификой. Так, восточный склон расположен в барьерной тени хребта, поэтому, несмотря на преобладание западных ветров, приносящих осадки, климат здесь более сухой и континентальный, чем на западном склоне (Алисов и др., 1954; Дьяченко, 1997). Гипотеза исследования базируется на том, что климатическая специфика подобно-

го рода может влиять на стратегию размножения прыткой ящерицы.

Результаты

В результате анализа репродуктивных характеристик *L. agilis* установлена общая тенденция и определенная специфика популяций на западном и восточном макросклоне Уральских гор (табл. 2).

Таблица 2. Репродуктивные показатели самок прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в уральских популяциях

Локалитет	Число яиц в яйцеводах самки (плодовитость)	D, мм	d, мм	Объем яйца, см ³	L. самки, мм	Размер кладки
1	2	3	4	5	6	7
г. Каменск-Уральский	8.7±0.44	15.1±0.52	8.7±0.31	0.63±0.04	92.2±3.01	8.5±0.74
	6–12	13.8–19.5	6.3–10.2	0.49–1.38	68.3–	4–10
	20	20	20	20	110.7	62
Окрестности станции Кунавино	8.6±0.58	12.2±0.28	6.6±0.34	0.29±0.06	93.2±3.38	8.4±0.38
	6–11	10.1–13.4	4.9–8.8	0.20–0.64	79.3–	5–8
	10	10	10	10	112.4	34
Красноуфимская лесостепь	12.1±0.44	10.3±0.21	5.9±0.26	0.20±0.04	68.1±2.93	11.4±1.25
	9–15	8.9–12.3	4.4–7.9	0.13–0.35	54.8–95.3	13–17
	20	20	20	20	20	110

Примечание. Верхний ряд – средние значения ± ошибки среднего; средний ряд – минимальные и максимальные значения; нижний ряд – объем выборки: 2–6-й столбцы – число вскрытых самок, 7-й столбец – число найденных кладок.

В качестве общей закономерности установлена отрицательная корреляция ($R = -0.432$) объема яйца и плодовитости ($F = 11.04$; $p = 0.0017$). В то же время по репродуктивным показателям самок в изучаемых популяциях выявлены существенные различия. Например, средний объем яйца значительно уменьшается ($F(2.47) = 28.747$; $p = 0.00001$) в направлении от восточного макросклона к западному. При этом для плодовитости наблюдается противоположная тенденция. Кроме того, средние размеры самок в данных популяциях также отличаются ($F(2.158) = 98.434$; $p = 0.00001$): в популяциях восточного склона длина тела самок больше, чем западного.

Результаты анализа репродуктивных ха-

рактеристик указывают на снижение плодовитости прыткой ящерицы в направлении с запада на восток. Подобная тенденция может быть сопряжена с сонаправленным возрастанием фрагментации территорий. Наибольший объем яйца отмечен в городской популяции (0.63 см³), где число яиц в яйцеводах самки невелико – 8.7. Для рептилий восточных предгорий отмечена положительная корреляция между размером самки и объемом яйца ($R = 0.484$, $p = 0.0012$), в то время как в популяции западных предгорий такой связи не выявлено.

Результаты хронологических наблюдений показали, что самки откладывают яйца в период с середины по конец июня на западном макросклоне и с конца июня по се-

редину июля на восточном. При этом средняя продолжительность периода откладки яиц для рептилий западных и восточных предгорий составляет 11 дней. Большинство кладок были найдены в неглубоких норах и в основании ветвей мелких кустарников (чаще всего это дрок красильный *Genista tinctoria* Linnaeus, 1758; ракитник русский *Chamaecytisus ruthenicus* (Fish. ex Wol.) Klask., 1958). Реже кладки встречались непосредственно в подстильно-войлочном горизонте почвы либо в небольших углублениях под крупными одиночными деревьями или скальными выступами.

Далеко не все кладки были обнаружены в жизнеспособном состоянии: часть из них погибла в результате механических повреждений и/или разорения хищниками. Встречаемость поврежденных кладок составляет 37.5 % на восточном склоне и 27.6 % на западном. Следовательно, определенная доля рептилий не выживает еще до выхода во внешнюю среду. Доля поврежденных кладок может служить косвенной оценкой прессинга в популяциях. В увеличении этой доли может отражаться действие стрессовых факторов, в особенности для городской популяции в восточных предгорьях. Относительная плотность кладок в городской популяции (6.92 ± 0.74) существенно выше, чем в других локалитетах (0.88 ± 0.19 и 4.84 ± 0.34 в окрестностях станции Кунавино и Красноуфимской лесостепи соответственно), что может быть обусловлено меньшей площадью местообитания и высокой плотностью городской популяции (Галицын, 2013).

Обсуждение

Среди множества характеристик популяции репродуктивные возможности являются наиболее важными, т. к. именно они определяют динамику численности (Солбриг, Солбриг, 1982). Прогнозируемая динамика населения, в т. ч. оценка риска вымирания, в значительной мере обусловлена приростом популяции, что, в свою очередь, сильно зависит от плодовитости самок. В данной статье в качестве показателя плодовитости *L. agilis* использовали число яиц в яйцеводах, что означало безвозвратное изъятие экземпляров из репродуктивного ядра популяций (см. Материалы). Несмотря на инвазивность подхода (как следствие – определенный ущерб для популяций), его использование в данном случае представляется вполне оправданным. Прежде всего потому, что использование числа яиц в найденных кладках

в качестве показателя плодовитости может быть сопряжено с существенным риском смещения оценки как в сторону завышения (Власова и др., 2013), так и снижения (Кидов и др., 2012). Это происходит из-за способности самок прыткой ящерицы делать так называемые порционные и групповые кладки. В то же время размеры обнаруженных кладок и количество яиц внутри тела самок могут коррелировать между собой, что наблюдается в изучаемых группах. В анализе размеров и объема яиц также применяли соответствующие показатели, полученные в результате вскрытия беременных самок. Привлечение к анализу размеров яиц во внешней среде с целью снижения ущерба для популяций было нецелесообразным, поскольку размеры яиц *L. agilis* в течение инкубационного периода существенно возрастают (Кидов, Матушкина, 2017), а точная дата откладки яиц в природных популяциях рептилий остается неопределенной.

В городской популяции *L. agilis* отмечена наименьшая плодовитость и наибольший объем яйца. Однако в популяции, обитающей в окрестностях станции Кунавино, при сопоставимой плодовитости средний объем яйца значительно меньше. Возможно, в данном случае для более четкого отражения связи размера яйца и плодовитости необходима выборка большего объема. Однако численность и плотность данной популяции существенно ниже в сравнении с городской и лесостепной; по этой причине было вскрыто вдвое меньше самок. В восточных предгорьях подходящие участки для обитания *L. agilis* встречаются фрагментарно, следовательно, популяции в значительной степени изолированы и могут обладать своей репродуктивной спецификой. Показано (Siliceo, Díaz, 2010), что кладки небольшого размера характерны для угрожаемых видов лацертидных ящериц с фрагментированными участками ареалов.

Сопоставление сведений по размерам кладок в изучаемых популяциях *L. agilis* со сводными монографическими данными (Баранов и др., 1976) выявляет сходство городской популяции с популяциями лесостепной зоны, в то время как группировка в окрестностях станции Кунавино ближе к некоторым популяциям лесной зоны. Число яиц в кладках рептилий Красноуфимской лесостепи оказывается существенно выше и сравнимо с представителями популяций степной зоны юга России, для которых описана наибольшая плодовитость (Кидов и др., 2011).

В рамках основной гипотезы исследования состояние репродуктивных параметров прыткой ящерицы отражается в контексте микроклиматических условий западного и восточного макросклона Уральского хребта. Известно, что в формировании и динамике климата Урала велика роль западного переноса воздуха. Уральские горы не слишком высоки, но тем не менее заметно ослабляют движение воздушных масс с запада на восток, вследствие чего количество осадков на западных склонах увеличивается, а в направлении на восток уменьшается (Дьяченко, 1997). Об этом свидетельствуют более высокие значения гидротермического коэффициента на западном склоне – 1.5–1.6 в сравнении с восточным – 1.26. Вероятно, более резко континентальные климатические условия в восточных предгорьях (Алисов и др., 1954; Дьяченко, 1997) могут способствовать преимущественной выживаемости крупных производителей и формированию крупных яиц в городской популяции. Более крупные яйца обладают большей удельной теплоемкостью, а соотношение их объема и площади поверхности обеспечивает меньшую потерю влаги. К тому же показано, что размер яйца ящерицы обладает определенной степенью термопластичности (Lai-Gao et al., 2010). В то же время формирование большого количества крупных яиц будет неизбежно сопряжено со значительным расходом энергии, которую организм должен восполнить. В связи с этим увеличение объема яиц сопровождается компенсаторным снижением плодовитости. Поскольку размеры сеголетков, как правило, хорошо соответствуют размерам яиц (Roitberg et al., 2015), необходимый уровень выживаемости новой генерации рептилий в городской популяции должен обеспечиваться также за счет крупных сеголетков.

Говоря о вкладе плодовитости рептилий в

фактический прирост природных популяций, важно учитывать показатель сохранности яиц в течение инкубационного периода, а также процент выхода молоди. Так, на примере популяции *L. agilis* Центрального Предкавказья показано (Кидов, Матушкина, 2017), что при инкубации в лабораторных условиях средняя сохранность яиц составляет 39.4 %. В природных условиях на фоне совокупного действия факторов следует ожидать более низкие показатели. На увеличение или снижение процента гибели яиц может влиять климатическая характеристика репродуктивного сезона (Епланова, 2014). Поэтому в качестве направления дальнейшего поиска следует выделить сравнительное изучение размножения представителей уральских популяций *L. agilis* в природных и модельных условиях. Это дает возможность оценить процент выхода и выживаемость сеголетков, а также апробировать практические методы контроля уязвимых популяций с искусственной инкубацией яиц (Corbett, 1988) и/или зимовкой сеголетков в неволе (Caughley, Gunn, 1996) с последующим их возвращением на участки обитания.

Заключение

Таким образом, при сопоставлении полученных тенденций с принципом «адаптивной игры в орлянку» (см. Введение) можно отметить реализацию обоих направлений в репродуктивной стратегии прыткой ящерицы на популяционном уровне. Первый вариант с большей плодовитостью реализуется в лесостепной популяции на западном склоне, в то время как второй вариант с большим размером яйца – в городской популяции восточных предгорий. В условиях нарастания континентальности климата репродуктивная пластичность подобного рода может быть проявлением одного из регуляторных механизмов адаптивности локальных популяций прыткой ящерицы.

Библиография

- Алисов Б. П., Берлин И. А., Михель В. М. Курс климатологии. Ч. 3. Л.: Гидрометеиздат, 1954. 320 с.
- Баранов А. С., Стрельцов А. Б., Тертышников М. Ф. Размножение // Прыткая ящерица. Монографическое описание вида. М.: Наука, 1976. С. 214–226.
- Бронштейн И. Н., Семендяев К. А. Справочник по математике для инженеров и учащихся втузов. М.: Наука, 1964. 604 с.
- Власова О. П., Власов Е. А., Власов А. А. Пресмыкающиеся Центрально-Черноземного заповедника // Вестник Тамбовского университета. Сер.: Естественные и технические науки. 2013. Т. 18. № 6–1. С. 2988–2991.
- Галицын Д. И. Территориальность и характер поселения прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) на трансформированных территориях Среднего Урала // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013. № 3. С. 7–10.
- Дьяченко А. П. Флора листостебельных мхов Урала. Ч. 1: История изучения. Конспект. Таксономиче-

- ский анализ . Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 264 с.
- Епланова Г. В. О различиях репродуктивных характеристик двух популяций прыткой ящерицы из Самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 5 (1). С. 421–423.
- Кидов А. А., Тимошина А. Л., Матушкина К. А., Пыхов С. Г., Ливадина Л. В., Жиримес В. Г. Материалы к изучению репродуктивной биологии настоящих ящериц (Reptilia, Sauria, Squamata: Lacertidae) Кавказа // Научные исследования в зоологических парках. М.: Московский Зоологический Парк, 2011. Вып. 27. С. 100–113.
- Кидов А. А., Тимошина А. Л., Коврина Е. Г., Матушкина К. А., Пыхов С. Г. Характеристика репродуктивных показателей восточной прыткой ящерицы (*Lacerta agilis exigua* Eichwald, 1831) (Reptilia, Squamata, Sauria: Lacertidae) в Кумо-Манычской впадине // Естественные и технические науки. 2012. № 1 (57). С. 81–83.
- Кидов А. А., Матушкина К. А. Размножение прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) на Ставропольской возвышенности // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2017. Вып. 4. С. 56–69.
- Лакин Г. Ф. Биометрия . М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция . М.: Мир, 1982. 488 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды . М.: Наука, 1983. 360 с.
- Caughley G., Gunn A. Conservation Biology in Theory and Practice. Cambridge: Blackwell Science, 1996. 459 p.
- Corbett K. F. Verbreitung und Status der Zauneidechse *Lacerta agilis* in GrobBritannien // Mertensiella. 1988. № 1. P. 92–100.
- Darwin C. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. 2nd edn. Appleton, New York, 1874.
- Kaplan R. H., Cooper W. S. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of the adaptive coin-flipping principle // Amer. Natur. 1984. № 123. P. 393–410.
- Lai-Gao Luo, Guo-Hua Ding, Xiang Ji. Income breeding and temperature-induced plasticity in reproductive traits in lizards // The Journal of Experimental Biology. 2010. Vol. 213. P. 2073–2078.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. New York: Princeton Univ. Pres, 1967. 203 p.
- Pianka E. R. On "r" and "k" selection // Amer. Natur. 1970. № 104. P. 592–597.
- Reeve J. P., Fairbairn D. J. Change in sexual size dimorphism as a correlated response to selection on fecundity // Heredity. 1999. Vol. 83. P. 697–706.
- Roitberg E. S., Eplanova G. V., Kotenko T. I., Amat F., Carretero M. A., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., Zinenko O. I., Yakovlev V. A. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis // J. Evol. Biol. 2015. Vol. 28. P. 613–629.
- Shine R. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model // Amer. Natur. 1988. Vol. 131. P. 124–131.
- Siliceo I., Díaz J. A. A comparative study of clutch size, range size, and the conservation status of island vs. mainland lacertid lizards // Biological Conservation. 2010. Vol. 143. P. 2601–2608.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН, а также частично поддержана Комплексной программой Уральского отделения РАН (проект № 18-4-4-28) и программой 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.A03.21.0006.

Авторы выражают благодарность заведующему музеем Института экологии растений и животных УрО РАН Н. Г. Ерохину за возможность работы с коллекционным материалом.

REPRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF SAND LIZARD (*LACERTA AGILIS LINNAEUS*, 1758) FEMALES IN NORTHERN LIMIT OF SPECIES DISTRIBUTION IN THE URAL MOUNTAINS

GALITSYN
Dmitry Igorevich

Ural federal university named after the first President of Russia B. N. Yeltsyn, dm.galitsyn@yandex.ru

VERSHININ
Vladimir Leonidovich

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, vol_de_mar@list.ru

Key words:

Lacerta agilis
reproduction
fecundity
population
range border
the Ural Mountains
occidental and oriental
foothills

Summary: The study of reptile's reproductive biology is one of the most-searched problems in herpetology. For the first time the reproductive parameters of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) were studied in the Middle Urals on the example of the northern populations of occidental and oriental macroslopes of the Ural ridge. The fecundity of females, the size of eggs, and the peculiarities of clutches localization were analyzed in the context of the energy optimization for reproduction. The study areas are located in the Middle Urals in the southern part of Sverdlovsk region. The material was collected in 2011–2013. The study included 50 pregnant females and 206 clutches of the sand lizard. The length and width of eggs were measured to calculate their volume. Statistical data processing was carried out with the help of programs MS Excel 2007 and Statistica 8.0. To reveal possible population differences, ANOVA was carried out. To determine the correlation ratios, Pearson correlation coefficient was used. As a result, the negative correlation between the egg volume and total fecundity was revealed. Besides, positive correlation between the egg volume and female's body size was identified for the sand lizard population inhabiting the oriental foothill. In addition, significant differences between the reproductive strategy of the reptiles inhabiting the occidental and oriental foothills were found. For instance, the occidental lizards have larger number of eggs in the oviducts with relatively small egg size. The opposite trend was detected for urban oriental lizards. The female's size and egg volume enlargement together with total fecundity decrease appear to be related to the increase in climate continentality from occidental up to the oriental foothills of the Urals. The results show two ways of sand lizard reproductive strategy. The first way with larger fecundity is typical for occidental reptiles. The second way with larger egg size is true to oriental reptiles of the urban population. The optimization of energy consumption for reproduction is realized at the population level.

Reviewer: A. A. Kidov

Reviewer: V. N. Kuranova

Received on: 02 April 2018

Published on: 30 June 2018

References

- Alisov B. P. Berlin I. A. Mihel' V. M. Climatology Course. P. 3. L.: Gidrometeoizdat, 1954. 320 p.
Baranov A. S. Strel'cov A. B. Tertyshnikov M. F. Reproduction, Prytkaya yascherica. Monograficheskoe opisanie vida. M.: Nauka, 1976. P. 214–226.
Bronshteyn I. N. Semendyaev K. A. The Handbook on Mathematics for Engineers and Students of Technical Universities. M.: Nauka, 1964. 604 p.
Caughley G., Gunn A. Conservation Biology in Theory and Practice. Cambridge: Blackwell Science, 1996.

- 459 p.
- Corbett K. F. Verbreitung und Status der Zauneidechse *Lacerta agilis* in GrobBritannien, Mertensiella. 1988. No. 1. P. 92–100.
- D'yachenko A. P. Leafy Mosses Flora in the Urals. P. 1. Research History, Abstract and Taxonomic Analysis. Ekaterinburg: Izd-vo Ural. un-ta, 1997. 264 p.
- Darwin C. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. 2nd edn. Appleton, New York, 1874.
- Eplanova G. V. Differences in Reproductive Characteristics of Two Sand Lizard Populations from the Samara Region, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2014. T. 16. No. 5 (1). P. 421–423.
- Galicyn D. I. Sand Lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) Territorialism and Habitat Occupation in Anthropogenic Areas of the Middle Urals, Izvestiya Ufimskogo nauchnogo centra RAN. 2013. No. 3. P. 7–10.
- Kaplan R. H., Cooper W. S. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: An application of the adaptive coin-flipping principle, Amer. Natur. 1984. No. 123. P. 393–410.
- Kidov A. A. Matushkina K. A. Reproduction of the Sand Lizard (*Lacerta agilis* L.) in the Stavropol Upland, Izvestiya Timiryazevskoy sel'skohozyaystvennoy akademii. 2017. Vyp. 4. P. 56–69.
- Kidov A. A. Timoshina A. L. Kovrina E. G. Matushkina K. A. Pyhov S. G. Characteristics of Reproductive Parameters of the Eastern Sand Lizard (*Lacerta agilis* exigua Eichwald, 1831) (Reptilia, Squamata, Sauria: Lacertidae) in the Kumo-Manych Lowland, Estestvennye i tehicheskie nauki. 2012. No. 1 (57). P. 81–83.
- Kidov A. A. Timoshina A. L. Matushkina K. A. Pyhov S. G. Livadina L. V. Zhirimes V. G. Materials for the Study of the Reproductive Biology of Lacertids (Reptilia, Sauria, Squamata: Lacertidae) of the Caucasus, Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkah. M.: Moskovskiy Zoologicheskij Park, 2011. Vyp. 27. P. 100–113.
- Lai-Gao Luo, Guo-Hua Ding, Xiang Ji. Income breeding and temperature-induced plasticity in reproductive traits in lizards, The Journal of Experimental Biology. 2010. Vol. 213. P. 2073–2078.
- Lakin G. F. Biometrics. M.: Vysshaya shkola, 1990. 352 p.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. New York: Princeton Univ. Pres, 1967. 203 p.
- Pianka E. R. On "r" and "k" selection, Amer. Natur. 1970. No. 104. P. 592–597.
- Reeve J. P., Fairbairn D. J. Change in sexual size dimorphism as a correlated response to selection on fecundity, Heredity. 1999. Vol. 83. P. 697–706.
- Roitberg E. S., Eplanova G. V., Kotenko T. I., Amat F., Carretero M. A., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., Zinenko O. I., Yakovlev V. A. Geographic variation of life-history traits in the sand lizard, *Lacerta agilis*: testing Darwin's fecundity-advantage hypothesis, J. Evol. Biol. 2015. Vol. 28. P. 613–629.
- Shine R. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model, Amer. Natur. 1988. Vol. 131. P. 124–131.
- Shmal'gauzen I. I. Ways and Laws of Evolution Process. Selected Works. M.: Nauka, 1983. 360 p.
- Siliceo I., Díaz J. A. A comparative study of clutch size, range size, and the conservation status of island vs. mainland lacertid lizards, Biological Conservation. 2010. Vol. 143. P. 2601–2608.
- Solbrig O. Solbrig D. Population Biology and Evolution. M.: Mir, 1982. 488 p.
- Vlasova O. P. Vlasov E. A. Vlasov A. A. Reptiles of the Central Chernozem Reserve, Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tehicheskie nauki. 2013. T. 18. No. 6–1. P. 2988–2991.



УДК 599.323.43

ЦИКЛЫ В МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКЕ ЧИСЛЕННОСТИ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUFOCANUS*)

ЕРДАКОВ
Лев Николаевич

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
microtus@yandex.ru

МОРОЛДОЕВ
Игорь Викторович

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
igmor@list.ru

Ключевые слова:
популяции
популяционные циклы
спектры ритмов
красно-серая полевка
Myodes rufocanus

Аннотация: Среди видов рода *Myodes* (*Clethrionomys*), обитающих в России, наименее изучена многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*M. rufocanus*). В статье рассматриваются спектры цикличности ее многолетнего хода численности в различных частях его ареала. Нами построены спектры ритмов многолетней динамики численности *M. rufocanus*. Кроме того, определены параметры многолетних ритмов численности, выявлены особенности цикличности и возможные географические закономерности ее изменений. Описаны инвариантные части спектра ритмов численности. Для изучения многолетней цикличности популяций красно-серой полевки использованы данные с западных (Северная Швеция, Финляндия и Кольский п-ов), центральных (Средний Урал, Западная Сибирь, Восточный Саян и Прибайкалье) и восточных частей ареала (о. Хоккайдо и Магаданский заповедник). В работе при проведении счетных операций использованы программы спектрального анализа. Во всех рассмотренных популяциях проявлены циклы многолетней динамики в полосах высоких частот: 5–7, 3–4 и 2–3-летних. В средних частотах у многих популяций проявлены 9–14-летние циклы динамики численности, а на некоторых спектрах имеются и более чем 20-летние периодические составляющие динамики численности. В центральных частях ареала вида проявлена тенденция роста мощности 9–10-летних гармонических составляющих численности с продвижением на восток. Устойчивость популяционных ритмов обеспечивается синхронизацией с близкими по значению природно-климатическими колебаниями в их местообитаниях. Природными циклами, к которым возможна подстройка популяционных ритмов численности красно-серой полевки, являются многие колебания погодных условий. Долгосрочное сохранение таких циклов в популяции дает возможность адаптации к изменениям местного климата.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. Л. Добринский

Получена: 15 марта 2018 года

Подписана к печати: 25 июня 2018 года

Введение

Цикличность в популяциях живых организмов стала предметом изучения еще в начале прошлого века, и интенсивность исследований в этом направлении в последнее время быстро растет. Громадный эмпирический материал по оценке многолетней динамики численности животных теоретически обобщается; особенности цикличности у отдельных видов и таксономических групп прорабатываются все более детально (Максимов, 1984; Кривенко, 2005; Белецкий, 2007). Так, выяснено, что механизм многолетних колебаний численности популяций животных имеет существенную эндогенную компоненту (Кшнясев, Давыдова, 2005).

В работах, посвященных изучению динамики численности лесных полевок, предлагаются разнообразные математические подходы к анализу цикличности этих видов (Чернявский, Лазуткин, 2004; Жигальский, 2011; Ивантер, Моисеева, 2015; Ердаков, Моролдоев, 2017; Boonstra, Krebs, 2012). Среди видов лесных полевок, обитающих в России, наименее изучена многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Myodes (=Craseomys) rufocanus*). Этот вид имеет обширный ареал, западная граница которого располагается в Фенноскандии, а восточная – от побережья Охотского моря до Японских островов. Исследования многолетней цикличности *M. rufocanus* проводились на территории Фенноскандии (Hansson, Henttonen, 1985, 1988; Stenseth, 1985; Stenseth et al., 1996; Окулова, Катаев, 2003; Ивантер, Моисеева, 2015). В некоторых исследованиях цикличность связывают с воздействием глобальных климатических циклов, в частности с Североатлантическим колебанием, характерным для Скандинавии (Hornfeldt et al., 2005). Наиболее часто существование цикличности объясняется трофическими взаимодействиями видов (Hanski et al., 1993; Hanski, Korpimäki, 1995; Selås, 1997; Stenseth et al., 1996; Gilg et al., 2003). Нередки объяснения цикличности и динамикой местных климатических условий, суровостью зимы и глубиной снежного покрова (Hornfeldt et al., 2005; Bierman et al., 2006). При исследовании любой экологической характеристики необходимо предварительное накопление сведений о ее проявлениях. Для изучения цикличности динамики численности этот период начинается, появляются сведения об

изменчивости цикличности у видов и популяций в различных участках ареалов.

Целью нашего исследования является описание цикличности динамики численности географических популяций красно-серой полевки (*Myodes rufocanus*) в различных частях ее ареала.

Задачи сводились к:

- построению спектров ритмов многолетней динамики численности различных географических популяций красно-серой полевки;
- определению параметров многолетних ритмов численности *M. rufocanus*;
- выявлению особенностей цикличности и возможных географических закономерностей ее изменений;
- описанию инвариантных частей спектра ритмов численности;
- поиску близких по значению природных местных циклов, к которым возможна подстройка популяционных ритмов численности *M. rufocanus*.

Материалы

Для описания многолетней цикличности популяций красно-серой полевки в различных частях ареала нами использованы опубликованные данные по следующим территориям: Северная Швеция, окр. г. Умео (Cornulier et al., 2013); Финляндия, национальный парк Паллас-Юллястунтури и исследовательская станция Хельсинкского университета Кильписъярви (Cornulier et al., 2013); Лапландский заповедник (Катаев, 2016); Средний Урал, Висимский заповедник (Лукьянова, 2013); Восточные Саяны, заповедник «Столбы» (Виноградов, Кельбешеков, 2009); Магаданский заповедник (Чернявский, Лазуткин, 2004); о-в Хоккайдо (Bjørnstad et al., 1998). В работе использованы наши данные о многолетней динамике численности *M. rufocanus* в Баргузинском заповеднике (Восточное Прибайкалье), а также неопубликованные сведения В. В. Панова (ИСиЭЖ СО РАН) по уловам красно-серой полевки в окрестностях Новосибирска (1980–2014 гг.).

Методы

В работе при проведении счетных операций применяли программы спектрального анализа, находящиеся в собственности ИСиЭЖ СО РАН. Оценка спектральной плотности мощности (СПМ) проводилась методом Уэл-

ча (Марпл, 1990). Все расчеты выполнены с использованием свободной системы для математических вычислений GNU Octave (GNU Octave, 2018), которая представляет интерактивный командный интерфейс для решения различных линейных и нелинейных математических задач. Для оценивания СПМ методом Уэлча использовалась функция *pwelch* из пакета расширений Octave-Forge (Octave-Forge, 2018). Для трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля, был рассчитан коэффициент детерминации R^2 . Полученные значения отражаются в тексте только в том случае, если нулевая гипотеза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывается. В противном случае линейная регрессия исключается из модели процесса. В модели для ограничения числа гармоник использовали тест Льюнга – Бокса для автокорреляции остатков с заданным критерием. Этот тест применяется к остаткам после включения каждой составляющей, и дальнейшее добавление прекращается, как

только тест покажет некоррелированность остатков.

Для статистической обработки использован пакет программ Past.

Результаты

Некоторые статистические характеристики динамики численности

Во всех районах, где были проведены наблюдения за динамикой численности красно-серой полевки, численность вида была средней или высокой. Вариабельность ее за сроки наблюдений была относительно невелика, исключение представляет популяция в заповеднике «Столбы», где при высокой численности изменения ее достигали двух порядков (табл. 1). Самая стабильная численность зафиксирована в центральной гористой области о-ва Хоккайдо, а также на исследовательской станции Хельсинкского университета Кильписъярви. В обоих случаях наблюдения были очень продолжительными.

Таблица 1. Статистические показатели численности в популяциях красно-серой полевки

Территория	n	Численность, $M \pm m$	σ	CV	Тренд
Швеция, окр. г. Умео	39	4.021 ± 0.56	3.51	87.29	$7.037 - 0.159 * t; R^2 = 0.266; \alpha \leq 0.01$
Финляндия, парк Паллас-Юллястунтури	41	3.367 ± 0.289	1.855	55.09	$4.078 - 0.036 * t$
Финляндия, Кильписъярви	43	3.99 ± 0.415	2.718	68.12	$5.254 - 0.060 * t; \alpha > 0.05$
Лапландский заповедник	71	20.98 ± 2.607	21.88	104.29	$20.489 + 0.014 * t; \alpha > 0.05$
Урал, Висимский заповедник	23	6.0 ± 1.39	6.64		$3.864 + 0.194 * t; \alpha > 0.05$
Новосибирск, Академгородок	35	2.51 ± 0.375	2.211	88.08	$0.367 + 0.126 * t; R^2 = 0.342; \alpha \leq 0.01$
Саяны, заповедник «Столбы»	27	6.54 ± 2.225	11.56	176.76	$10.320 - 0.430 * t; R^2 = 0.145; \alpha \leq 0.01$
Баргузинский заповедник	54	4.99 ± 0.61	4.49	89.98	$7.992 - 0.113 * t; R^2 = 0.158; \alpha \leq 0.01$
о-в Хоккайдо	31	2.850 ± 0.267	1.486	52.14	$1.771 - 0.010 * t; \alpha > 0.05$
Магаданский заповедник	21	9.78 ± 1.479	6.782	69.35	$10.677 - 0.090 * t; \alpha > 0.05$

Примечание. n – число рассматриваемых лет, M – среднее, m – ошибка среднего, σ – квадратичное отклонение, CV – коэффициент вариации, R^2 – коэффициент детерминации.

Близкое расположение районов наблюдений в Фенноскандии вынудило нас проверить, насколько синхронен здесь ход многолетней численности красно-серой полевки. Визуальное сравнение хронограмм не давало возможности предположить такую синхронность (рис. 1). Для сравнения были выбраны одинаковые отрезки ряда (1970–

2010 гг.) и рассчитаны ранговые коэффициенты корреляции между ними. Статистических различий между многолетними средними численности в этих точках обнаружено не было. Однако на этом отрезке времени коррелятивная связь хода численности наблюдается между рядами из Швеции и Кольского полуострова ($p = 0.3703$; $\alpha = 0.05$).

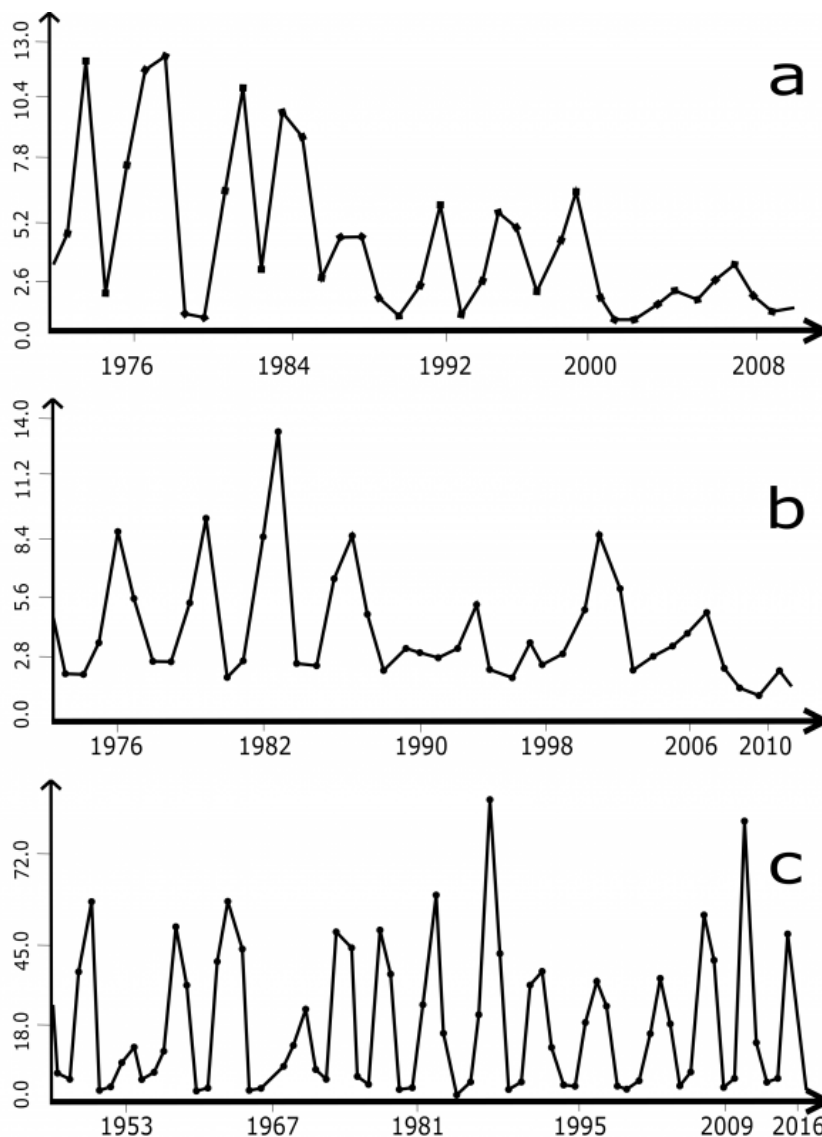


Рис. 1. Ход многолетней численности красно-серой полевки в Фенноскандии (а – Швеция, Умео; б – Финляндия, Pallasjärvi; в – Лапландский заповедник). По оси абсцисс указаны годы, по оси ординат – число особей на 100 ловушко-суток

Fig. 1. Long-term abundance of the grey red-backed vole in Fennoscandia (a – Sweden, Umea; b – Finland, Pallasjärvi; c – Lapland Reserve). The X-axis indicates years, the Y-axis indicates the number of individuals per 100 trap-days.

Спектральные оценки хода численности

Информацию о цикличности численности дают спектры ее ритмов, полученные при перенесении данных о ходе численности с временной шкалы на частотную. При этом мы получаем спектр циклов, скрытых в сложной кривой многолетних изменений

численности, однако теряем сведения о самой динамике количества зверьков.

Представив цикличность многолетнего хода плотности популяции красно-серой полевки в Фенноскандии в виде спектров из трех районов, мы получили набор ритмов численности в каждом (рис. 2) и можем сравнить их между собой.

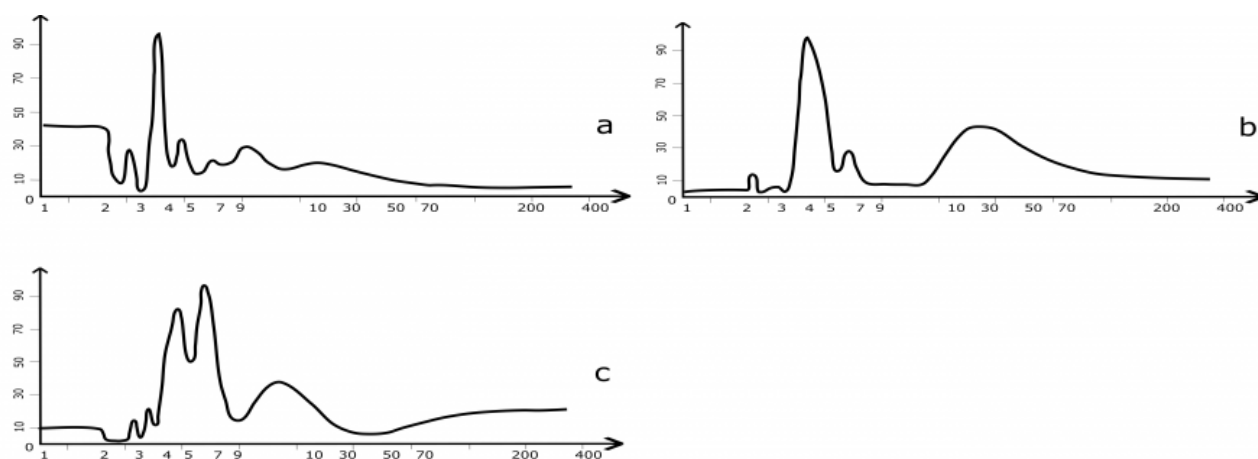


Рис. 2. Спектры многолетней цикличности численности красно-серой полевки в Фенноскандии (а – Швеция, Умео; б – Финляндия, Pallasjärvi; с – Лапландский заповедник). По оси абсцисс указаны периоды (лет), по оси ординат – мощность (в %)

Fig. 2. Spectra of long-term cyclicity of the grey red-backed vole in Fennoscandia (a – Sweden, Umea; b – Finland, Pallasjärvi; c – Lapland Reserve). The X-axis indicates the periods (years), the Y-axis shows the power (%)

В центральной части ареала длительные наблюдения за ходом численности *M. rufocanus* проведены на Урале, в Западной Сибири и в Красноярском крае. Рассчитанные спектры цикличности этих географических популяций представлены на рис. 3.

В Восточном Прибайкалье ряд, использованный для поиска циклов в динамике плотности красно-серой полевки, был достаточно представительный (см. табл. 1).

На восточной границе ареала цикличность *M. rufocanus* изучалась как на севере, в Магаданском заповеднике, так и гораздо южнее, на о-ве Хоккайдо (Япония). В обоих случаях для выявления ритмов динамики численности применяли спектральный анализ. Мы для расчетов использовали временной ряд в 16 лет из Магаданского заповедника и самый длинный ряд, приведенный из центральной части о-ва Хоккайдо. Полученные спектры можно визуально сравнить между собой (рис. 4, б и с).

Более детальное сравнение цикличностей динамики численности в разных частях ареала красно-серой полевки можно сделать, используя данные о параметрах ее циклов (табл. 2).

Обсуждение

Во всех изученных районах Фенноскандии численность имела тенденцию к постепенному снижению; заметнее всего такое снижение фиксируется в Швеции, где проявляется значимый отрицательный тренд (см. табл. 1). В целом постепенное изменение

численности заметно в точках наблюдений из центральной части ареала вида. В окрестностях г. Новосибирска и в районе заповедника «Столбы» наблюдается достоверный ее тренд, в первом районе – положительный, во втором – отрицательный.

Хронограммы изменений в любой из наблюдаемых точек всегда представляют собой кривую неправильной формы. В горных местностях вариабельность увеличивается, крайнее ее значение отмечено на Саянах (см. табл. 1). Обычно же колебания невелики (в пределах 50–80 %). Приблизительные оценки цикличности по расстояниям между пиками можно привести, используя хронограммы из Фенноскандии (см. рис. 1). На всех хронограммах имеются 2–3-летние и 5–7-летние колебания. В Финляндии можно ожидать мощное ≈20-летнее колебание численности (см. рис. 1б).

Более адекватную информацию о популяционных колебаниях можно получить, познакомившись со всем их спектром в каждой географической популяции. Начнем рассмотрение с популяций в Фенноскандии (см. рис. 2). Визуально все спектры различаются. Хотя периоды циклов в основном совпадают на всех трех спектрах, мощности их распределяются по-разному. На спектрах из Финляндии и Швеции наблюдается схожее распределение мощностей гармоник. Это заметно как в высоких частотах, где они доминируют, так и в низких, где они невелики (см. рис. 2, а и б). Наиболее мощными ритмами в Финляндии и в Лапландском за-

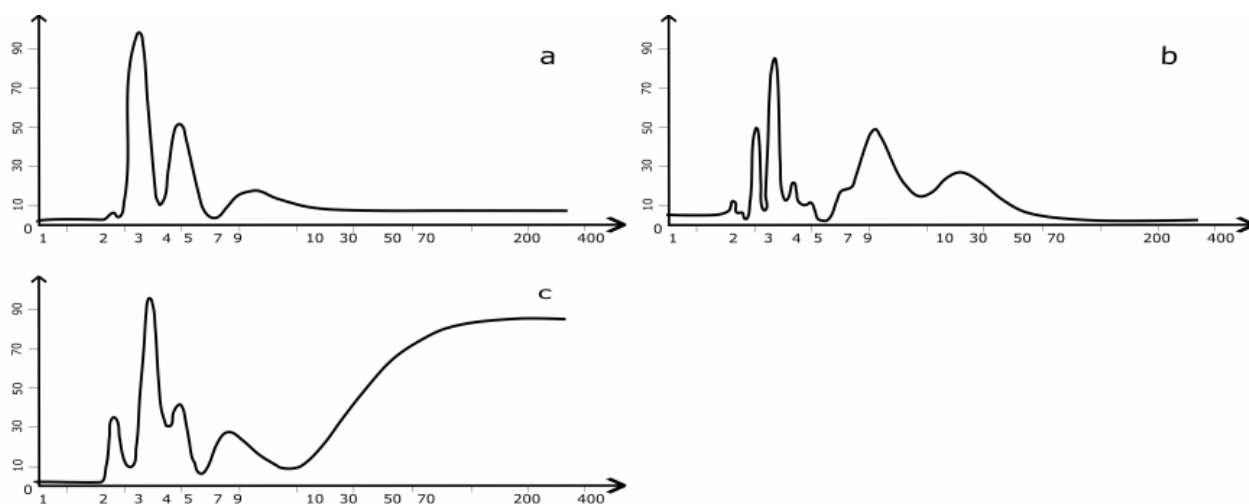


Рис. 3. Спектры многолетней цикличности численности красно-серой полевки в центральных частях ареала (a – Средний Урал; b – Новосибирск, Академгородок; c – Красноярский край, заповедник «Столбы»). По оси абсцисс указаны периоды (лет), по оси ординат – мощность (в %)

Fig. 3. Spectra of long-term cyclicity of the grey red-backed vole in the central parts of the area (a – Middle Urals; b – Novosibirsk, Akademgorodok; c – Krasnoyarsk Region, "Stolby" Reserve). The X-axis indicates the periods (years), the Y-axis shows the power (%)

поведнике являются ≈ 4.5 -годовые, а вот в Швеции превалирует по мощности 3-летний цикл. В Лапландии доминирует по мощности ≈ 7 -летний ритм (см. рис. 2с).

Важным отличием спектра из Финляндии от шведского и лапландского служит присутствие на нем мощной низкочастотной составляющей. Здесь есть многолетний ≈ 15 –25-летний цикл. Об этом говорит наличие пиков в этой области, хотя широкие основания их не дают возможности точного определения периодов. На спектре ритмов из Швеции в этой области, возможно, имеется низкочастотная составляющая, большая по периоду, но незначительная по мощности (см. рис. 2а). На Кольском полуострове же, несмотря на длинный ряд наблюдений, низкочастотная компонента спектра не проявилась (см. рис. 2с).

Особенно длинный, 70-летний, ряд данных численности красно-серой полевки известен из Лапландского биосферного заповедника. Имеется словесное описание ряда, где упоминается только одна цикличность, ≈ 4 –5-летняя. Ее определили как среднюю между пиками (Катаев, 2016). Эти данные взяты всего в 500 км от Кильписъярви, и авторы, сравнивая динамику полевки в этих точках, обнаружили, что все всплески численности в районе Кильписъярви совпадали с подъемами численности в Лапландском заповеднике (Кашулин и др., 2004). Расчет полного спектра этого ряда проясняет ситуацию с

низкочастотными гармоническими составляющими хода численности красно-серой полевки. В Лапландии самый длинный ритм всего 15–17-летний (см. рис. 2с).

В центральных частях ареала красно-серой полевки изображения спектров колебаний численности близки к западным, но имеются и некоторые отличия (см. рис. 3). Даже при беглом их сравнении заметно, что доминирующие по мощности циклы одинаковы, различия в мощности у 8–10-летнего ритма могут характеризовать изменения в этих спектрах. При продвижении на восток мощность 9-летнего цикла постепенно снижается. Тем не менее в полосе высоких частот у всех популяций наблюдаются обычные для красно-серой полевки циклы в 3–4 года, а мощности гармонических составляющих в сибирских популяциях – самые большие. В средних частотах имеются 5–7-летние и заметны 9–12-летние циклы (см. рис. 3). В Висимском заповеднике (Средний Урал) с помощью спектрального анализа в динамике красно-серой полевки найдены мощные гармоники в 3-летней полосе частот и небольшие – в годичной (Кшняев, Давыдова, 2005). Более длинный ряд, полученный из наблюдений за численностью красно-серой полевки этой же территории, приведен в работе Л. Е. Лукьяновой (2013). Его обработка позволила выявить больше гармонических составляющих в этом же заповеднике (см. рис. 3а). Долгосрочные наблюдения в райо-

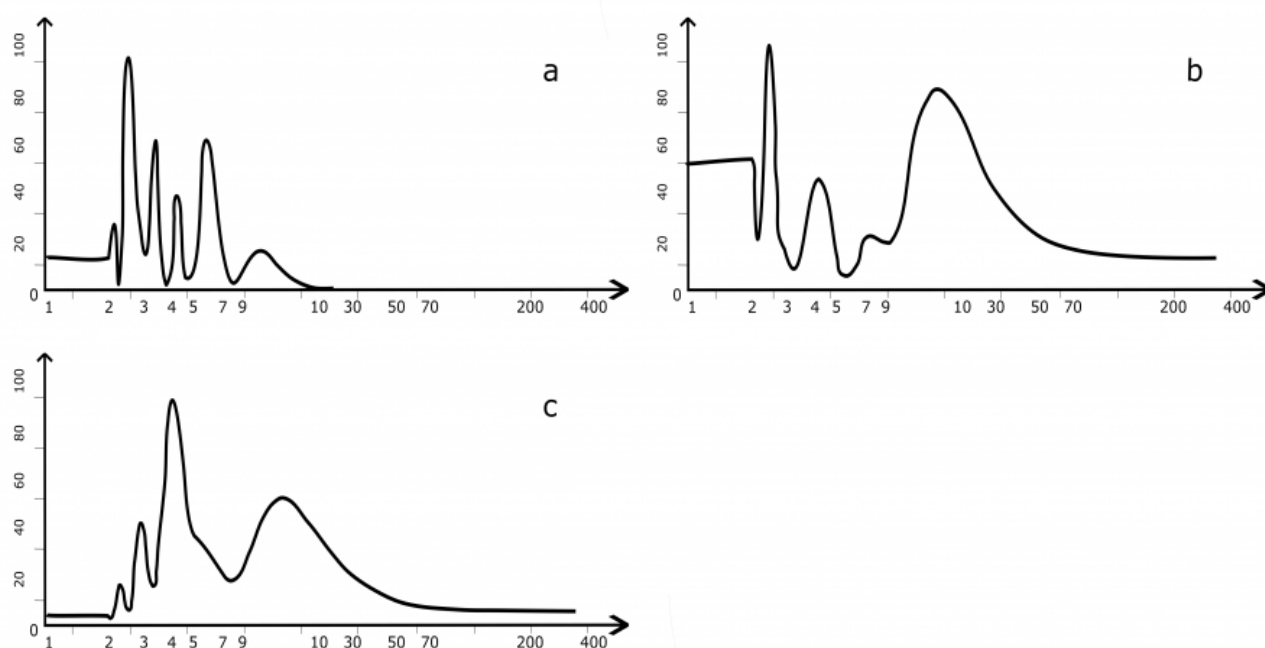


Рис. 4. Спектры многолетней цикличности численности красно-серой полевки в восточной части ареала (a – Баргузинский заповедник; b – Магаданский заповедник; c – о. Хоккайдо). По оси абсцисс указаны периоды (лет), по оси ординат – мощность (в %)

Fig. 4. Spectra of long-term cyclicity of the grey red-backed vole in the eastern parts of the range (a – Barguzinsky Reserve; b – Magadan Reserve; c – Hokkaido Island). The X-axis indicates the periods (years), the Y-axis shows the power (%)

не Академгородка (Новосибирск) дали возможность уточнить низкочастотную составляющую спектра (≈ 25 -летняя) (см. рис. 3b). Спектр ритмов из заповедника «Столбы», кроме обычных для динамики этих полевых пиков, может иметь мощную гармоническую составляющую в области низких частот (см. рис. 3c). Этот многолетний ритм пока не удастся определить из-за небольшой длины наблюдений. По-видимому, он ≈ 50 – 60 -летний, то есть длина всего ряда наблюдений включает только треть его синусоиды.

На востоке ареала вид спектров цикличности у красно-серой полевки имеет свои особенности (см. рис. 4). Так, в Восточном Прибайкалье на нем доминирует по мощности 2,5-летняя цикличность (см. рис. 4a). Кроме нее визуальнo выявляются два близких по мощности колебания: 3,5- и ≈ 7 -летнее. Имеются и незначительные по мощности 4,5, 2,5 и ≈ 10 -летние циклы.

В Магаданском заповеднике продолжительность наблюдений была невелика, однако позволила получить изображение спектра циклов численности с мощным $\approx 2,5$ -летним пиком, значительным по мощ-

ности ≈ 4 -летним, а также средним по мощности, но с очень широким основанием $\approx 6,5$ -летним пиками (Чернявский, Лазуткин, 2004).

Особенно детально исследовали множество популяций *Cr. rufocanus* в Японии, на о-ве Хоккайдо, где были собраны сведения по долгосрочным (23–31-летним) наблюдениям в 225 точках. Данные эти были не только различной длины, но и разного качества, часть из них была получена в результате опросов. Это заставило авторов быть осторожными при описании и остановиться на уверенной фиксации у этого вида полевых только 2–2,5 и 3,5–4,5-летних циклов (Bjørnstad et al., 1998). По соотношению циклов дальневосточные популяции похожи, но различие им придает неодинаковость мощностей одних и тех же гармонических составляющих. Так, самой мощной в Магаданском заповеднике гармоникой является ≈ 3 -летняя. Она присутствует и на спектре полевых из Японии, но значительно уступает доминирующей ($\approx 4,5$ -летней). В свою очередь, 4,5-летняя цикличность имеется и на магаданском спектре, но по мощности она

Таблица 2. Соотношение величин и мощностей гармонических составляющих на спектрах цикличности многолетней динамики численности красно-серой полевки в различных частях ареала

Период, лет	15–28	9.5–13	6.4–9	4.6–6.3	3.5–4.5	2.8–3.4	2.7–3.3	2.0–2.6
Швеция, окр. г. Умео	20.5	9.6	6.4	4.6	3.5	–	2.6	2.2
	0.50	0.63	0.53	0.68	1.18		0.61	0.41
Финляндия, парк Паллас-Юллястунтури	26.3	11.3	8.4	6.2	4.0	2.9	2.5	2.2
	0.63	0.27	0.30	0.51	0.95	0.24	0.11	0.36
Финляндия, Кильписъярви	22.3	–	–	6.1	4.6	3.0	–	–
	0.59			0.50	0.62	0.30		
Лапландский заповедник	–	14.0	6.4	4.7	–	3.4	2.9	2.3
		27.5	44.30	40.8		20.93	17.0	6.16
<i>Североатлантическое колебание, весна</i>	23.2	11.4	6.7	5.2	4.2	3.5	2.7	2.3
	114	48	104	179	175	151	282	169
Средний Урал	–	9.1	–	–	3.8	–	2.8	–
		1.44			1.58		1.68	
Академгородок, Новосибирск	–	8.3	–	5.5	3.3	–	–	–
		127		256	600			
Саяны, заповедник «Столбы»	–	8.4	–	4.9	3.5	–	–	2.4
		1.19		1.44	2.17			1.35
Баргузинский заповедник	–	15.5	7.4	–	4.2	–	–	2.4
		1.20	0.59		0.88			1.33
Магаданский заповедник	–	10.5	–	5.9	4.2	3.3	2.5	2.1
		1.24		2.40	1.94	2.43	2.99	1.60
о. Хоккайдо	–	13.5	–	–	4.1	–	2.9	2.3
		0.32			0.43		0.28	0.17
<i>Южное колебание, весна</i>	24.4	10.5	6.5	5.0	3.9	3.4	2.9	2.3
	0.06	0.08	0.11	0.09	0.15	0.13	0.19	0.06

Примечание. Верхняя цифра – период, лет; нижняя – мощность (амплитуда).

весьма незначительна, на Хоккайдо же она доминирует в спектре.

Заметное отличие спектров дают их среднечастотные области. Восьмилетний цикл, характерный для Баргузинского заповедника, и шестилетний цикл в Магаданском заповеднике совершенно не фиксируются в Японии. В низких частотах все спектры имеют сходство. На севере, под Магаданом, проявлен ≈ 10 -летний пик, присутствующий и в Японии. Это же колебание, хотя и мало-мощное, наблюдается в Баргузинском заповеднике.

Рассмотрим цикличность по полосам частот (см. табл. 2). Наибольший по длительности цикл динамики численности фиксируется в Финляндии, однако точность его определения невелика, пик имеет широкое основание и сглаженную вершину. Для его уточнения нужен, по крайней мере, вдвое длиннее ряд наблюдений. Низкочастотные циклы (20–25-летние) фиксируются только на Европейском Севере; даже в Лапландии, несмотря на долгосрочные наблюдения, такого колебания обнаружено не было. На Дальнем Востоке сходные колебания плотности красно-серой полевки обнаружить также пока не удалось. На хронограммах такие циклы умещаются не более одного раза, так что статистика здесь невелика, и более корректно говорить о существовании в многолетней динамике численности красно-серой полевки цикла в 9–15-летней полосе частот. Это обычный средний по мощности ритм, характерный для всех изучаемых популяций, и только в Баргузинском заповеднике у него оказалась значительная мощность (см. табл. 2).

В большинстве районов наблюдений у динамики численности красно-серой полевки фиксируются 9–12-летние циклы, их можно считать обычными для этого вида животных. Для всех же рассмотренных популяций этих полевых характерны (как и для большинства мышевидных грызунов) высокочастотные колебания многолетней численности в диапазоне от 2 до 9 лет. В этих полосах частот наблюдаются и самые высокие мощности гармонических составляющих, хотя в различных районах это могут быть разные по значению циклы. Так, и в североевропейских, и в японских популяциях доминируют по мощности 4–6-летние ритмы. У сибирских и дальневосточных популяций наиболее мощные циклы оказываются в высокочастотной

области спектра, это 2–3.5-летние гармонические составляющие (см. табл. 2).

Устойчивость у популяционных ритмов обеспечивается синхронизацией к близким по значению природно-климатическим колебаниям в их местообитаниях. В столь географически удаленных районах, как Фенноскандия, Красноярский край и о. Хоккайдо, естественно ожидать различия в периодах ритмов именно по этим причинам.

Североевропейские популяции располагаются в зоне действия Североатлантического колебания (САК). Согласно многочисленным исследованиям, это колебание в значительной степени определяет погоду (интенсивность и траектории циклонов и штормов, аномалии осадков и приземной температуры воздуха) в большинстве стран Европы. Эта планетарная цикличность может быть внешним датчиком времени для близких по периоду ритмов в популяциях животных. При сопоставлении циклов САК и популяционных циклов в Фенноскандии можно заметить, что синхронизация возможна практически у любого популяционного ритма к соответствующей гармонической составляющей этого погодного индекса (см. табл. 2).

Для популяций на о. Хоккайдо датчиком времени для цикличности во всех полосах частот могут быть особенности местного климата, основой которому служит Южное колебание (SOI) (Björnstad et al., 1998). Однако с этой глобальной осцилляцией наблюдается значительное совпадение у популяционных ритмов только в высоких и средних частотах (см. табл. 2).

Повсеместно имеются природные циклы, соответствующие по периоду популяционным ритмам динамики численности красно-серой полевки. Так, в ходе температуры проявляются циклы продолжительностью 2–4, 5–6, 7–9 и 10–12 лет, а также полувековой и вековой (Коротина, 2002). Столь же широко распространены гидроклиматические циклы в 3–4 и 7–11 лет (Дружинин, 1987). Последние могут служить еще и датчиками времени для низкочастотных гармонических составляющих спектра ритмов полевых (см. табл. 2).

Заключение

У различных географических популяций красно-серой полевки на севере, западе, в центре и на востоке ареала динамика чис-

ленности обладает определенной циклическостью.

Спектры многолетней циклическости динамики численности, построенные для десяти географических популяций этого грызуна, позволяют получить визуальное представление обо всем наборе популяционных циклов, а также провести сравнение периодов и мощностей гармонических составляющих.

Во всех рассмотренных популяциях проявлены циклы многолетней динамики в полосах высоких частот: 5–7, 3–4 и 2–3-летних. В средних частотах у многих популяций проявлены 9–14-летние циклы динамики численности, а на некоторых спектрах имеются и >20-летние ее периодические составляющие.

В центральных частях ареала у географических популяций проявлена тенденция ро-

ста мощности 9–10-летних гармонических составляющих численности с продвижением на восток. Кроме того, как и у большинства мелких грызунов, для этого вида характерны циклы динамики в диапазоне от двух до девяти лет.

Близкими по значению природными местными циклами, к которым возможна подстройка популяционных ритмов численности красно-серой полевки, являются циклические изменения погодных условий. Долгосрочное сохранение таких циклов в популяции дает возможность адаптации к изменениям местного климата. Кроме того, отмечена довольно точная подстройка у красно-серых полевков с о. Хоккайдо к высоким частотам глобальной южной осцилляции – планетарному циклу, который является основой погодных изменений региона.

Библиография

- Белецкий Е. Н. Циклическость – фундаментальное свойство развития и функционирования природных систем // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. 2007. Т. 3 (12). С. 100–116.
- Виноградов В. Н., Кельбешев Б. К. Структурно-временная организация сообщества грызунов среднегорной темнохвойной тайги Восточного Саяна (на примере заповедника «Столбы») // Вестник Томского государственного университета. Сер. Биология. 2009. Т. 4 (8). С. 5–14.
- Дружинин И. П. Долгосрочный прогноз и информация. Новосибирск: Наука, 1987. 246 с.
- Ердаков Л. Н., Моролдоев И. В. Изменчивость многолетней циклическости в динамике численности красной полевки (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)) // Принципы экологии. 2017. № 4. С. 26–36.
- Жигальский О. А. Популяционные циклы рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus*: связь с репродуктивным процессом // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 5. С. 185–191.
- Ивантер Э. В., Моисеева Е. А. К экологии красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) на юго-западной периферии ареала // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 37–47.
- Катаев Г. Д. Долговременный (1936–2016 гг.) мониторинг видового состава и численности населения мелких млекопитающих северо-таежной Лапландии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. 2016. Т. 121. Вып. 6. С. 3–17.
- Кашулин П. А., Жиров В. К., Катаев Г. Д. Ритмы жизни на Кольском Севере: 70 лет наблюдений за флорой и фауной // Природопользование в Евро-Арктическом регионе: опыт XX века и перспективы. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ, 2004. С. 175–183.
- Коротина Е. Ф. Многолетние колебания температурного режима Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2002. 23 с.
- Кривенко В. Г. Концепция природной циклическости и некоторые задачи хозяйственных стратегий России // Аграрная Россия. 2005. № 6. С. 41–47.
- Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Динамика плотности и структуры популяций лесных полевков в южной тайге // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Т. 1 (9). С. 113–123.
- Лукиянова Л. Е. Сопряженность симпатрических видов мелких млекопитающих в контрастных условиях среды // Экология. 2013. № 1. С. 65–72.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.
- Марпл С. Л. (мл). Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1990. 584 с.
- Окулова Н. М., Катаев Г. Д. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Microtinae, Rodentia) в разных частях ареала // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 9. С. 1095–1111.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН,

2004. 150 с.

- Bierman S. M., Fairbairn J. P., Petty S. J., Elston D. A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.) // *Am. Nat.* 2006. Vol. 167. № 4. P. 583–590.
- Bjørnstad O. N., Champely S., Stenseth N. C., Saitoh T. Cyclicity and Stability of Grey-Sided Voles, *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido: Spectral and Principal Components Analyses // *Philos. Trans. Biol. Sci.* 1996. Vol. 351. P. 867–875.
- Bjørnstad O. N., Stenseth N. C., Saitoh T., Lingjærde O. C. Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: Spectral densities and functional data analysis // *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)*. 1998. Vol. 40. № 1. P. 77–84.
- Boonstra R., Krebs C. J. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America // *Oecologia*. 2012. Vol. 168. P. 601–620.
- Cornulier T., Yoccoz N. G., Bretagnolle V., Brommer J. E., Butet A., Ecke F., Elston D. A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Huitu O., Imholt C., Ims R. A., Jacob J., Jędrzejewska B., Millon A., Petty S. J., Pietiäinen H., Tkadlec E., Zub K., Lambin X. Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores // *Science*. 2013. Vol. 340. № 6128. P. 63–66.
- Gilg O., Hanski I., Sittler B. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community // *Science*. 2003. Vol. 302. № 5646. P. 866–868.
- GNU Octave. URL: <http://www.gnu.org/software/octave/> (дата обращения: 01.02.2018).
- Hanski I., Turchin P., Korpimäki E., Henttonen H. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos // *Nature*. 1993. Vol. 364. № 6434. P. 232–235.
- Hanski I., Korpimäki E. Microtine rodent dynamics in Northern Europe: Parameterized models for the predator-prey interaction // *Ecology*. 1995. Vol. 76. № 3. P. 840–850.
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Oecologia*. 1985. Vol. 67. № 3. P. 394–402.
- Hansson L., Henttonen H. Rodent dynamics as community processes // *Trends Ecol. Evol.* 1988. Vol. 3. № 8. P. 195–200.
- Hörnfeldt B., Hipkiss T., Eklund U. Fading out of vole and predator cycles? // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2005. Vol. 272. № 1576. P. 2045–2049.
- Octave-Forge. URL: <https://octave.sourceforge.io/> (дата обращения: 01.02.2018).
- Selås V. Cyclic population fluctuations of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: The mast depression hypothesis // *Oikos*. 1997. Vol. 80. № 2. P. 257.
- Stenseth N. C. Mathematical models of Microtine cycles: Models and the real world // *Acta Zool. Fenn.* 1985. Vol. 173. P. 7–12.
- Stenseth N. C., Bjørnstad O. N., Falck W. Is spacing behaviour coupled with predation causing the Microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies // *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 1996. Vol. 263. № 1376. P. 1423–1435.
- Stenseth N. C., Bjørnstad O. N., Saitoh T. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan // *Proceedings. Biol. Sci.* 1996. Vol. 263. № 1374. P. 1117–1126.

Благодарности

Исследование поддержано РФФИ (грант № 17-04-00269), а также Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.9 (AAAA-A16-116121410119-4).

CYCLES IN THE LONG-TERM POPULATION DYNAMICS OF THE GREY RED-BACKED VOLE (*MYODES RUFOCANUS*)

ERDAKOV
Lev Nikolaevich

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, microtus@yandex.ru

MOROLDOEV
Igor Viktorovich

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, igmor@list.ru

Key words:
populations
population dynamics
grey red-backed vole
Myodes rufocanus

Summary: Among species *Myodes* (*Clethrionomys*) dwelling in Russia long-term population dynamics of grey red-backed vole (*Myodes rufocanus*) has been the least studied. To fill this gap we constructed the spectra of the long-term cyclicity of the population dynamics of the vole in different parts of its area and investigated them. In addition, we determined the parameters of perennial rhythms and revealed the features of cyclicity and possible geographical patterns of its changes. We also described the invariant parts of the population rhythm spectrum. Data from western (Northern Sweden, Finland and Kola Peninsula), central (Middle Urals, Western Siberia, Eastern Sayan and Baikal region) and eastern parts of the range (Hokkaido Island and Magadan Reserve) were used. When processing these data, we used spectral analysis programs. It allowed us to obtain a visual representation of the entire set of population cycles of *Myodes rufocanus*, and to compare the periods and powers of harmonic components. The cycles of long-term dynamics in high frequency bands are shown in all studied populations. 9–14-year cycles of population dynamics are found in many populations in middle frequencies, and on some spectra there are more than 20-years periodic components. Population rhythms of *M. rufocanus* are adjusted to natural cycles such as cyclical changes in climate conditions. Long-term preservation of such population cycles promotes adaptations to the changes in local climate conditions.

Reviewer: N. L. Dobrinskij

Received on: 15 March 2018

Published on: 25 June 2018

References

- Beleckiy E. N. Cyclicity is a fundamental property of the development and functioning of natural systems, Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya Biologiya. 2007. T. 3 (12). P. 100–116.
- Bierman S. M., Fairbairn J. P., Petty S. J., Elston D. A., Tidhar D., Lambin X. Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.), Am. Nat. 2006. Vol. 167. No. 4. P. 583–590.
- Bjørnstad O. N., Stenseth N. C., Saitoh T., Lingjærde O. C. Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: Spectral densities and functional data analysis, Res. Popul. Ecol. (Kyoto). 1998. Vol. 40. No. 1. P. 77–84.
- Bjørnstad O. N., Champely S., Stenseth N. C., Saitoh T. Cyclicity and Stability of Grey-Sided Voles, *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido: Spectral and Principal Components Analyses, Philos. Trans. Biol. Sci. 1996. Vol. 351. P. 867–875.
- Boonstra R., Krebs C. J. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America, Oecologia. 2012. Vol. 168. P. 601–620.
- Chernyavskiy F. B. Lazutkin A. N. Cycles of lemmings and voles in the North. Magadan: IBPS DVO RAN, 2004. 150 p.
- Cornulier T., Yoccoz N. G., Bretagnolle V., Brommer J. E., Butet A., Ecke F., Elston D. A., Framstad E., Henttonen H., Hörnfeldt B., Huitu O., Imholt C., Ims R. A., Jacob J., Jędrzejewska B., Millon A., Petty S. J., Pietiäinen H., Tkadlec E., Zub K., Lambin X. Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores, Science. 2013. Vol. 340. No. 6128. P. 63–66.
- Druzhinin I. P. Long-term forecast and information. Novosibirsk: Nauka, 1987. 246 p.
- Erdakov L. N. Moroldoev I. V. Variability of long-term cyclicity in the population dynamics of the northern

- red-backed vole (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)), Principy ekologii. 2017. No. 4. P. 26–36.
- GNU Octave. URL: <http://www.gnu.org/software/octave/> (data obrascheniya: 01.02.2018).
- Gilg O., Hanski I., Sittler B. Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community, *Science*. 2003. Vol. 302. No. 5646. P. 866–868.
- Hanski I., Korpimäki E. Microtine rodent dynamics in Northern Europe: Parameterized models for the predator-prey interaction, *Ecology*. 1995. Vol. 76. No. 3. P. 840–850.
- Hanski I., Turchin P., Korpimäki E., Henttonen H. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos, *Nature*. 1993. Vol. 364. No. 6434. P. 232–235.
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover, *Oecologia*. 1985. Vol. 67. No. 3. P. 394–402.
- Hansson L., Henttonen H. Rodent dynamics as community processes, *Trends Ecol. Evol.* 1988. Vol. 3. No. 8. P. 195–200.
- Hornfeldt B., Hipkiss T., Eklund U. Fading out of vole and predator cycles?, *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2005. Vol. 272. No. 1576. P. 2045–2049.
- Ivanter E. V. Moiseeva E. A. To ecology of the red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pall.) in the southwestern periphery of the species area, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2015. No. 1. P. 37–47.
- Kashulin P. A. Zhironov V. K. Kataev G. D. Life rhythms in the Kola North: 70 years of observations of the flora and fauna, *Prirodopol'zovanie v Evro-Arkticheskom regione: opyt XX veka i perspektivy*. Apatity: Izd-vo Kol'skogo NC, 2004. P. 175–183.
- Kataev G. D. Long-term (1936–2015) monitoring of species composition and population dynamics of small mammals of the North taiga Lapland, *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody*. Otd. Biol. 2016. T. 121. Vyp. 6. P. 3–17.
- Korotina E. F. Long-term variations in the temperature regime of the Southern Urals. Perm': Perm. gos. un-t, 2002. 23 p.
- Krivenko V. G. The concept of natural cyclics and some of the tasks of Russia's economic strategies, *Agrarnaya Rossiya*. 2005. No. 6. P. 41–47.
- Kshnyasev I. A. Davydova Yu. A. Dynamics of density and structure of populations of red-backed voles in the southern taiga, *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo. Ser. Biologiya*. 2005. T. 1 (9). P. 113–123.
- Luk'yanova L. E. Association of sympatric small mammal species under contrasting environmental conditions, *Ekologiya*. 2013. No. 1. P. 65–72.
- Maksimov A. A. Long-term fluctuations in the number of animals, their causes and prognosis. Novosibirsk: Nauka, 1984. 250 p.
- Marpl S. L. Digital spectral analysis with applications. M.: Mir, 1990. 584 p.
- Octave-Forge. URL: <https://octave.sourceforge.io/> (data obrascheniya: 01.02.2018).
- Okulova N. M. Kataev G. D. Long-term dynamics of the red-backed vole *Clethrionomys rufocanus* numbers (*Microtinae*, *Rodentia*) in different parts of its range, *Zoologicheskii zhurnal*. 2003. T. 82. No. 9. P. 1095–1111.
- Selås V. Cyclic population fluctuations of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: The mast depression hypothesis, *Oikos*. 1997. Vol. 80. No. 2. P. 257.
- Stenseth N. C. Mathematical models of Microtine cycles: Models and the real world, *Acta Zool. Fenn.* 1985. Vol. 173. P. 7–12.
- Stenseth N. C., Bjørnstad O. N., Saitoh T. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan, *Proceedings. Biol. Sci.* 1996. Vol. 263. No. 1374. P. 1117–1126.
- Stenseth N. C., Bjørnstad O. N., Falck W. Is spacing behaviour coupled with predation causing the Microtine density cycle? A synthesis of current process-oriented and pattern-oriented studies, *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 1996. Vol. 263. No. 1376. P. 1423–1435.
- Vinogradov V. N. Kel'beshekov B. K. Structural and temporal organization of the rodent community of the middle dark coniferous forests of Eastern Sayan (for example, Reserve «Stolby»), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya*. 2009. T. 4 (8). P. 5–14.
- Zhigal'skiy O. A. Population cycles of bank vole *Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*: connection with reproductive process, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN*. 2011. T. 13. No. 5. P. 185–191.



УДК УДК 599.33:591.5

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОЙ ЛЕСОЭКСПЛУАТАЦИИ НА ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ МЕЛКИХ НАСЕКОМОЯДНЫХ И ГРЫЗУНОВ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

ИВАНТЕР *ФГБОУ ВО "Петрозаводский государственный университет"*
Эрнест Викторович *(ПетрГУ), ivanter@petrsu.ru*

ЖУЛИНСКАЯ *ФГБОУ ВО "Петрозаводский государственный университет"*
Ольга Юрьевна *(ПетрГУ), olga-ptz.91@mail.ru, zhulinskaya@petrsu.ru*

КУРХИНЕН *ФГБУ науки Институт леса Карельского научного центра Российской*
Юрий Павлович *академии наук (ИЛ КарНЦ РАН), kurhinenJ@gmail.com*

Ключевые слова:

Популяция
лесозексплуатация
грызуны
насекомоядные
динамика численности
биотоп
экосистема
вырубка

Аннотация: В результате многолетнего (1958–2017 гг.) мониторинга состояния и динамики популяции мелких млекопитающих на территории Восточной Фенноскандии анализируются общие закономерности влияния рубок на структуру местообитаний, экологические особенности, численность и территориальное распределение 11 видов мелких млекопитающих региона. В ходе пятидесятилетних комплексных исследований была выявлена определенная специфика трендом изменений численности и смены доминантов мелких млекопитающих после сплошной рубки коренных лесов разных типов. На сплошных открытых вырубках наблюдается временное увеличение численности грызунов и насекомоядных и перераспределение видов в пользу представителей открытых стадий. Вырубки очень динамичны по экологическим условиям. На структуру населения мелких млекопитающих влияют давность и тип рубки, конфигурация и площадь лесосек, породный состав вырубленного древостоя. Вырубки характеризуются менее стабильным населением зверьков по сравнению со спелыми лесами, хотя средний показатель учета на вырубках выше. Установлено, что концентрированные рубки приводят к нарушению репродукции и воспроизводства популяций. Снижается общая численность зверьков, а популяционная динамика характеризуется непродолжительными резкими подъемами и длительными глубокими депрессиями. Лесохозяйственные мероприятия на вырубках существенно влияют на характер и скорость сукцессионных процессов, протекающих в биотопических группировках мелких млекопитающих. При лесовосстановлении характерна смена доминантов в сообществах мелких грызунов и насекомоядных. В целом же популяционные волны мелких млекопитающих на вырубках и в сосняках довольно синхронны, хотя годы отдельных пиков и депрессий могут и не совпадать. На основе моделирования изученных процессов воздействия лесозексплуатации на популяции мелких млекопитающих определены возможности их долгосрочного прогнозирования и предотвращения негативных антропогенных воздействий.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: И. А. Кшнясев

Получена: 04 мая 2018 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

Оценка экологических последствий массовой промышленной лесозаготовки, и в частности ее влияния на население млекопитающих и других животных, продолжает вызывать большой интерес. Между тем результаты исследований в этой области чаще всего публикуются в виде кратких обзоров, практически лишены каких-либо обобщений и в основном относятся ко второй половине XX в. (Динесман, 1961; Ельшин, Каратаев, 1988; Калинин, 1973; Керзина, 1956; Ларин, 1955; Наумов, Руковский, 1979; Diffendorfer et al., 1978; Hansson, 1992; Keith et al., 1993; Lindzey, 1989).

Цель работы — восполнить этот пробел результатами многолетних исследований (1958–2017 гг.), выполненных в Восточной Финляндии (Кольский п-ов, Карелия, Финляндия и Карельский перешеек Ленинградской обл.) и сочетавших работу на полевых стационарах (Гомсельгский, Ладожский, заповедник «Кивач») с широкими экспедиционными обследованиями.

Материалы

Материалы и методы

Основной объект исследований — весьма важная в биоценологическом плане группа мелких млекопитающих: землеройки-бурозубки и лесные мышевидные грызуны. Всего на исследованной территории добыто 11 видов мелких млекопитающих, которые по степени доминирования в суммарных уловах располагаются следующим образом: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.), рыжая полевка (*Clethrionomus glareolus* Schreb.), малая бурозубка (*S. minutus* L.), средняя бурозубка (*S. caecutiens* Laxm.), темная полевка (*Microtus agrestis* L.), лесная мышь (*Sicista betulina* Pall.), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lill.), равнозубая бурозубка (*S. isodon* Turov), полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.), мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.), крошечная бурозубка (*S. minutissimus* Zimm.).

Эти виды, занимая особое место в структуре трофических связей таежных экосистем и будучи основными потребителями растительности и беспозвоночных нижнего яруса леса, служат одновременно важнейшим объектом потребления многими хищ-

никами. Учеты численности этих зверьков заключались в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одна от другой) линий давилков (капканчиков Геро) — по 25–50 шт. в каждой. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченного растительным маслом ржаного хлеба. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за 1-е сутки работы в 100 ловушек (на 100 лов./сут.), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающиеся к горловине и врытые таким образом, что верхний их край находился вровень с дном канавки. Показатель обилия — число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 кан./сут.), и относительное число зверьков данного вида, выраженное в долях общего числа добытых (индекс доминирования, %). Общий объем проведенных учетов превышает 455000 лов./сут. и 7800 кон./сут.

Один из используемых нами показателей видового разнообразия сообществ — индекс Симпсона, рассчитываемый по формуле $I = 1 / \sum (n_i / N)^2$, где n_i — оценка значимости одного вида, N — сумма оценок значимости всех видов (Керзина, 1956). Поскольку в нашем случае этот индекс вычислялся только на основе относительных показателей (в экз. на 100 лов./сут.), он используется здесь лишь как способ грубого сравнения видового разнообразия биоценологических комплексов мелких млекопитающих экспериментальной и контрольной территорий.

Результаты

Результаты и их обсуждение

Анализ изменений видовой структуры и разнообразия биоценологических группировок мелких млекопитающих показал, что с сокращением размеров фрагментов хвойных лесов сокращалось и число видов, зафиксированных в среднем за год наблюдений (фактически это индекс видового богатства), причем наиболее резкий переход (в 2

раза) наблюдался от крупных к небольшим (6–7 га) массивам (рис. 1). Характерно, что показатель обилия мелких млекопитающих на небольших и мелких участках сосняков

оказался также примерно в 1.5 раза ниже, чем в крупных массивах. Заметные изменения наблюдаются и при сокращении размеров фрагментов от 20–30 до 6–7 га.

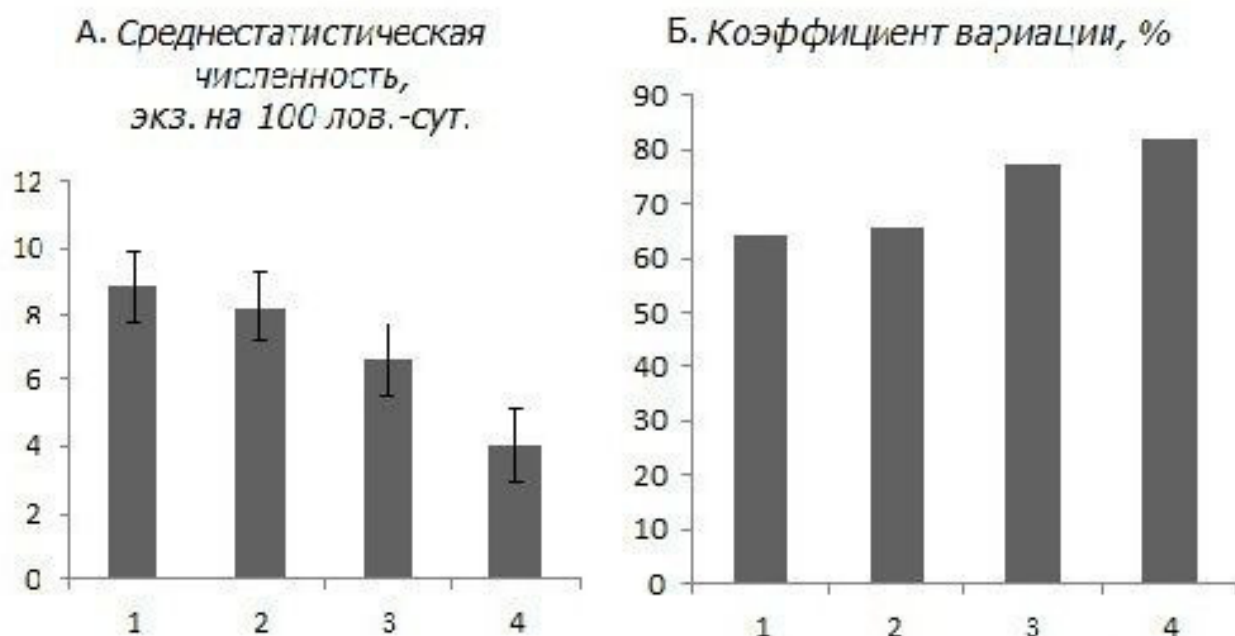


Рис. 1. Численность мелких млекопитающих и ее динамика в сосняках разной степени фрагментации. А – среднестатистическая численность, экземпляров на 100 ловушко-суток, Б – коэффициент вариации, %, 1 – заповедные территории, 2 – крупные массивы (> 30 га), 3 – небольшие массивы (6–7 га), 4 – мелкие выделы до 2 га

Fig. 1. The number of small mammals and its dynamics in pine forests of different fragmentation degree of . A – the average number of specimens per 100 trap-days, B – coefficient of variation, %, 1 – protected areas, 2 – large tracts (> 30 ha), 3 – small tracts (6–7 ha), 4 – small areas up to 2 hectares

Тренды динамики численности мелких млекопитающих в сосняках различной степени фрагментированности в целом имеют сходную направленность. При этом следует отметить два аспекта: во-первых, размах колебаний (особенно максимумы), который даже в слабофрагментированных сосняках (20–30 га) оказался несколько шире, чем на контрольной (заповедной) территории; во-вторых, закономерность, согласно которой дальнейшая фрагментация сосняков (до 6–7 га и особенно до 1–2 га) резко усиливает флуктуации динамики популяций мелких млекопитающих от общих тенденций, характерных для крупных лесных массивов. Это прежде всего проявляется в ином чередовании пиков обилия и в размахе колебаний.

Особенно четкие различия наблюдаются при анализе численности двух фоновых видов (обыкновенной бурозубки и рыжей полевки), которые вместе составляют > 90 % суммарного отлова. С сокращением размеров лесных фрагментов показатель обилия этих видов сокращается, а коэффициент ва-

риации (C_v) возрастает.

Наблюдаются различия и в динамике численности. В крупных таежных массивах заповедника волны популяционной динамики обыкновенной бурозубки имеют более сглаженный характер и спады численности выражены слабее, чем в небольших по площади сосняках. В мелких лесных массивах периоды депрессии численности видов выражены более резко и нередко принимают многолетний характер.

Таким образом, фрагментация сосняков в целом приводит к обеднению видового состава, сокращению численности видов, усилению неустойчивости населения и упрощению структуры сообществ мелких млекопитающих. Максимальная степень фрагментации (сокращение площадей до 1–2 га) приводит к формированию довольно неустойчивых и упрощенных сообществ с 1–2 абсолютно доминирующими видами.

В процессе дальнейшей антропогенной трансформации таежных лесов через некоторое время после начала их фрагментации

формируется ландшафт, представляющий собой мозаику лесных биотопов, находящихся на разных этапах вторичной сукцессии после сплошных рубок. В этой связи большой интерес представляет изучение экологических последствий для животных формирования именно такого мозаичного ландшафта. Результаты учета мелких мле-

копитающих (табл. 1 и 2) с достаточной точностью отражают как общий относительно невысокий уровень численности видов, так и совпадение волн динамики численности в опыте и контроле: годы пиков и депрессий почти синхронны, совпадает и средняя амплитуда колебаний обилия зверьков в смежные годы.

Таблица 1. Численность мелких млекопитающих на экспериментальном (1) и контрольном (2) участках за 11 лет исследований, экз. на 100 лов./сут. (Численность и распределение..., 2013)

Участок	Исследованная группа	Численность			Размах колебаний численности в смежные годы, $M \pm SE$
		суммарная	средняя, $M \pm SE$	C_v , %	
1. Гомсельгский стационар	Мелкие млекопитающие	9.1	9.5 ± 1.8	64	2.1 ± 0.2
	бурозубки	3.1	3.1 ± 0.8	88	3.6 ± 1.0
	мышевидные грызуны	6.0	6.4 ± 1.2	63	2.1 ± 0.4
2. Заповедник «Кивач»	Мелкие млекопитающие	7.2	7.1 ± 1.2	55	2.1 ± 0.3
	бурозубки	2.9	2.7 ± 0.6	71	1.8 ± 0.2
	мышевидные грызуны	4.3	4.4 ± 0.9	68	3.2 ± 0.9

Примечание. M – средняя арифметическая, SE – стандартная ошибка средней для $p = 0.05$, C_v – коэффициент вариации.

Более заметны различия между контролем и опытом лишь у мышевидных грызунов. Число видов этой группы, фиксируемых в среднем за год учетов давилками, оказалось значительно (в 1.6 раза) и достоверно ($p < 0.05$) выше, чем в заповеднике, в основном за счет регулярного присутствия в уловах зеленоядных видов серых полевых *Microtus* (темная, эконома). Это особенно характерно для ранних этапов вторичной сукцессии лесной экосистемы.

Если брать всю группу мелких млекопитающих, то различия показателей видового разнообразия между опытом и контролем незначительны (соответственно 0.55 и 0.46). При сравнении же отдельных групп видов (землеройки и мышевидные грызуны) различия вновь оказываются существенными: индекс видового разнообразия землероек в заповеднике примерно в 3 раза выше, чем в опыте (0.21 и 0.07), а для мышевидных грызунов, наоборот, значения индекса Симпсона в трансформированном рубками ландшафте в 5.4 раза выше ($p < 0.01$). Таким обра-

зом, трансформация таежных лесов приводит к сокращению видового разнообразия землероек-бурозубок, но к росту видового разнообразия мышевидных грызунов.

При анализе особенностей динамики численности (обилия) мелких млекопитающих на экспериментальной и контрольной территориях следует отметить, что в обоих случаях основной фон создают доминирующие виды – обыкновенная бурозубка и рыжая полевка, составляющие в опыте соответственно 33 и 43 % улова, а в контроле соответственно 35 и 56 %. Волны флуктуации численности обыкновенной бурозубки в заповеднике имеют более сглаженный вид с менее выраженными пиками и депрессией численности по сравнению с опытом (рис. 2). Для рыжей полевки соотношение иное: при примерно равных показателях обилия зверьков периоды депрессий и пиков в опыте выражены значительно слабее, чем в лесах заповедника, а депрессия 1983–1985 гг. вообще отсутствовала.

Флуктуации численности отдельных видов

Таблица 2. Численность (в числителе, экз. на 100 лов./сут.) и доля (в знаменателе, %) фоновых видов мелких млекопитающих в коренных и трансформированных рубками биотопах средней тайги Восточной Финляндии

Биотопы	Число лов./сут.	Общая численность	Численность по видам						
			Бурозубка			Полевка			Лесная мышовка
			обыкновенная	средняя	малая	рыжая	темная	экономка	
Спелые сосняки зеленомошные	7640	4.8	1.7/35.5	0.06/1	0.06/1	2.8/60.9	0.14/2.5	–	0.04/0.05
Спелые ельники зеленомошные	3795	4.6	1.6/34.5	0.08/1.2	0.08/1.2	2.8/62	0.02/0.8	–	–
Открытые вырубки	7031	8.9	3.7/41.3	0.01/0.1	0.1/1.1	1.9/22.5	2.3/26.1	0.8/8	0.07/1
Свежие (до 1 года)	725	1.0	0.4/37.7	–	–	0.5/50.5	–	0.1/13	–
От 1 до 5 лет	6306	9.8	4.1/41.1	0.01/0.1	0.1/1.2	2.1/22.3	2.6/26.2	0.8/8.2	0.05/1
Молодняки, лет									
6–20	9551	7.4	2.8/39	0.04/0.6	0.12/1.5	2.9/39	1.0/14	0.4/5	0.04/0.5
20–40	3004	2.7	0.6/23	0.1/4	–	–	–	–	–
Вторичные лиственные и смешанные леса (50–80 лет)	4891	4.8	2.2/46	0.02/0.4	0.1/3	2.1/43	0.06/1	0.1/3	0.03/0.4
Семенные куртины	1140	4.1	1.6/38.0	–	0.1/2	2.3/58	0.1/2	–	–
Недорубы	1655	7.1	2.8/39.0	–	–	3.8/55	0.4/5	–	–
Прочие	1415	4.7	2.5/53.0	–	0.1/1	2.2/47	–	–	–
Экотоны (лес-вырубка)	960	11.7	3.0/26.0	0.1/1	–	4.7/39	2.9/25.2	0.9/8.1	–

Примечание. «–» – вид отсутствовал в уловах.

в значительной степени влияют на состав группировок и динамику всего населения мелких млекопитающих. Например, если в заповедных лесах темная полевка регистрируется не ежегодно и ее доля в уловах лишь однажды превысила 3 % (1987 г.), то в трансформированном рубками ландшафте этот вид практически ежегодно встречался в уловах мышевидных грызунов, а в отдельные годы (1981, 1982) уверенно доминировал.

Одой из наиболее надежных характеристик населения мелких млекопитающих может служить сезонная динамика их численности, которая также демонстрирует существенные различия между опытом и кон-

тролем (см. рис. 2), особенно для одного из фоновых видов – обыкновенной бурозубки. По данным учетов, численность этого вида в трансформированном рубками ландшафте наиболее быстро растет весной и в первой половине лета, в результате чего различия между опытом и контролем в июле достигают 10 раз и более, к осени соотношение выравнивается. В таком же направлении, но слабее варьирует численность рыжей полевки.

На базе сводных для региона данных (20 пунктов стационарных и экспедиционных наблюдений (см. табл. 2) можно в общем охарактеризовать биоценотические груп-

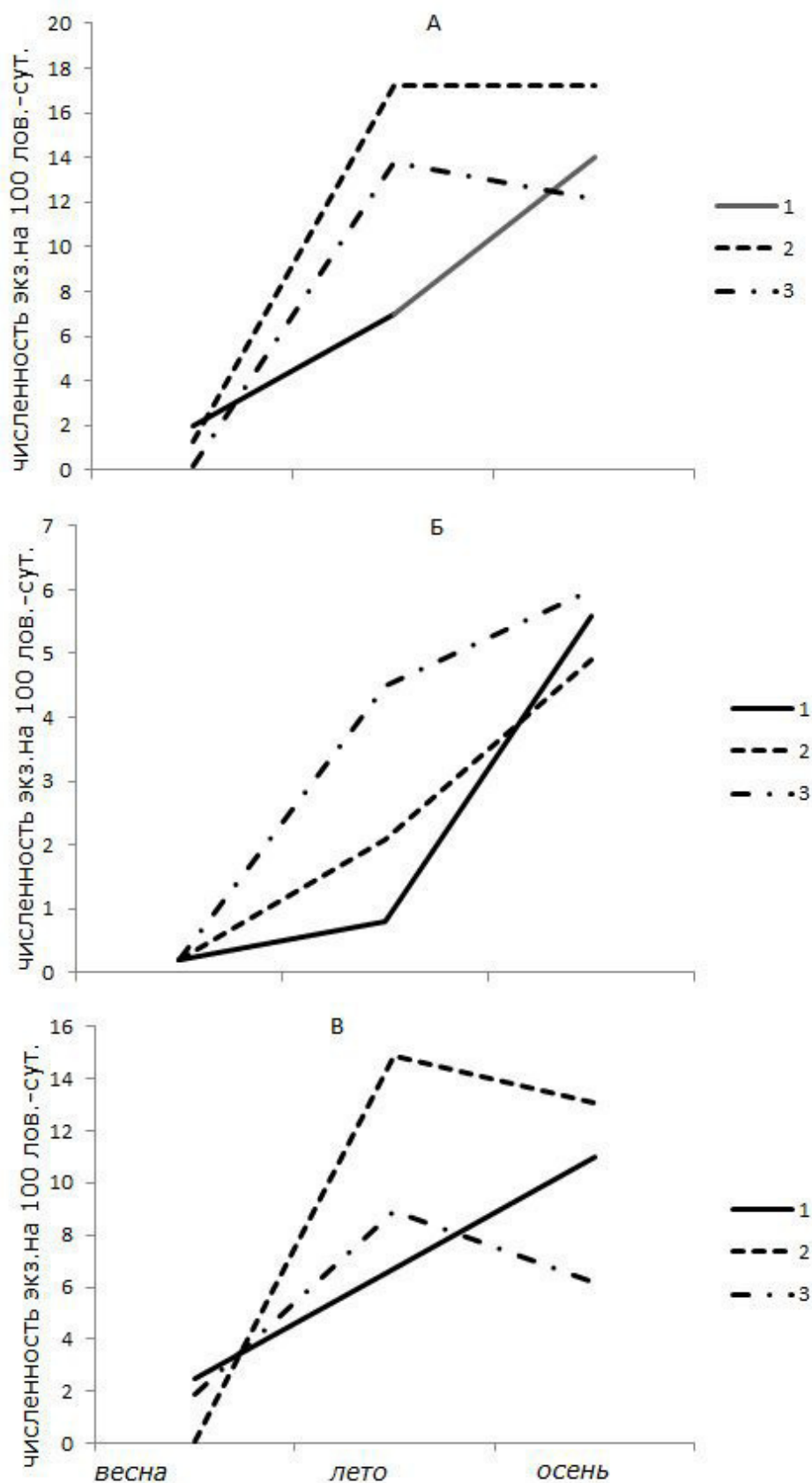


Рис. 2. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в смежных – коренных и трансформированных рубками биотопах. а – все виды, б – обыкновенная бурозубка, в – рыжая полевка. 1 – спелый сосняк черничный, 2 – вырубка (1–10 лет), 3 – сосново-лиственный молодняк (10–20 лет)

Fig. 2. Seasonal dynamics of the numbers of small mammals in adjacent – indigenous and transformed biotopes. а – all species, б – ordinary shrew, в – red vole. 1 – ripe pine bilberry, 2 – clearing (1–10 years), 3 – pine-leaved young stand (10–20 years)

пировки млекопитающих основных сукцессионных стадий экосистем на вырубках. Из имеющихся материалов следует, что спелые (старше 100 лет) сосняки зеленомошные (контроль) близки по численности и видовому разнообразию мелких млекопитающих к средним значениям этих показателей по всем биотопам, но значительно уступают вырубкам с давностью рубки от 1 до 15 лет, причем эти различия (достигающие 30 раз) особенно четко проявляются в группе мышевидных грызунов, в первую очередь серых полевых. Уже эти данные свидетельствуют о довольно явных признаках смены видов (сукцессии) мышевидных грызунов, сильнее всего заметной в первые 15–20 лет вторичной сукцессии экосистемы на вырубках.

За весь период сукцессии экосистемы минимальные значения численности и видового разнообразия всех исследованных групп (землеройки-бурозубки и лесные полевки) зафиксированы в плотно сомкнутых молодых древостоях (особенно хвойных) 25–45-летнего возраста. Во вторичных насаждениях 50–70-летнего возраста вновь наблюдается рост численности мелких млекопитающих. Для них отмечен существенный рост видового разнообразия, но уже не за счет мышевидных грызунов, а за счет землероек (рис. 3).

Результаты исследований показывают, что непосредственно после рубки численность и число видов мелких млекопитающих резко сокращаются (на свежих вырубках отлавливались единичные рыжие полевки, но и те ближе к периферии лесосек и возле недорубов). Однако уже со второго года численность и видовое разнообразие зверьков существенно возрастали, достигая через 3–4 года после рубки значительно более высоких, чем до проведения рубок, значений. Иногда в качестве факторов, дополнительно влияющих на восстановление населения животных, упоминались также способ и степень очистки лесосек (Керзина, 1956; Курхинен и др., 2006; Gashwiller, 1970).

Как отмечено выше, после сплошной рубки на лесосеках практически не остается постоянного населения млекопитающих. Возможно лишь посещение и временная концентрация представителей растительоядных видов возле куч порубочных остатков.

Хотя в первые месяцы после рубки зверьки на открытых участках отсутствовали, однако их численность в небольшом по площади недорубе (1000 м²) составляла ~25 экз. на 100 лов./сут. В основном это были рыжие полевки, численность которых здесь остава-

лась высокой даже на второй год после рубки. Однако на третий год (к весне) ситуация резко изменилась: рыжая полевка исчезла, ее место заняли темная полевка и эконолка, численность которых была меньше таковой на окружающих недорубах лесосеках.

На фоне недорубов особое значение приобретают семенные куртины хвойных пород. В ходе стационарных исследований зафиксировано четкое отличие структуры биоценологических группировок мелких млекопитающих в крупных семенных куртинах сосны от таковой на окружающих куртинах вырубках. В частности, доля лесных видов (средняя бурозубка, рыжая полевка) оказалась здесь выше, чем на окружающих вырубках. Более того, на территории одной из крупных семенных куртин (объекта наших постоянных наблюдений) зафиксировано немногочисленное, но, по-видимому, постоянное поселение лесного лемминга – типично таежного, сибирского вида (Ивантер, 1975; Сиивонен, 1979).

Немаловажную роль играет скорость восстановления растительности, которая, в свою очередь, зависит от гидрологического режима, рельефа, плодородия почв. При глубоких нарушениях почвенного покрова, огневой очистке лесосек, их заболачивании на фоне бедных непродуктивных почв повторное заселение вырубок может значительно замедляться.

Как следует из наблюдений на стационарах, основные источники иммиграции мелких млекопитающих – массивы невырубленных суходольных и пойменных (водоохранных) лесов. Мелкие же недорубы в основном имеют значение лишь как объекты первичного заселения, но отнюдь не как источники иммиграции.

На открытых (необлесившихся) вырубках, с давностью рубки от 1 до 7 лет, формируется травяно-кустарничковый ярус растительности, который может достигать значительного развития, особенно на злаковых вырубках. Часто наблюдается активное плодоношение ягодных кустарничков, особенно на микроповышениях и периферии вырубок. Открытые вырубки характеризуются специфичным температурным режимом и влажностью приземных слоев воздуха, спецификой снежного покрова. Создаются в целом благоприятные, хотя и менее стабильные, чем в хвойных лесах, условия среды обитания мелких млекопитающих, численность и видовое разнообразие которых здесь выше, чем под пологом спелых хвойных лесов (табл. 3).

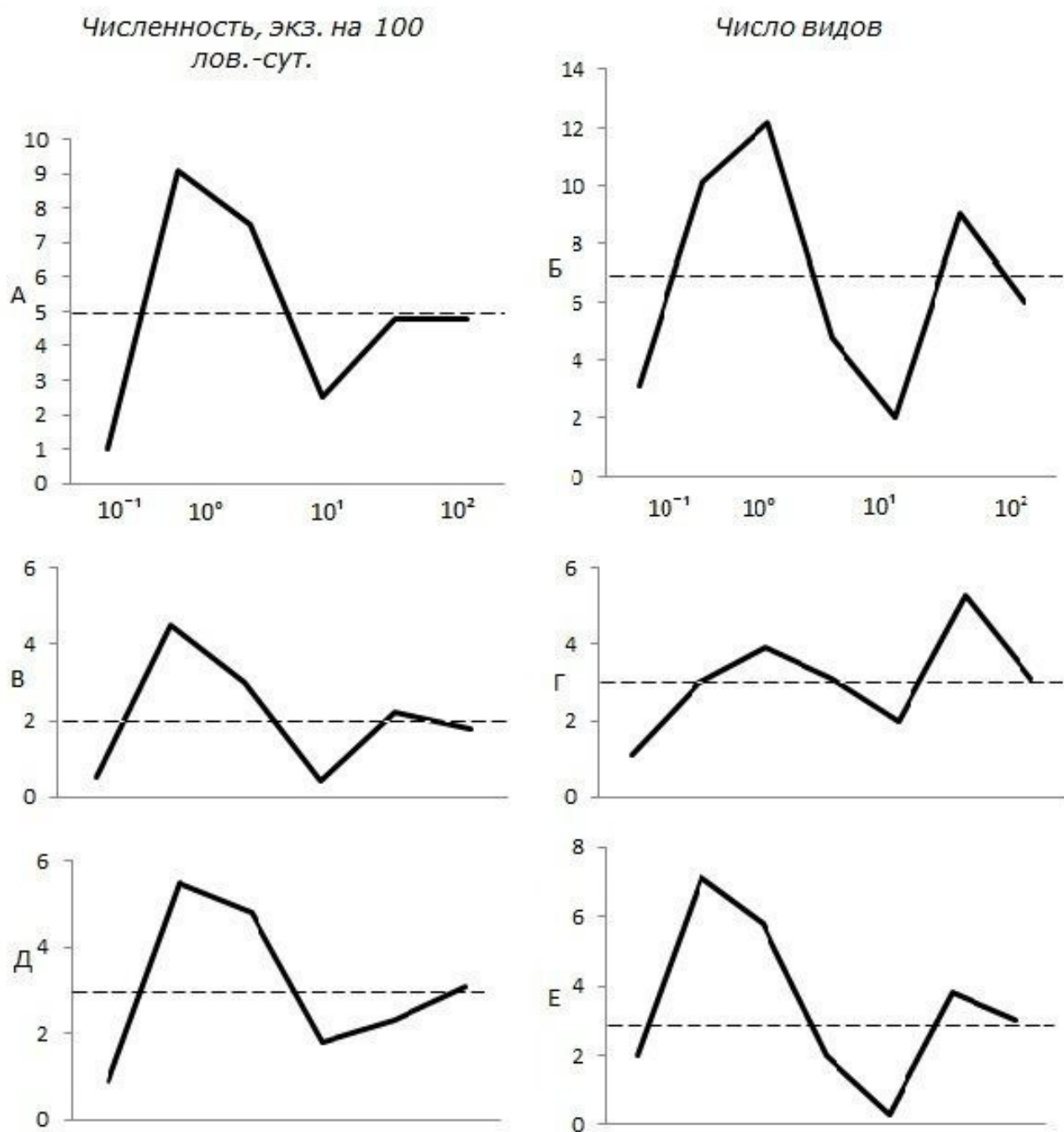


Рис. 3. Изменение численности и видового разнообразия мелких млекопитающих в процессе восстановления экосистем после рубки сосняков. а, б – все виды, в, г – землеройки, д, е – мышевидные грызуны. Давность рубки дана в системе десятичных логарифмов

Fig. 3. Changes in the number and species diversity of small mammals in the process of restoration of ecosystems after felling of pine forests. а, б – all species, в, г – shrews, д, е – mouse-shaped rodents. The age of felling is given in the system of decimal logarithms

Таблица 3. Численность и соотношение видов мелких млекопитающих на вырубках различного типа

Показатель	Тип вырубки		
	вейниково-луговиковая	луговиково-кустарничковая	осоково-сфагновая
Общая численность	12.7/6.6	8.4/–	4.3/2.0
Обыкновенная бурозубка	2.9 (23)/3.7(56)	2.2(26)/–	1.2(23)/0.4(20)
Средняя бурозубка	0(0)/0.2(3)	0(0)/–	0.1(2)/0(0)
Малая бурозубка	0.2(2)/0.4(7)	0(0)/–	0.2(5)/0.3(15)
Рыжая полевка	1.6(12)/0.3(4)	2.4(29)/–	0.8(19)/0.2(10)
Темная полевка	7.6(1)/1.9(29)	3.7(44)/–	2.0(46)/1.1(50)
Обыкновенная полевка	0.07(1)/0(0)	0(0)/–	0(0)/0(0)
Лесная мышовка	0.07(1)/0.1(1)	0.08(1)/–	0(0)/0(0)
Лесной лемминг	0(0)/0(0)	0(0)/–	0(0)/0.1(1)

Примечание. В числителе – экз. на 100 ловушко-суток, в знаменателе – экз. на 10 канавко-суток, в скобках – индекс доминирования, % от улова. Прочерк – учеты не проводились.

Численность мелких млекопитающих на открытых и зарастающих вырубках в целом существенно выше таковой в спелых хвойных насаждениях и превышает средние по биотопам значения. Наиболее сильные изменения численности в первые 10 лет после рубки характерны для популяций двух основных видов полевок: рыжей и темной, составляющих основу уловов мышевидных грызунов на злаковых вырубках. В итоге удалось проследить весь процесс трансформации биоценотических группировок мелких млекопитающих в течение первого десятилетия после рубки, т. е. в период наиболее сильных изменений. В течение первых 7–8 лет основной фон населения вырубки составляла темная полевка, которая наряду с обыкновенной бурозубкой определяла и характер волн флуктуации численности зверьков. В процессе восстановления лесной растительности происходила постепенная сдача позиций темной полемкой и их завоевание рыжей. В дальнейшем восстановление лесной среды в процессе вторичной сукцессии приводило к ухудшению экологических условий для темной полемки. В результате преимущество вновь получает рыжая полевка, которая лидировала по обилию и доле участия в уловах мышевидных грызунов.

Процессы аналогичного характера (на начальном этапе – рост численности серых

полевок, а затем спад и завоевание доминирующих позиций лесными полемками рода *Clethrionomys*) были зафиксированы и в ряде других регионов таежного севера Европейской России (Ельшин, Каратаев, 1988; Турьева, 1956), а также в Скандинавии (Henttonen et al., 1977). Однако есть и особенности, в том числе связанные с различными отношениями рыжей и темной полевок к опушкам. В итоге создается впечатление, что первая из них активно мигрирует на вырубку, а часть населения второй вытесняется на периферию вырубки конкурентом, т. е. полемкой-экономкой, обилие которой на лесосеке в несколько раз выше среднего.

Выявленные различия в видовом составе и соотношении населяющих различные биотопы видов становятся еще очевиднее при сопоставлении средней бурозубки, рыжей и темной полевок. Для последних двух видов соотношение обилия в сравниваемых местообитаниях прямо противоположно. Так, рыжая полевка абсолютно доминирует в уловах мышевидных грызунов в сосняке (88 %), темная полевка – на вырубке (97 %). Установлено также, что структуру населения млекопитающих на ранних стадиях сукцессии леса определяет и тип вырубки.

В наших исследованиях наиболее полно представлены три типа вырубков, население которых сравнивали на протяжении 11 лет в

ходе массовых учетов мелких млекопитающих, проводимых одновременно в течение трех сезонов (весна, лето, осень) и в равных объемах. В итоге установлено, что все три типа вырубок существенно различаются между собой по численности мелких млекопитающих, ее динамике и соотношению видов. Так, численность мелких млекопитающих на вейниково-луговиковой вырубке выше, чем на луговиково-кустарничковой и осоково-сфагновой соответственно в 1.5 и 3 раза. При этом во всех трех случаях доминирует темная полевка, однако доля участия этого вида в уловах, как и других видов, резко меняется в зависимости от типа вырубки.

Обращает на себя внимание тот факт, что на фоне сокращения спектра видов (по сравнению со злаковой вырубкой) в биоценотических группировках заболоченных лесосек в 1.5–2 раза выше доля участия малой бурозубки, причем в отдельные сырые годы этот вид здесь даже доминировал.

В итоге полученные нами данные свидетельствуют о специфике биоценотических группировок вырубок разных типов в период их активного формирования, в частности в первые 6–8 лет после рубки. Более того, формирование характерных фитоценозов на вырубках разных типов определяет специфику биоценотических группировок млекопитающих и на этих вырубках, и на участках формирующихся здесь молодняков. Иными словами, еще задолго до рубки за счет сво-

еобразия типа вырубаемого леса задаются и особенности сукцессии биоценотических группировок мелких млекопитающих.

Отчетлива и смена доминантов: если в коренном сосновом лесу постоянно численно доминирует рыжая полевка, то на вырубке преобладают представители рода серых полевков (темная или эконолка). Между тем все вырубки Южной Карелии, где в отловах грызунов доминировала рыжая полевка, появились на месте рубок ельников (или соседствовали с ними). Характерно, что все они были захламлены и слабо очищены от порубочных остатков, тогда как злаковые вырубки, где доминировала, например, темная полевка, были хорошо очищены. Именно эти факторы повлияли и на видовой состав полевков (рис. 4). Злаковые же вырубки нормально функционируют не в качестве временных, а как своего рода резервные станции мышевидных грызунов. Высокая численность последних (особенно представителей рода *Microtus*) обеспечивает дополнительную гарантию выживания популяций как хищников (миофаги), так и их жертв (полевки) в условиях нестабильного климата таежной зоны Восточной Финляндии. Последнее положение подтверждается и тем, что в отдельные нестандартные по погодным условиям годы мы фиксировали довольно высокую зимнюю численность полевков именно на вырубках (при почти нулевой численности в окружающих лесах).

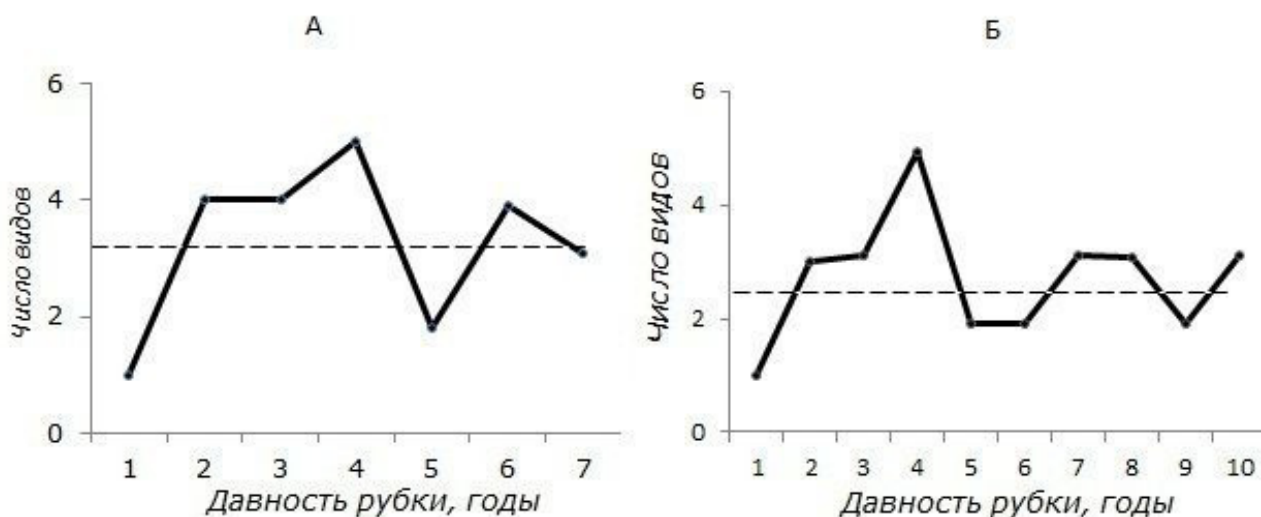


Рис. 4. Изменение числа видов мелких млекопитающих на злаковых вырубках с очисткой путем сбора и оставления остатков на месте (А) и путем вывоза и частичного сжигания порубочных остатков (Б). Штриховые линии – средние значения

Fig. 4. Change in the number of small mammal species on grass cutting with cleaning by collecting and leaving residues in place (a) and by exporting and partially decommissioning the felling residues (b). The dashed lines are the mean values

Есть и промежуточные варианты, например, сравнительно небольшие изменения, касающиеся конкретных соотношений видов при сохранении основных доминантов. Тем не менее в рамках этого широкого спектра можно выделить ряд общих закономерностей. При сплошной рубке высокопроизводительных сосновых лесов в средней и южной тайге Восточной Финляндии, особенно сосняков черничных и чернично-травяных, а также сосново-еловых лесов, сопровождающейся формированием злаковых вырубок с мощным травянистым ярусом, наблюдается отчетливая смена видов мышевидных грызунов. Она характеризуется сменой доминанта (рыжая полевка) в хвойном лесу на представителей рода *Microtus* на вырубке (темная полевка, полевка-экономка). Обычно доминирование нового вида сохраняется 6–8 лет после рубки, а в отдельных случаях при задержке лесовозобновления и дольше.

Мозаичность ландшафта, структура и состав соседствующих со свежей вырубкой биоценозов могут существенно влиять на последующие изменения в структуре группировок мелких млекопитающих. Как удалось установить в процессе стационарных исследований, наличие совершенно разных источников иммиграции полевых несомненно определяет как четкое доминирование темной полевки в одном случае, так и стойкое преобладание полевки-экономки в другом случае, когда расстояние между обоими объектами всего 4 км.

Лесохозяйственные мероприятия на вырубках существенно влияют на характер и скорость сукцессионных процессов, протекающих в биотопических группировках мелких млекопитающих. Оставление порубочных материалов на месте в кучах и валах, а также создание лесных культур хвойных пород обеспечило более заметное участие рыжей полевки в формировании многовидового населения и сократило период доминирования представителя рода *Microtus*. Формирование же мощного травяного покрова на хорошо очищенной злаковой вырубке (Восточная) определило полное и довольно длительное доминирование представителя серых полевых. В то же время в группе землероек после рубки леса в абсолютном большинстве случаев мы констатируем лишь некоторое перераспределение доли участия

видов (например, некоторое увеличение этого показателя для малой бурозубки).

Таким образом, на сплошных открытых (необлесившихся) вырубках наблюдается общее увеличение численности мелких млекопитающих, а также перераспределение видов в пользу представителей открытых стадий (полевки рода *Microtus*). Вырубки очень динамичны по экологическим условиям, численности и видовому составу мелких млекопитающих. На структуру их населения влияют давность рубки, тип вырубки, конфигурация и площадь лесосек, породный состав вырубленного древостоя. Обычно вырубки характеризуются менее стабильным населением зверьков, демонстрирующих здесь более резкие колебания численности по годам и в течение сезона, по сравнению со спелыми сосняками-зеленомошниками, хотя средний показатель учета на вырубках выше. Это справедливо как для мелких млекопитающих в целом, так и для отдельных экологических групп (землеройки, мышевидные грызуны).

Заключение

Необходимо особо подчеркнуть, что неизбежно наступающий после промышленных рубок процесс трансформации и восстановления лесной биоты крайне сложен и неоднозначен. Он затрагивает все ее составляющие, в частности население мелких млекопитающих – землероек-бурозубок и лесных полевых. В результате сплошной рубки хвойных лесов происходят значительные изменения и в динамике численности, и в видовом разнообразии как всего населения мелких млекопитающих, так и отдельных их групп: землероек и мышевидных грызунов. Эти изменения особенно заметны впервые 5 лет после рубки. На лесосеках не только увеличивается общая численность мелких млекопитающих (прежде всего за счет мышевидных грызунов), но и меняется характер ее изменений: увеличиваются варьирование и частота колебаний в смежные годы, несбалансированность видовых группировок землероек и т. д. При некотором сокращении видового разнообразия землероек существенно и статистически достоверно возрастает видовое богатство мышевидных грызунов.

Библиография

- Динесман Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев . М.: Наука, 1961. 167 с.
- Ельшин С. В., Каратаев А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВТО. М.: Наука, 1988. С. 275–276.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 244 с.
- Калинин М. В. Экология охотничьих зверей и птиц сосновых вырубок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 23 с.
- Керзина М. Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–30.
- Курхинен Ю. П., Данилов Ю. П., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Финляндии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем . М.: Наука, 2006. 208 с.
- Ларин Б. А. Влияние интенсивных рубок леса на продуктивность охотничьих угодий // Труды ВНИО. 1955. Вып. 14. С. 137–144.
- Наумов С. П., Руковский Н. Н. Влияние рубки леса и его возобновления на полевков рода *Clethrionomys* и *Microtus* // Новые проблемы зоологической науки. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 303–306.
- Одум Ю. Экология . М.: Мир, 1986. 376 с.
- Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы . М.: Прогресс, 1979. 232 с.
- Турьева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменения под влиянием вырубок // Труды Коми филиала АН СССР. 1956. Вып. 4. С. 112–115.
- Численность и распределение мелких млекопитающих в Карелии в 1953–2010 гг.: свидетельство 2013621171 Российская Федерация / Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, А. В. Кухарева, А. Е. Якова; правообладатель ФГБУ науки ИБ КарНЦ РАН. № 2013620853; заявл. 19.07.13; дата рег. 17.09.13, опубл. Бюл. № 4 (86) (III ч.). 2013. С. 607–608.
- Diffendorfer J. E., Gaunes M. S., Holt R. D. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*) // Ecology. 1978. Vol. 76. № 3. P. 827–829.
- Gashwiller J. S. Plant and mammal changes on a clearcut in West-Central Oregon // 1970. Vol. 51. № 6. P. 1018–1026.
- Hansson Z. Landscape ecology of boreal forest // Trend Ecol. Evol. 1992. Vol. 7. P. 299–302.
- Henttonen H., Kaikusalo A., Tass J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
- Keith J. S., Smith D. J., Morris J. K. Dynamics of snowshoe hare population in fragmented habitat // J. Zool. 1993. Vol. 71. P. 1385–1392.
- Lindzey A. Response of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) to the transition between disturbed and undisturbed habitats // J. Zool. 1989. Vol. 67. № 2. P. 505–512.

INFLUENCE OF FOREST EXPLOITATION ON FAUNISTIC COMPLEXES OF SMALL INSECTIVORES AND RODENTS IN EASTERN FENNOSCANDIA

IVANTER
Ernest Viktorovich

Petrozavodsk State University, ivanter@petrsu.ru

ZHULINSKAYA
Olga Yuryevna

Petrozavodsk State University, olga-ptz.91@mail.ru, zhulinskaya@petrsu.ru

KURHINEN
Yury Pavlovich

Forest Research Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, kurhinenJ@gmail.com

Key words:

Population
forest
exploitation
rodents
insectivores
population
dynamics
biotope
ecosystem
felling

Summary: As a result of long-term monitoring (1958–2017) of the status and dynamics of small mammals' population in Eastern Fennoscandia we analyzed the general regularities of felling impact on the structure of habitats, ecological features, number and territorial distribution of 11 regional small mammal species. In the course of the fifty-year complex studies, a definite specificity of the trends in changing the number and dominance of small mammals after clear cutting of various types of native forests was revealed. In continuous open clearings a temporary increase in the number of rodents and insectivores and redistribution of species in favor of open stations representatives is observed. The forest clearings are very dynamic by their environmental conditions. Small mammal population structure is influenced by the age and type of felling, configuration and area of cutting, the species composition of the cut down stands. The clearings are characterized by a less stable population of animals compared with mature forests, although the average censuring rate for clearings is higher. It was found that concentrated felling leads to disruption of population reproduction. The total animals number decreases, and the population dynamics is characterized by short sharp rises and long deep depressions. Silvicultural operations at felling significantly affect the nature and speed of successional processes occurring in the biotopic groups of small mammals. Reforestation is characterized by a change of dominants in small rodents' and insectivores' communities. In general, the population waves of small mammals in the forest clearings and in pine forests are quite synchronous, although the years of definite peaks and depressions may not coincide. On the basis of modeling the processes of forest exploitation impact on small mammal populations the possibilities of long-term forecasting and prevention of negative anthropogenic impacts were determined.

Reviewer: I. A. Kshnyasev

Received on: 04 May 2018

Published on: 30 June 2018

References

- Динесман Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев . М.: Наука, 1961. 167 с.
- Ельшин С. В., Каратаев А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВТО. М.: Наука, 1988. С. 275–276.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 244 с.
- Калинин М. В. Экология охотничьих зверей и птиц сосновых вырубок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . Л.: Изд-во ЛГУ, 1973. 23 с.
- Керзина М. Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–30.
- Курхinen Ю. П., Данилов Ю. П., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях

- антропогенной трансформации таежных экосистем . М.: Наука, 2006. 208 с.
- Ларин Б. А. Влияние интенсивных рубок леса на продуктивность охотничьих угодий // *Труды ВНИО*. 1955. Вып. 14. С. 137–144.
- Наумов С. П., Руковский Н. Н. Влияние рубки леса и его возобновления на полевок рода *Clethrionomys* и *Microtus* // *Новые проблемы зоологической науки*. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 303–306.
- Одум Ю. *Экология*. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы . М.: Прогресс, 1979. 232 с.
- Турьева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменения под влиянием вырубок // *Труды Коми филиала АН СССР*. 1956. Вып. 4. С. 112–115.
- Численность и распределение мелких млекопитающих в Карелии в 1953–2010 гг.: свидетельство 2013621171 Российская Федерация / Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, А. В. Кухарева, А. Е. Якимова; правообладатель ФГБУ науки ИБ КарНЦ РАН. № 2013620853; заявл. 19.07.13; дата рег. 17.09.13, опубл. Бюл. № 4 (86) (III ч.). 2013. С. 607–608.
- Diffendorfer J. E., Gaunes M. S., Holt R. D. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*) // *Ecology*. 1978. Vol. 76. № 3. P. 827–829.
- Gashwiller J. S. Plant and mammal changes on a clearcut in West-Central Oregon // 1970. Vol. 51. № 6. P. 1018–1026.
- Hansson Z. Landscape ecology of boreal forest // *Trend Ecol. Evol.* 1992. Vol. 7. P. 299–302.
- Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
- Keith J. S., Smith D. J., Morris J. K. Dynamics of snowshoe hare population in fragmented habitat // *J. Zool.* 1993. Vol. 71. P. 1385–1392.
- Lindzey A. Response of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) to the transition between disturbed and undisturbed habitats // *J. Zool.* 1989. Vol. 67. № 2. P. 505–512.



УДК 574.587+ 551.312:54(282.247.211)

ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ И ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА В УСЛОВИЯХ ДЕЙСТВИЯ АНТРОПОГЕННЫХ И ПРИРОДНЫХ ФАКТОРОВ

КАЛИНКИНА

Наталья Михайловна

Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН” Институт водных проблем Севера, cerioda@mail.ru

БЕЛКИНА

Наталья Александровна

Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН” Институт водных проблем Севера, bel110863@mail.ru

Ключевые слова:

антропогенное воздействие
климатические изменения
Онежское озеро
донные отложения
химический состав
глубоководный бентос
структура сообщества
продукция

Аннотация: Рассмотрена динамика химического состава донных отложений и состояния бентосных сообществ в различных районах Онежского озера в последние 20–25 лет. Показано, что комбинированное влияние антропогенных факторов и климатических изменений вызвало глубокую трансформацию глубоководных бентосных сообществ. Вершинные участки северо-западных заливов (Кондопожская и Петрозаводская губы), где действие антропогенных факторов проявляется максимально, отнесены к наиболее загрязненной (первой) зоне. В этих районах отмечаются структурные перестройки донных ценозов: доминирование резистентных представителей олигохет и хирономид, отсутствие реликтовых ракообразных. Илы первой зоны характеризуются наибольшим содержанием органического вещества, пониженными величинами pH и Eh, присутствием токсических агентов (в Кондопожской губе). В буферных районах северо-западных заливов, отнесенных ко второй зоне, действие антропогенного фактора ослаблено влиянием насыщенных кислородом вод, поступающих из сопредельных открытых участков озера. Донные отложения буферных зон характеризуются более глубоким окисленным слоем и максимальным развитием амфипод. Центральные глубоководные районы Онежского озера (третья зона) в настоящее время в наименьшей степени подвержены воздействию антропогенного фактора. Илы в центральной зоне характеризуются минимальным содержанием органического вещества, наличием рудных корок (содержащих железо и марганец), что определяет невысокие показатели развития здесь бентоса. В 1998–2016 гг. во всех изученных районах Онежского озера, отнесенных к трем зонам, произошло снижение показателей численности и биомассы бентоса, что привело к уменьшению его продукции в 2–4 раза. Выявлена достоверная связь показателей продукции с содержанием железа в илах, количество которого в последние десятилетия возросло в 2–4 раза. Высказано предположение, что причиной снижения показателей бентоса является угнетающее воздействие железа, накопление которого в илах связано с увеличением поступления этого элемента в составе гумусовых веществ с речными водами вследствие климатических изменений на водосборной территории.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Д. Б. Денисов

Получена: 13 марта 2018 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

В настоящее время воздействие климатических факторов на водные экосистемы нередко превышает силу влияния точечных источников антропогенного загрязнения. В новых климатических условиях происходит сильнейшее изменение, и даже снижение, видового разнообразия водных экосистем. Особенно это характерно для северных водоемов, в которых уменьшается численность холодолюбивых форм (Филатов и др., 2012, 2014; Георгиев, Назарова, 2015; Перова, 2017). Комбинированные эффекты действия природных и антропогенных факторов определяют сложность выявления причин нарушений в водных сообществах многих озер мира.

В экосистеме Онежского озера в последние годы происходит трансформация глубоководного бентоса, которая проявляется, прежде всего, в снижении его количества (Полякова, 2015; Калинкина и др., 2016). На примере Петрозаводской губы было установлено, что в этом заливе и сопредельном с ним центральном районе озера в 1995–2015 гг. численность макрозообентоса снижалась в 6–7 раз, биомасса – в 2–4 раза по сравнению с предшествующим периодом 1980-х гг. При этом снижение показателей развития основных представителей бентоса – реликтовых ракообразных и олигохет – происходило синхронно.

До настоящего времени оставалось неизученным, насколько широко охватывают экосистему Онежского озера процессы изменений в глубоководном бентосе, наблюдаются ли они в других заливах (Кондопожской губе), а также в глубоководных районах (Большом и Центральном Онего). Оставались неизвестными причины снижения количественных показателей глубоководного бентоса. В то же время в работах Е. П. Васильевой (1990, 1998) и Н. А. Белкиной (2005, 2006, 2007, 2011, 2015а, б, 2016) указывалось на изменение химического состава илов глубоководных аккумуляционных зон Онежского озера в последние десятилетия.

В связи с этим целью настоящей работы стал анализ динамики химического состава донных отложений (ДО) и состояния бентосных сообществ Онежского озера в условиях действия антропогенных и природных факторов.

Материалы

Пробы ДО для химического анализа были отобраны в различных районах Онежского озера – наиболее загрязняемых северо-западных заливах (Петрозаводская и Кондопожская губы) и центральных глубоководных районах (Большое Онего и Центральное Онего) (рис. 1). Для анализа химического состава ДО использовали данные периодических наблюдений за 1991–2016 гг. Отбор проб ДО проводился поршневой трубкой собственной конструкции (модифицированный вариант стратометра Алексона (Hakanson, Jansson, 1983)) и пробоотборником «Limnos», которые позволяют сохранить пограничную зону вода – дно в ненарушенном состоянии.

Пробы бентоса были отобраны в 1998–2016 гг. дночерпателем Экмана – Берджа с площадью захвата 0.025 м² в соответствии со стандартными методами (Методические рекомендации..., 1984, 2005). Станции отбора проб бентоса представлены на рис. 1.

Методы

Методы химического анализа донных отложений

В донных отложениях измерялись pH и Eh (Руководство..., 2009). Во влажных образцах определялась естественная влажность, аммонийный азот (N-NH₄) (Аринушкина, 1970), Fe и Mn (РД 52.24.382-95; ПНДФ 14.1:2:4.139-98), лабильный фосфор (P_{лаб}) (РД 52.24.382-2006). В образцах воздушно-сухого грунта определялись потери при прокаливании (ППП), органический углерод (C_{орг}), азот органический (N_{орг}) (Аринушкина, 1982) и фосфор общий (P_{общ}) (РД 52.24.382-95), гуминовые и фульвовые кислоты (Орлов и др., 1969).

Методы изучения бентоса

Определяли численность и биомассу бентоса (Методические рекомендации..., 1984; 2005). Вычисление продукции сообществ бентоса проводили по общепринятой схеме физиологическим методом (Методические рекомендации..., 1984) с использованием полученных ранее количественных показателей продукционного процесса в популяциях донных животных Онежского озера (Алимов и др., 1982; Полякова, 1999). Для вычисления скорости потребления кислорода

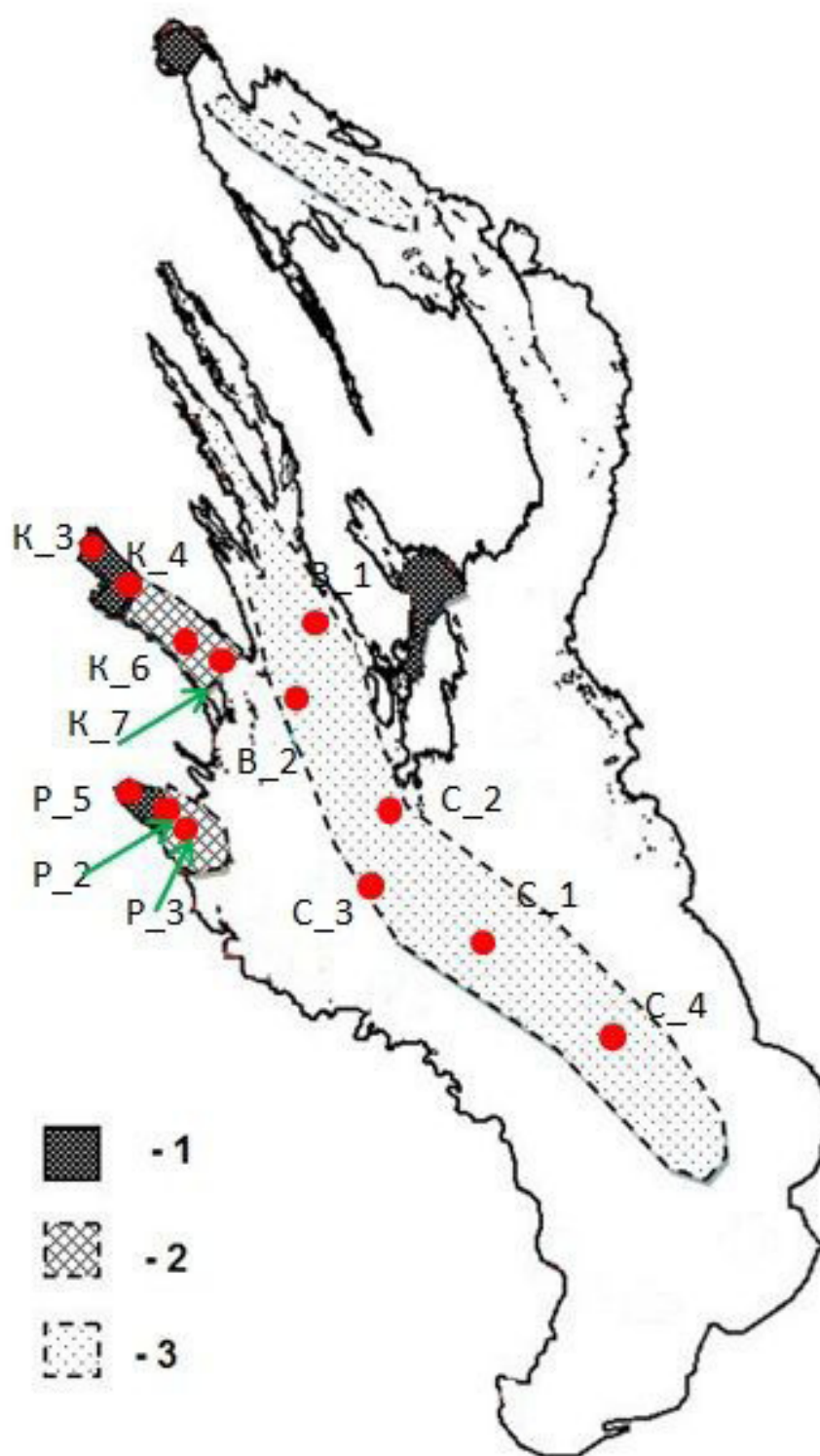


Рис. 1. Расположение станций отбора проб ДО и бентоса. 1 – зона интенсивного антропогенного воздействия; 2 – буферные зоны заливов; 3 – глубоководные участки

Fig. 1. Location of sampling stations of bottom sediments and benthos. 1 – zone of intensive anthropogenic impact; 2 – buffer zones of the bays; 3 – deep water areas

необходимые коэффициенты заимствованы из литературных источников (Заика, 1972; Сущенко, 1972, 1975; Камлюк, 1974; Алимов, 1981, 1982; Балушкина, 1987; Кухарев, Полякова, 1990; Балушкина и др., 1997).

Результаты

Кондопожская губа

Химический состав донных отложений в Кондопожской губе

На распределение и химический состав ДО Кондопожской губы значительное влияние оказывают морфометрические особенности залива и сточные воды целлюлозно-бумажного комбината (ЦБК), который сбрасывает сточные воды в залив в течение 80 лет. На протяжении последних 50 лет проводятся периодические наблюдения за антропогенным загрязнением донных отложений залива. Было показано, что в период с 1960 по 1970 г. площадь дна, загрязненная отходами ЦБК, увеличилась с 3 до 17 км² и уже к 1970 г. занимала практически всю вершинную часть губы. Техногенные осадки обладали слабой гидродинамической активностью, вследствие чего загрязнение губы носило локальный характер (Васильева, 1986). Сброс сточных вод ЦБК в Кондопожскую губу через глубинный рассеивающий выпуск после введения в строй станции биологической очистки промышленных сточных вод в начале 1980-х гг. привел к распространению мелкодисперсных органических взвесей по всей акватории губы. Влияние сточных вод хорошо прослеживается по вертикальной слоистости ДО аккумуляционных зон губы: в вершинной части осадки сложены твердыми отходами ЦБК (темные, грязно-серые, иногда черные студенистые осадки с остатками целлюлозы, бумажной пульпы и корой, залегающие над серым плотным илом). Толщина техногенного слоя колеблется от нескольких сантиметров до 5 м. Объем осадков, загрязненных отходами ЦБК, в этой части залива оценивается около 4 млн м³, что соответствует 600 тыс. т сухого вещества (Белкина, 2005). На расстоянии 10 км от ЦБК верхний 40 см слой ДО представлен слоистой четырехцветной структурой мелкодисперсного осадка светло-серого, черного, коричневого и темно-коричневого оттенков. Цвет каждого слоя связан с режимом седиментации трансформированных техногенных взвесей в разные периоды гидрологического цикла. В илах срединного района Кондопожской

губы (ст. К_6 в 15 км от ЦБК, см. рис. 1) в колонке ДО выделяется темный (почти черный) слой (5–15 см) с контрастной нижней границей, являющейся индикатором изменения седиментационного режима залива в начале 80-х гг. прошлого века, произошедшего в результате увеличения мощностей комбината и введения рассеянного выпуска сточных вод станции биологической очистки.

Поступление в донные отложения органического вещества сточных вод привело к изменению химического состава осадка. Уже в начале 90-х гг. прошлого века химические составы ДО вершинной, переходной зоны и глубоководного района залива имели значительные отличия (Васильева, 1986, 1998; Белкина, 2005, 2006; Белкина и др., 2006). По своим физико-химическим характеристикам донные отложения вершинной части залива отличаются высокими значениями естественной влажности (до 98 %), более низкими pH (до 5.2) и меньшими значениями Eh (до –189 мВ). Наиболее высокие концентрации органического вещества обнаружены в осадках, залегающих в районе поступления сточных вод целлюлозно-бумажного комбината. Содержание органического углерода (C_{org}) изменяется от 5 до 38 %, фенолов от 10 до 55 мкг × г⁻¹, нефтепродуктов от 100 до 200 мкг × г⁻¹. Концентрации лигносульфонатов (основного компонента сточных вод ЦБК) – максимальные и превышают их содержание в осадках центральных районов губы на два порядка (от 100 до 600 мкг × г⁻¹) (Белкина, 2005). Содержание азота в этом районе самое высокое (до 1 %), треть его приходится на азот аммонийный, азот органический (N_{org}) составляет здесь 1.4 % ОВ. Распределение показателей органического вещества по глубине колонки донных отложений неравномерное, что свидетельствует об изменении количественного и качественного состава сточных вод ЦБК. Высокое содержание органического вещества определяет высокие скорости потребления O₂ на его окисление (до 39 мг O₂ г⁻¹ × сут.⁻¹), на два порядка превышающие фоновые значения. В толще ДО протекают процессы анаэробного разложения накопленного органического вещества антропогенного происхождения (разрушение целлюлозы, денитрификация, аммонификация, сульфатредукция, метанообразование). Продукты разложения органического вещества, проникая в воду, частично окисляются на поверхности ДО, что снижает токсическое воздействие техногенных осадков на водную экосистему залива. При отсут-

ствии O_2 в придонных водах метан, меркаптаны, сероводород, сульфиты, тиосульфаты, сульфаты, лигносульфонаты, фенолы и другие загрязняющие вещества поступают из ДО в воду в значительных количествах.

По мере удаления от ЦБК и ослабления воздействия сточных вод комбината (станция К_4, см. рис. 1) содержание органического вещества в ДО снижается (концентрация C_{org} в поверхностном 5 см слое ДО в районе сброса сточных вод составляет в среднем около 40 %, на удалении 1 км от ЦБК – 22 %, в 4 км от ЦБК – 13 %, в 9 км – 10 %, в 10 км – 8 %), увеличивается мощность окисленного слоя ДО (от 0 до 5 см), в котором на редокс-барьере накапливаются железо, марганец и фосфор.

В илах глубоководного района Кондопожской губы (станция К_6, см. рис. 1) в течение 30 лет до 2005 г. наблюдался рост содержания в ДО органического вещества, P, N, Fe и Mn (табл. 1). Величина соотношения C:N, изменившаяся за этот период с 7 до 31, и низкие значения гуминового коэффициента ($K_{гум.} = C_{гум.} : C_{org.} = 0.1$) подтверждают техногенный характер накопленного органического вещества осадка. В настоящее время зафиксировано некоторое снижение концентраций органического вещества и биогенных элементов (см. табл. 1). Подобная динамика изменения химического состава ДО прослеживается и на ст. К_7.

Особого внимания заслуживает показатель общего железа, содержание которого в донных отложениях на различных участках дна Кондопожской губы возросло за последние 20–25 лет в 2–5 раз (см. табл. 1). Содержание марганца возросло в 2 раза на станциях К_4 и К_7. Как указывалось в предыдущих публикациях (Калинкина и др., 2016), рост железа и марганца в донных отложениях Онежского озера может быть связан с увеличением стока с водосбора гумусовых веществ, с которыми эти элементы образуют прочные комплексные связи.

Динамика состояния макрозообентоса в Кондопожской губе

Загрязнение Кондопожской губы сточными водами целлюлозно-бумажного комбината привело к формированию в заливе зон, резко различающихся по количественным и структурным характеристикам зообентоса. Данные по химическому составу илов в разных зонах позволяют объяснить экологическую ситуацию на дне залива. В вершинном участке Кондопожской губы, в зоне не-

посредственного поступления сточных вод ЦБК (станция К_3, см. рис. 1) восстановленные осадки, залегающие на площади 2 км², непригодны для жизни гидробионтов. Донные ценозы здесь разрушены полностью, и устойчивого их восстановления не наблюдается до сих пор. Численность и биомасса бентоса на станции К_3 изначально невысокие (0.04–0.4 тыс. экз./м² и 0.027–1.57 г/м²), снизились за исследуемый период 1998–2016 гг. до нуля. В табл. 2 представлена динамика продукции бентосных сообществ в вершинной части Кондопожской губы за последние 18 лет.

Следующая станция К_4 (см. рис. 1) примыкает к зоне сильнейшего угнетения бентосных сообществ в районе сброса сточных вод. На станции К_4 численность и биомасса бентосных сообществ на порядок выше, чем на станции К_3. В этом районе бентос представлен, главным образом, устойчивыми видами из малошютинковых червей (*Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Spirosperma ferox*) и личинок хирономид (*Procladius sp.* и *Chironomus sp.*). Реликтовые ракообразные здесь практически отсутствуют (Калинкина и др., 2017а). Необходимо отметить, что донные отложения на станции К_4 по своим качественным и количественным характеристикам, окислительно-восстановительному состоянию и величинам диффузионных потоков минеральных веществ (до 1 г × м⁻² × сут.⁻¹), приобрели признаки осадков эвтрофного водоема уже в конце 80-х гг. прошлого века (Васильева, 1986; Белкина, 2014), что, в свою очередь, может быть одной из причин снижения видового разнообразия бентосных сообществ и роста числа олигохет.

В 1999–2016 гг. на станции К_4 отмечали снижение общей численности бентоса от 9.24–33.6 до 0.12–2.68 тыс. экз./м² и общей биомассы – от 9.4–40.6 до 3.7–10.28 г/м². Продукция бентосных сообществ на этой станции в 2011–2016 гг. снизилась в 4.5 раза по сравнению с 1999–2005 гг. (см. табл. 2).

В глубоководном районе Кондопожской губы (станция К_6) влияние сточных вод ЦБК уже заметно ослаблено, о чем свидетельствует появление на этой станции амфипод – реликтовых рачков *Monoporeia affinis*, наиболее чувствительных к загрязнению организмов. На протяжении всего периода наблюдения численность и биомасса сообществ бентоса на станции К_6 снижалась. Если в 1998–2005 гг. общая численность составляла 1.78–9.36 тыс. экз./м², а общая биомасса – 2.18–13.96 г/м², то в 2011–2016 гг.

Таблица 1. Химический состав донных отложений Онежского озера (слой 0-5 см)

Период	№ ст.	Eh мВ	pH	C	ППП	N-NH ₄	N _{орг}	Fe	Mn	P _{лаб}	P _{общ}
% от сухой навески											
Кондопожская губа											
1991-1999	К_3	89	6,53	19,8	45	0,228	0,70	1,6	0,34	0,13	0,21
2000-2005		11	6,23	16,8	42	0,010	0,63	3,1	0,19	0,14	0,19
2005-2010		282	6,19	26,8	56	0,048	1,01	3,1	0,28	0,18	0,27
1991-2000	К_4	60	6,80	5,1	9	0,007	0,51	0,8	0,09	0,05	0,10
2000-2005		68	6,88	13,1	25	0,057	0,47	3,1	0,27	0,11	0,16
2005-2010		77	6,57	12,4	33	0,073	0,60	3,6	0,14	0,15	0,21
2010-2015	К_6	138	6,24	13,7	29	0,008	0,61	3,0	0,17	0,15	0,20
1991-1995		151	6,77	7,2	27	0,046	0,72	3,2	1,08	0,18	0,27
2000-2005		247	6,67	7,1	21	0,063	0,48	7,0	1,07	0,25	0,31
2005-2010	К_7	73	6,73	7,2	18	0,004	0,20	6,6	0,47	0,24	0,28
1990-1995		301	6,57	2,6	14	0,022	0,62	0,6	0,43	0,07	0,13
2001-2005		366	6,44	4,4	17	0,079	0,30	5,6	0,99	0,15	0,22
2005-2010		374	6,32	4,4	10	0,003	0,15	5,1	1,00	0,13	0,21
Петрозаводская губа											
1990-1995	P_5	112	6,59	1,7	4	0,020	0,20	0,9	0,06	0,06	0,11
2000-2005		290	6,99	3,5	9	0,018	0,19	3,5	0,36	0,13	0,15
2005-2010		335	5,63	3,8	10	0,002	0,11	4,2	0,23	0,15	0,16
1990-1995	P_2	179	6,59	2,8	13	0,021	0,33	1,2	0,93	0,12	0,16
2000-2005		419	6,70	3,9	9	0,019	0,31	5,6	1,19	0,15	0,20
2005-2010		582	6,54	3,8	13	0,003	0,29	5,4	1,43	0,18	0,23
2010-2015	P_3	575	6,02	4,4	16	0,004	0,39	5,0	1,72	0,09	0,22
1990-1995		347	6,59	2,9	12	0,021	0,66	1,3	1,37	0,12	0,16
2000-2005		332	6,78	4,1	12	0,020	0,26	4,7	0,48	0,16	0,21
2005-2010	P_3	353	6,08	2,6	10	0,002	0,13	4,9	0,66	0,12	0,17
2016*		472	5,86	4,4	15	0,003					
Большое Онего											
до 2000	B_1	357	6,55	3,6	15	0,041	0,67	1,9	1,25	0,11	0,15
2000-2005		408	6,23	4,6	16	0,023	0,28	7,3	1,48	0,15	0,22
2005-2010		429	6,46	4,2	18	0,013	0,34	7,3	1,48	0,15	0,27
2016 год	B_2	569	6,70	4,3	17	0,008	0,57			0,10	0,21
2000-2005		341	6,14	4,9	13	0,060	0,30	4,7	1,01	0,13	0,21
2005-2010		508	6,41	2,3	14	0,003	0,39	5,2	0,82	0,12	0,18
2016*		656	6,54	4,7	18	0,003	0,50			0,11	0,19
Центральное Онего											
1990-1995	C_1	316	6,69	3,2	17	0,039	0,55	2,5	1,81	0,15	0,31
2000-2005		515	6,41	3,5	17	0,015	0,32	7,2	1,34	0,22	0,29
2005-2010		344	6,40	2,9	14	0,002	0,20	7,6	0,82	0,27	0,34
2010-2017		459	6,61	2,9	13	0,003	0,30	3,4	0,98	0,08	0,28

Примечание: * – единичные пробы.

эти показатели снизились соответственно до 0.68–2.72 тыс. экз./м² и 0.32–7.68 г/м². Сходные процессы наблюдаются на станции К_7, расположенной в буферном участке Кондопожской губы, сопредельном с заливом

Большое Онего (см. рис. 1). На станции К_7 отмечалось синхронное снижение численности амфипод и олигохет (основных представителей сообществ), коэффициент корреляции составил 0.78 ($n = 22$; $p < 0.05$). В то

Таблица 2. Динамика показателей продукции сообществ глубоководного бентоса в различных районах Онежского озера в 1998-2016 годах

Период	№ ст.	Продукция (ккал/м ² за сезон – 180 сут.)		
		Средняя	Минимум	Максимум
Кондопожская губа				
1998-2005	К_3	0,255	0,003	0,781
2006-2010		0,052	0	0,166
2011-2016		0	0	0
1999-2005	К_4	7,711	3,188	15,801
2007-2010		2,630	1,728	3,845
2011-2016		1,747	0,594	5,035
1998-2005	К_6	2,099	0,569	3,234
2006-2010		1,722	1,374	2,453
2011-2016		0,512	0,051	0,968
1998-2005	К_7	1,854	0,589	3,177
2006-2010		1,712	0,772	2,392
2011-2016		0,624	0,188	1,156
Петрозаводская губа				
1998-2005	Р_5	0,876	0,421	1,391
2006-2010		0,995	0,894	1,085
2011-2016		0,258	0,055	0,839
1998-2005	Р_2	2,876	2,064	3,574
2007-2010		1,756	1,582	2,050
2012-2016		0,774	0,258	1,399
1998-2005	Р_3	2,919	2,103	3,689
2007-2010		1,731	1,401	2,128
2011-2016		1,417	0,443	2,412
Большое Онего				
1998-2005	В_1	0,425	0,181	0,599
2006-2010		0,285	0,251	0,320
2011-2016		0,204	0,002	0,424
2001-2004	В_2	0,659	0,570	0,709
2008-2010		0,365	0,232	0,498
2011-2016		0,313	0,056	0,590
Центральное Онего				
1998-2005	С_1; С_2; С_3; С_4*	0,454	0,322	0,541
2007-2010		0,293	0,128	0,424
2011-2016		0,159	0,090	0,278

Примечание: * - даны показатели для четырех центральных станций.

же время на станции К_6 синхронность изменения показателей развития амфипод и олигохет отсутствовала, коэффициенты корреляции были недостоверны. Показатели численности хирономид не были достоверно связаны с численностью амфипод и олигохет.

Динамика снижения продукции бентоса на станциях К_6 и К_7 в Кондопожской губе представлена на рис. 2 и в табл. 2. На этих станциях продукция снижалась от 1.854–2.099 ккал/м² за сезон (в 1998–2005 гг.) до 0.512–0.624 ккал/м² за сезон (в 2011–2016 гг.), т. е. в 3–4 раза.

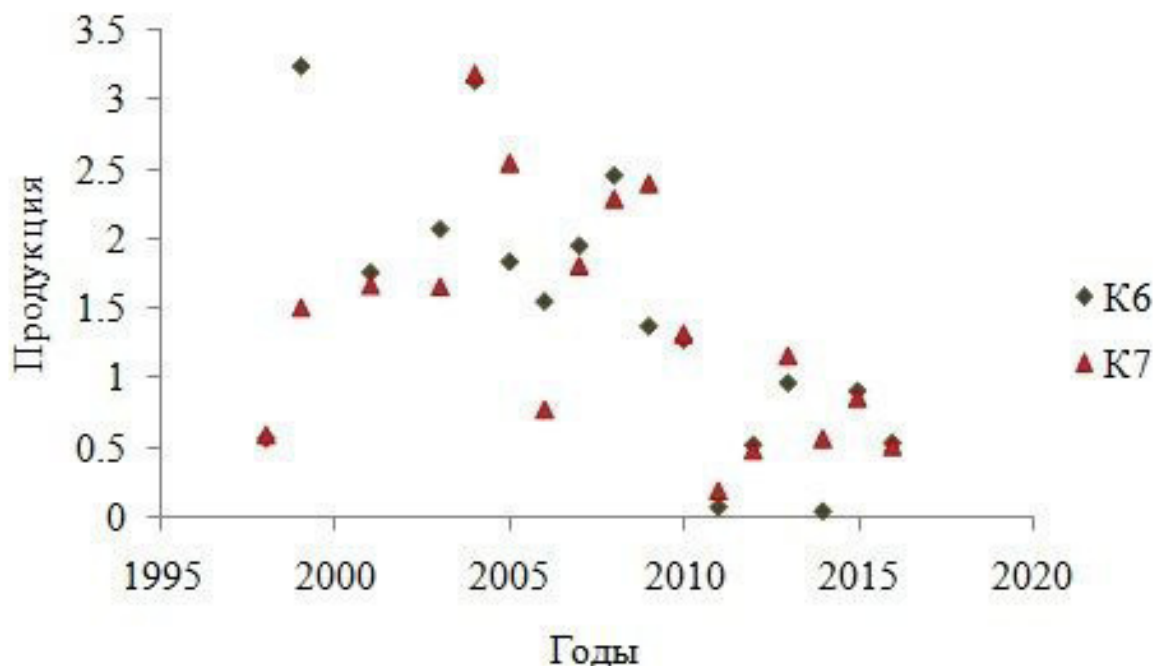


Рис. 2. Показатели продукции глубоководного бентоса (ккал/м² за сезон – 180 сут.) в буферной зоне Кондопожской губы (станции K_6; K_7) в 1998–2016 гг.

Fig. 2. Production of deepwater benthos (kcal / m² per season – 180 days) in the buffer zone of Kondopozhskaya Bay (stations K_6; K_7) in 1998–2016

Петрозаводская губа

Химический состав донных отложений в Петрозаводской губе

Донные отложения Петрозаводской губы являются минеральными осадками (зольность выше 80 %), которые формируются в результате смешения озерных, речных, сточных вод и ливневого стока с территории г. Петрозаводска. Степень влияния каждой составляющей на донные отложения разных районов залива зависит от гидродинамического режима, удаленности от источника поступающего взвешенного материала и внутриводоемных процессов. Илы занимают 41 % площади дна залива (44 км²). Концентрация органического вещества в поверхностном слое составляет в среднем около 16 %. В 70-е годы прошлого века в результате застройки прибрежной территории залива, увеличения поступления объемов промышленных и хозяйственно-бытовых стоков г. Петрозаводска и активного сельскохозяйственного освоения водосборной территории р. Шуя изменился качественный и количественный состав взвешенного вещества, оседающего в ДО: увеличилось содержание органических веществ и биогенных элементов, возросла доля гуминовых и фульвовых кислот в составе органических веществ и как следствие увеличилось содержание железа

и марганца, поступающих с водосборной площади. Концентрации биогенных элементов в донных отложениях изменяются от 0.1 до 0.5 % $N_{орг.}$ и от 0.1 до 0.3 % $P_{общ.}$. По мере удаления от устья р. Шуя отношение C:N для новообразовавшихся осадков изменяется от 22 до 16 и C:P – от 70 до 50. Изучение динамики содержания $C_{орг.}$, $N_{орг.}$, $P_{общ.}$ в поверхностном слое илов (0–5 см) на станциях P_2 и P_3 показало снижение концентраций этих элементов после достижения максимальных значений в 90-е гг. (см. табл. 1). Вполне вероятно, что такая динамика связана с особенностями развития биологических процессов в водной толще, происходящих вследствие неравномерных изменений внешней нагрузки, с одной стороны, с особенностями трансформации органического вещества в донных отложениях, связанных с жизнедеятельностью бентосных организмов, – с другой.

Распределение биогенных элементов в колонке донных отложений неравномерно, что, скорее всего, связано и с неравномерным поступлением органического вещества в донные отложения, и с диагенетическими преобразованиями осадка в зоне редокс-барьера. Вертикальный профиль фосфора и в твердой фазе, и в поровых водах закономерно повторяет профиль железа с максимумами их содержания в зоне редокс-барьера

(до 0.3 % Р и 8 % Fe). Наибольшие изменения произошли в накоплении Mn, его концентрация в 100 раз превышает кларковые значения (до 1 %). Как и в Кондопожской губе, в донных отложениях Петрозаводской губы за исследуемый период 1990–2010 гг. содержание железа возросло в 4 раза (см. табл. 1).

Динамика состояния макрозообентоса в Петрозаводской губе

В вершинном участке Петрозаводской губы (станция Р_5, см. рис. 1) бентос представлен в основном олигохетами, доля которых в общей численности в разные годы исследований составляла 15–52%, а также представителями хирономид (доля от общей численности – 27–80 %). Амфиподы мало встречаются в вершинном участке залива (доля от общей численности – 0–37 %), что связано с влиянием речных вод, обогащенных органическим веществом, железом и загрязняющими веществами с водосбора.

В 1998–2005 гг. происходило увеличение показателей развития и продукции сообщества, которое затем сменилось ее снижением (см. табл. 2). При этом численность и олигохет, и хирономид на всех этапах трансформации сообществ изменялась синхронно, коэффициент корреляции составил 0.83 ($n = 21$, $p < 0.05$). В целом за период 2006–2016 гг. средняя продукция бентоса за сезон снизилась в 4 раза.

В срединной глубоководной зоне Петрозаводской губы (станции Р_2; Р_3) по биомассе доминируют реликтовые рачки *Monoporeia affinis*. Доля амфипод в общей численности бентоса в период наблюдения на этих станциях варьировала в пределах 21–75 %, олигохет – 18–54 %, хирономид – 1–28 %. На протяжении 1998–2016 гг. на станциях Р_2 и Р_3 происходило снижение численности и биомассы бентоса. Если в начальный период наблюдения (1998–2005 гг.) общая численность составляла 2.84–7.07 тыс. экз./м², а биомасса – 6.97–25.82 г/м², то в последующие годы (2017–2016 гг.) общая численность бентоса снизилась до 0.44–5.22 тыс. экз./м², а биомасса – до 1.2–10.99 г/м². Коэффициент корреляции между показателями численности амфипод и олигохет на станции Р_2 составил: $r = 0.48$ ($n = 23$, $p < 0.05$). На станциях Р_3 синхронность изменения показателей развития амфипод и олигохет отсутствовала, коэффициенты корреляции были недостоверны.

Динамика снижения продукции бентоса на станциях Р_2 и Р_3 в Петрозаводской губе представлена на рис. 3 и в табл. 2. В сере-

динных участках Петрозаводской губы продукция снижалась от 2.876–2.919 ккал/м² за сезон в 1998–2005 гг. до 0.774–1.417 ккал/м² за сезон в 2011–2016 гг., т. е. в 2–4 раза.

Глубоководные районы Онежского озера

Химический состав донных отложений в центральных районах Онежского озера

Минеральные осадки центральных районов, так же как и донных отложений в заливах, отреагировали на изменения внешней нагрузки на озеро. К началу XXI века содержание органического вещества и биогенных элементов в илах увеличилось в 2.5 и 3 раза (Онежское озеро..., 2010). Например, динамика концентрации $C_{\text{орг}}$ в поверхностном (0–5 см) слое донных отложений ст. С1 (рис. 4) показывает более высокие содержания углерода в конце вегетационного периода (август, сентябрь) по сравнению с июнем, что указывает на цикличность процесса разложения органического вещества. Так же, как и в случае с Петрозаводской губой, наблюдается максимум содержания в начале 1990^{-х} гг. и постепенное снижение концентрации в последние 20 лет, что, вероятно, свидетельствует о снижении продукционных процессов в озере в целом. Если оценить тренд углерода за 10 лет, с 2005 по 2016 г., то средняя скорость уменьшения концентрации углерода в слое 5 см соответствует 27 мг $C \times m^{-2} \times \text{сут.}^{-1}$.

Постоянное присутствие кислорода в придонных водах и высокие содержания железа и марганца во взвешенном веществе, поступающем в донные отложения (до 7 % Fe, 1 % Mn), определяют их накопление в поверхностном окисленном слое ДО. Процесс диагенетической дифференциации элементов по вертикали ДО зависит от глубины проникновения кислорода и темпа осадконакопления (Белкина и др., 2016). Повсеместно в илах центральных районов озера на окислительно-восстановительном барьере образуются разделенные рудные прослойки Mn и Fe, отличающиеся не только физическими и химическими характеристиками, но и визуально (окисленные соединения Mn имеют черную окраску, а Fe – оранжевую) (рис. 5). Необходимо отметить, что высокая концентрация этих элементов приводит к образованию в донных отложениях аутигенных минеральных фаз Fe и Mn разной степени восстановления и обособления этих элементов (Страховенко и др., 2017).

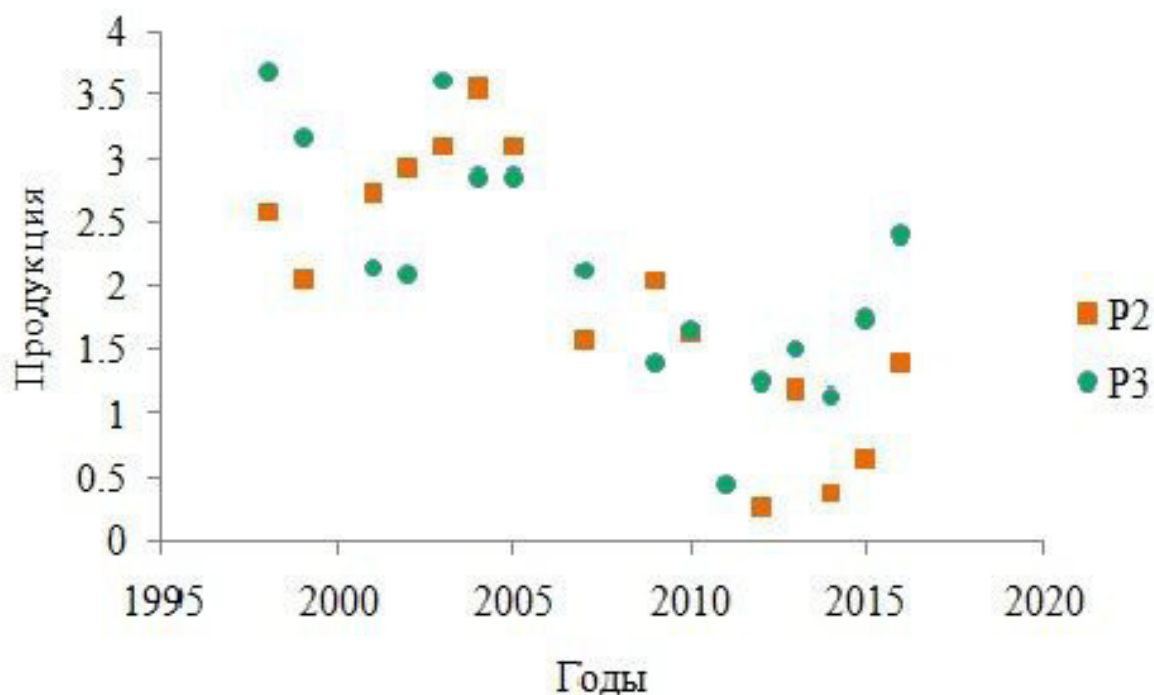


Рис. 3. Показатели продукции глубоководного бентоса (ккал/м² за сезон – 180 сут.) в срединной части Петрозаводской губы (станции P_2; P_3) в 1998–2016 гг.

Fig.3. Production of deepwater benthos (kcal / m² per season – 180 days) in the buffer zone of Petrozavodskaya Bay (stations P_2; P_3) in 1998–2016

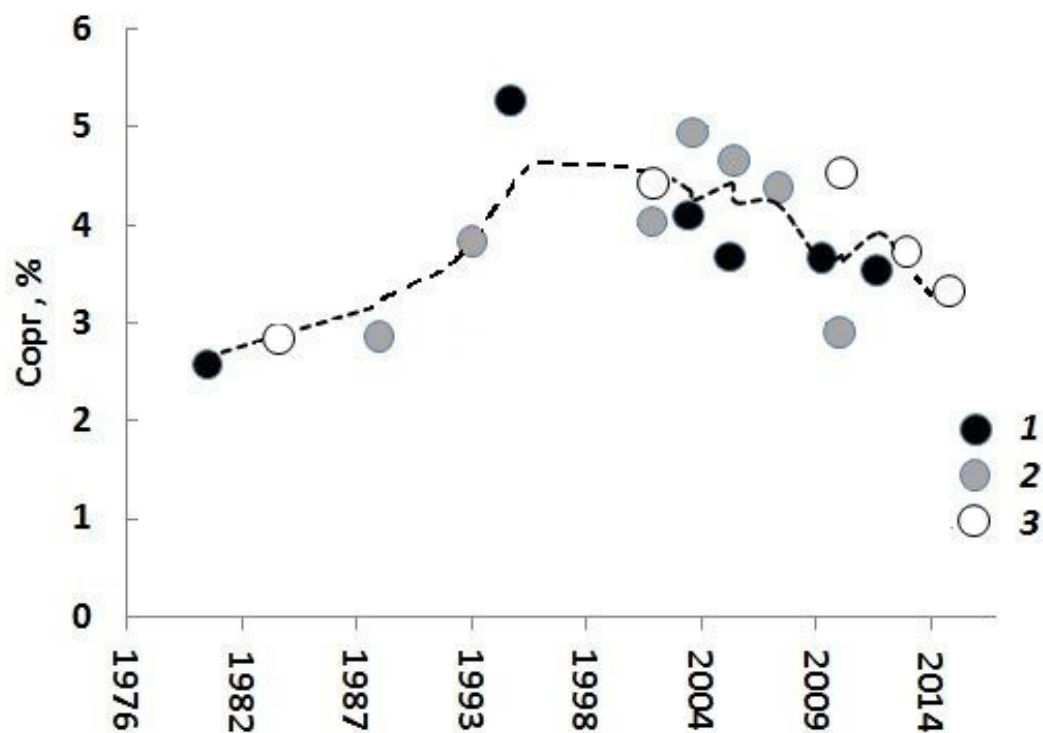


Рис. 4. Динамика изменения концентрации C_{org} в поверхностном слое (0–5 см) ДО; ст. C1; 1 – июнь, 2 – август, 3 – сентябрь

Fig. 4. The dynamics of the change in the concentration of Corg in the surface layer (0–5 cm) of bottom sediments; station C1; 1 – June, 2 – August, 3 – September

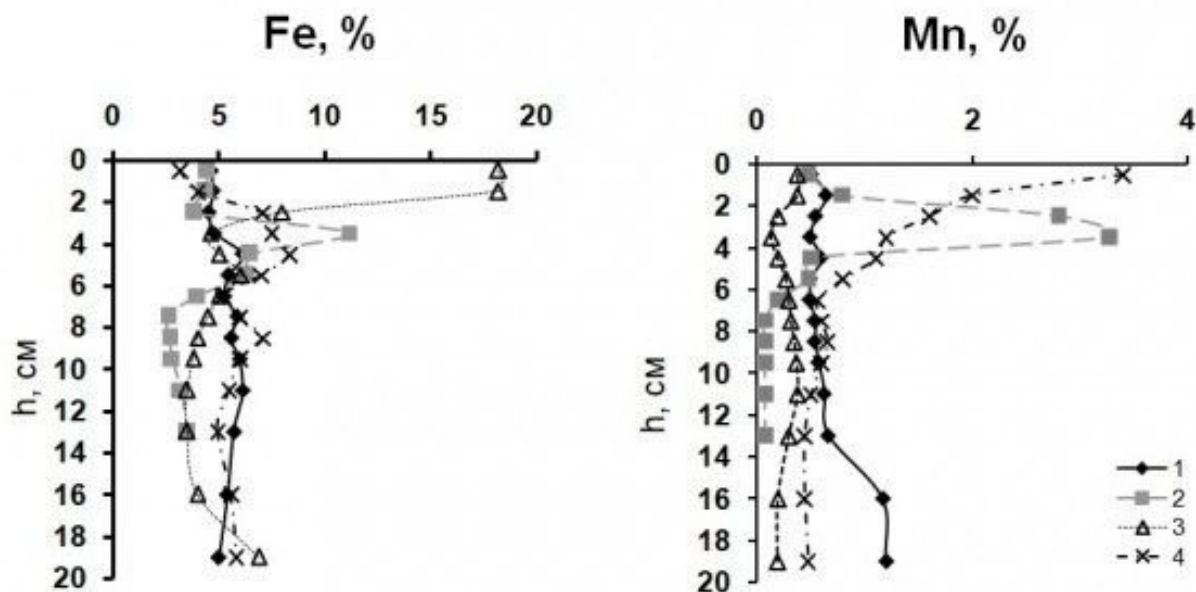


Рис. 5. Вертикальное распределение Fe и Mn в поверхностном слое ДО центрального района Онежского озера. 1 – глубина залегания 42 м, 2 – 48 м, 3 – 81 м, 4 – 85 м

Fig. 5. Vertical distribution of Fe and Mn in the surface layer of bottom sediments of the central region of Lake Onega: 1 – depth of occurrence 42 м, 2 – 48 м, 3 – 81 м, 4 – 85 м

Динамика состояния макрозообентоса в глубоководных районах Онежского озера

В глубоководном районе Онежского озера, заливе Большое Онего (станции В_1 и В_2; см. рис. 1), показатели развития бентоса характеризовались невысокими значениями, которые на протяжении всего периода изучения постепенно снижались. В начале наблюдения (1998–2005 гг.) в заливе Большое Онего общая численность изменялась в пределах 0.62–2.82 тыс. экз./м², биомасса – 2.46–5.46 г/м². В составе сообщества доля амфипод в общей численности составляла 27–61 %, олигохет – 22–53 % от общей численности, доля хирономид – 5–30 %. В последние годы численность и биомасса бентосных сообществ в заливе Большое Онего существенно снизились. Показатели численности в 2006–2016 гг. составили 0.04–1.8 тыс. экз./м², биомассы – 0.02–4.03 г/м². Снижение показателей развития главных представителей бентоса (амфипод и олигохет) в заливе Большое Онего происходило синхронно. Коэффициенты корреляции между численностью амфипод и олигохет были достоверны (станции В_1 и В_2): 0.55–0.86 ($n = 15–18$, $p < 0.05$).

В Большом Онего на станциях В_1 и В_2 в результате снижения численности и биомассы уменьшалась продукция бентосных сообществ:

от 0.659–0.425 до 0.204–0.213 ккал/м² (рис. 6; см. табл. 2). Кратность снижения продукции сообществ бентоса в 1998–2016 годах составила 2–3 раза.

В литературе имеются сведения по продукции глубоководных сообществ бентоса залива Большое Онего в 1978–1979 гг. (Алимов и др., 1982). Показатели продукции, отмечаемые почти 36 лет назад, варьировали в пределах 0.386–1.649 (среднее 1.017) ккал/м². Литературные данные за 1978–1979 года ближе к результатам наших наблюдений за 1998–2005 гг. Наблюдаемые нами в 2016 г. показатели продукции бентоса в заливе Большое Онего оказались в 2–8 раз меньше величин, отмеченных в этом районе в 1978–1979 гг.

В Центральном Онего (станции С_1; С_2; С_3; С_4, см. рис. 1) в донных ценозах наблюдаются процессы, сходные с другими районами озера: снижение численности, биомассы и продукции бентосных сообществ (см. рис. 6, табл. 2). Для центрального глубоководного района (станции С_1; С_2; С_3; С_4) отмечали одновременное снижение представителей амфипод и олигохет, коэффициент корреляции был достоверным: -0.41 ($n = 54$, $p < 0.05$). Величина средней продукции бентоса за сезон в центре озера уменьшилась с 0.454 ккал/м² в 1989–2005 гг. до 0.159 ккал/м² в 2011–2016 гг.

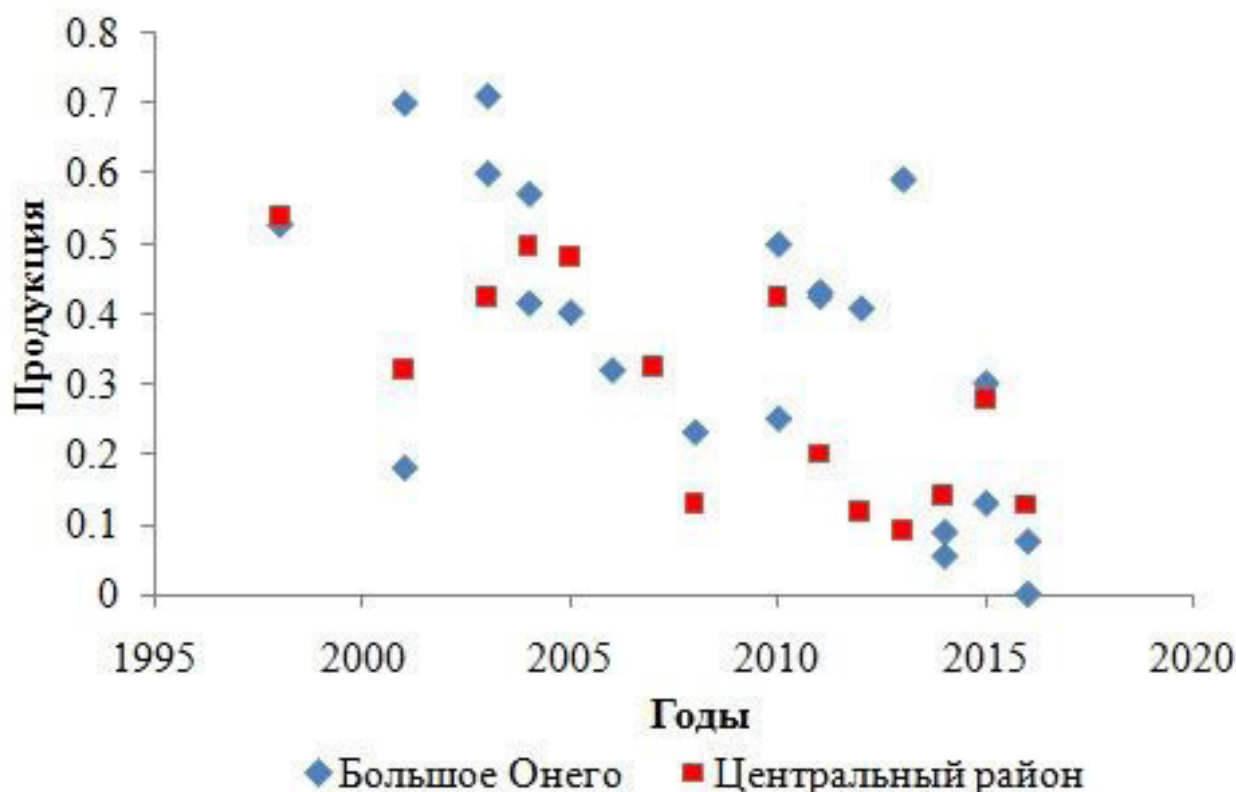


Рис. 6. Показатели продукции (ккал/м² за сезон – 180 сут.) глубоководного бентоса в Большом Онего и Центральном районе Онежского озера в 1998–2016 гг.

Fig. 6. Production of deepwater benthos (kcal / m² per season – 180 days) in Big Onega and in the Central part of Lake Onega in 1998–2016

Обсуждение

Согласно данным 1998–2016 гг., в Онежском озере четко выделяются три зоны (см. рис. 1), в пределах которых донные ценозы различаются по структурным показателям, что хорошо согласуется с результатами предшествующих исследований (Калинкина и др., 2017а). Первая зона приурочена к районам интенсивного антропогенного воздействия, которое отмечается в вершинном районе Кондопожской губы (станции K_3; K_4) и Петрозаводской губы (станция P_5). Кондопожская губа загрязняется сточными водами ЦБК. В Петрозаводскую губу поступают воды р. Шуи, на водосборе которой находится большое количество поселений, сельскохозяйственные угодья, мелиоративные сооружения. Сообщества бентоса в вершинных участках заливов характеризуются бедным видовым составом, высокими показателями развития олигохет, главным образом, одного вида, устойчивого к органическому загрязнению, – *Tubifex tubifex*. Численность хирономид здесь также повышена. Амфиподы (реликтовые ракообразные) в первой зоне практически отсутствуют.

Особенности бентосных сообществ в первой зоне можно объяснить данными по химическому составу донных отложений. Так, в вершинном участке Кондопожской губы для донных отложений характерны низкие величины pH, Eh, высокие концентрации органического вещества, токсикантов (лигносульфонатов, фенолов, нефтепродуктов). Дефицит кислорода обуславливает поступление токсичных веществ из донных отложения в придонные слои воды. Здесь могут выживать только наиболее резистентные представители из группы олигохет. Бедность видового состава в приустьевых участках на дне Петрозаводской губы связана с интенсивным накоплением здесь аллохтонного органического вещества, в том числе загрязняющих компонентов, которые поступают в губу с водами реки Шуя, одного из основных притоков Онежского озера. В вершинных участках двух заливов илы характеризуются токсичными свойствами (Калинкина и др., 2017б).

Сопредельные с открытыми районами озера участки Кондопожской губы (станции K_6 ; K_7) и Петрозаводской губы (станции

Р_2; Р_3) – своеобразные буферные зоны, в которых отмечается, с одной стороны, повышенное содержание органического вещества за счет его поступления из вершинных районов заливов. С другой стороны, во внешние участки заливов поступают насыщенные кислородом озерные воды из глубоководных районов. Илы в этих районах характеризуются более мощным окисленным слоем. Наличие питательных веществ на дне и достаточное содержание кислорода в придонных участках воды определяют во второй зоне высокие показатели развития и продукции донных сообществ, в том числе доминирование требовательных к кислороду амфипод.

Третья зона занимает глубоководную часть озера – Центральное Онего (станции С_1; С_2; С_3; С_4) и Большое Онего (станции В_1; В_2). В центральном глубоководном районе озера для представителей всех групп бентоса характерны минимальные показатели численности и биомассы, а также пропорциональное развитие основных групп бентоса – амфипод, олигохет и хиромид. Донные осадки центральных районов глубоководных районов Онежского озера (Большое Онего и Центральное Онего) характеризуются наименьшим содержанием органического вещества. Здесь отмечаются рудные корки, железисто-марганцевые конкреции, что и определяет невысокие показатели развития бентоса. Кроме того, в последние годы на дне Онежского озера выявлены зоны геохимических аномалий (Borodulina, Belkina, 2013), которые могут быть причиной лимитирования развития бентосных организмов в глубоководных районах.

Исследования показали, что во всех трех зонах за период 1998–2016 гг. показатели продукции сообществ глубоководного бентоса снизились в 2–4 раза. В настоящее время наименьшие показатели бентоса отмечаются в центральном глубоководном районе озера. В буферных зонах Петрозаводской и Кондопожской губ продукция бентоса также снизилась, однако остается в 2–7 раз выше, чем в центральном районе озера. Возможной причиной масштабного снижения показателей обилия и продукции бентоса является повсеместное увеличение на дне Онежского озера железа. Как следует из данных, представленных в табл. 1, резкое увеличение содержания в илах железа отмечается начиная с 2000-х гг. Именно с этого времени продукция бентосных сообществ снижается особенно быстро (см. табл. 3). Для буферных

зон Кондопожской и Петрозаводской губ, где отмечали наибольшие показатели развития бентоса, был рассчитан коэффициент корреляции Спирмена между содержанием железа в илах и величиной продукции бентоса в разные периоды исследования. Коэффициент корреляции оказался достоверным и составил -0.63 ($n = 12$; $p < 0.05$), что подтверждает гипотезу об угнетающем воздействии железа на донные сообщества.

Установлено, что пороговая концентрация общего железа, оказывающая угнетающее действие на бентосных животных (личинок амфибиотических насекомых), составляет около 8 мг/л. Основным механизмом воздействия соединений железа (III) на водные организмы заключается в угнетении органов дыхания и пищеварения за счет их забивания частицами окислов железа (Vuori, 1995). В то же время в поровых водах ДО Петрозаводской губы в 2013 г. была обнаружена концентрация общего железа 13 мг/л, превышающая пределы вредного воздействия железа на бентосные организмы. Эти данные могут быть дополнительным доказательством гипотезы о повышении содержания железа в илах как причине снижения показателей жизнедеятельности зообентоса на дне Онежского озера.

В свою очередь, возрастание содержания железа в поверхностном слое илов может быть связано с изменениями на водосборной территории Онежского озера, а именно с увеличением влияния речного стока на водоем. В последние 20 лет в Карелии наблюдаются мягкие зимы, увеличивается доля жидких осадков по сравнению с твердыми (Назарова, 2008, 2015). В этот же период в Северо-Западном регионе России отмечается более слабое промерзание почвы и увеличение стока с болотных массивов в зимний период (Калюжный, Лавров, 2012). Таким образом, причиной угнетения бентосных сообществ Онежского озера являются новые климатические условия, вызывавшие увеличение поступления в озеро железа в составе гумусовых веществ и его накопление на дне.

Заключение

Антропогенный фактор вызывает глубокие преобразования физико-химического состава ДО в северо-западных заливах – Кондопожской и Петрозаводской губах Онежского озера. Наиболее изменчивым показателем химического состава ДО Онежского озера является содержание органического вещества

и биогенных элементов. Изменения концентраций С, N, P зависят от особенностей развития в озере продукционных процессов и интенсивности диагенетических преобразований с участием бентосных организмов.

Изменчивость содержания химических элементов неорганической части ДО зависит от изменения терригенной составляющей водного стока. В настоящее время в илах Онежского озера наблюдается накопление металлов (Mn, Fe).

Исследования 1998–2016 гг. показали, что в различных районах Онежского озера происходит масштабная трансформация глубоководных бентосных сообществ. В северо-

западных заливах (Кондопожская и Петрозаводская губы) и глубоководных участках (залив Большое Онего, Центральное Онего) уменьшились показатели численности и биомассы бентосных сообществ, их продукция за последние 25 лет снизилась в 2–4 раза.

Причиной угнетения сообщества глубоководного бентоса и снижения показателей его функционирования является накопление на дне железа, связанное с увеличением его поступления в озеро с речным стоком.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных проблем Севера КарНЦ РАН.

Библиография

- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Алимов А. Ф. Продуктивность сообществ беспозвоночных макробентоса в континентальных водоемах СССР (обзор) // Гидробиологический журнал. 1982. Т. 18. № 2. С. 7–18.
- Алимов А. Ф., Финогенова Н. П., Балушкина Е. В., Баталова Ф. М., Кауфман З. С., Полякова Т. Н., Цалыхин С. Я. Продуктивность бентоса // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего: Сб. научных трудов / Под ред. Г. Г. Винберга. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1982. С. 170–199.
- Аринюшкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 490 с.
- Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука, 1987. 180 с.
- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Иванова М. Б., Никулина В. Н., Умнов А. А., Умнова Л. П. Опыт прогнозирования последствий эвтрофирования Лекшмозера на основе закономерностей функционирования экосистем // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 228–265.
- Белкина Н. А. Ретроспективная оценка донных отложений Кондопожской губы Онежского озера // Водные ресурсы. 2005. Т. 32. № 6. С. 689–699.
- Белкина Н. А. Загрязнение нефтепродуктами донных отложений Петрозаводской губы Онежского озера // Водные ресурсы. 2006. Т. 33. № 2. С. 181–187.
- Белкина Н. А. Химический состав донных отложений Онежского озера // Состояние водных объектов республики Карелия. По результатам мониторинга 1998–2006 гг. / Ред. П. А. Лозовик. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2007. С. 40–48.
- Белкина Н. А. Роль донных отложений в процессах трансформации органического вещества и биогенных элементов в озерных экосистемах // Труды Карельского научного центра РАН. Водные проблемы Севера и пути их решения. 2011. № 4. С. 35–41.
- Белкина Н. А. Изменение окислительно-восстановительного состояния озерных донных отложений под влиянием антропогенных факторов (на примере Ладожского и Онежского озер) // Общество. Среда. Развитие 2014. № 3. С. 152–158.
- Белкина Н. А. Внутренняя фосфорная нагрузка в Онежском озере // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2015а. С. 95–103.
- Белкина Н. А. Фосфор в донных отложениях Онежского озера // Известия Российского государственного педагогического университета имени А. И. Герцена. 2015б. № 173. С. 97–109.
- Белкина Н. А., Сандман О., Игнатьева Н. В. Распределение форм фосфора в донных отложениях как показатель эвтрофирования экосистемы большого водоема (на примере Ладожского и Онежского озер) // Экологическая химия. 2006. № 15 (3). С. 174–185.
- Белкина Н. А., Субетто Д. А., Ефременко Н. А., Кулик Н. В. Особенности распределения микроэлементов в поверхностном слое донных отложений Онежского озера // Наука и образование. 2016. № 3 (83). С. 135–139.
- Васильева Е. П. Особенности формирования химического состава осадков Кондопожской губы // Лимнология Кондопожской губы Онежского озера. Петрозаводск, 1986. С. 36–47.
- Васильева Е. П. Донные отложения // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.:

- Наука, 1990. С. 147–175.
- Васильева Е. П. Химический состав донных отложений Онежского озера // Современное состояние водных объектов республики Карелия. По результатам мониторинга 1992–1997 гг. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1998. С. 52–54.
- Георгиев А. П., Назарова Л. Е. Трансформация ихтиофауны в пресноводных экосистемах Республики Карелия в условиях изменчивости климата // Экология. 2015. № 4. С. 272–279.
- Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. 144 с.
- Калинкина Н. М., Сидорова А. И., Полякова Т. Н., Белкина Н. А., Березина Н. А., Литвинова И. А. Снижение численности глубоководного макрозообентоса Онежского озера в условиях многофакторного воздействия // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 2. С. 47–68. DOI: [10.15393/j1.art.2016.5Lake182](https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.5Lake182).
- Калинкина Н. М., Белкина Н. А., Сидорова А. И. Биогеохимические подходы к оценке состояния донных сообществ Онежского озера // Биоиндикация и мониторинг пресноводных экосистем III: Материалы международной конференции / Под ред В. А. Румянцева, И. С. Трифионовой. СПб.: Свое издательство, 2017а. С. 134–137.
- Калинкина Н. М., Белкина Н. А., Сидорова А. И., Галибина Н. А., Никерова К. М. Биотестирование донных отложений Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса // Принципы экологии, 2017б. Т. 6. № 1. С. 25–55. DOI: [10.15393/j1.art.2017.6022](https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.6022).
- Калюжный И. Л., Лавров С. А. Гидрофизические процессы на водосборе: экспериментальные исследования и моделирование. СПб: Нестор-История, 2012. 616 с.
- Камлюк Л. В. Энергетический обмен у свободноживущих плоских и кольчатых червей и факторы его определяющие // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. № 6. С. 847–885.
- Кухарев В. И., Полякова Т. Н. О приближенной оценке продукции зообентоса водоемов Карелии при экологических исследованиях // Притоки Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1990. С. 127–141.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при ведении мониторинга биологического загрязнения на Финском заливе / Под ред. А. Ф. Алимова, Т. М. Флоринской. СПб., 2005. 68 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1984. 52 с.
- Назарова Л. Е. Многолетние изменения температуры воздуха в Карелии // География и природные ресурсы. 2008. № 3. С. 75–79.
- Назарова Л. Е. Атмосферные осадки в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 9. С. 114–120.
- Онежское озеро. Атлас / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 151 с.
- Орлов Д. С., Гришина Л. А., Ерошичева Н. Л. Практикум по биохимии гумуса. М.: МГУ, 1969. 157 с.
- Перова С. Н. Изменения структуры и обилия макрозообентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища в период потепления // Биоиндикация и мониторинг пресноводных экосистем III: Материалы международной конференции / Под ред В. А. Румянцева, И. С. Трифионовой. СПб.: Свое издательство, 2017. С. 248–251.
- ПНД Ф 14.1;2;4.139-98. Количественный химический анализ вод. Методика измерений массовых концентраций кобальта, никеля, меди, цинка, хрома, марганца, железа, серебра, кадмия и свинца в пробах питьевых, природных и сточных вод методом атомно-абсорбционной спектроскопии. М., 1998.
- Полякова Т. Н. Донные ценозы в условиях антропогенного эвтрофирования // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1999. С. 211–227.
- Полякова Т. Н. Макрозообентос // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Под ред. Н. Н. Филатова, Н. М. Калинкиной, Т. П. Куликовой, А. В. Литвиненко, П. А. Лозовика. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 127–133.
- РД 52.24.382-2006, РД 52.24.382-95. Массовая концентрация фосфатов и полифосфатов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом. Ростов н/Д, 2006.
- Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Ч. 1 / Под. ред. Л. В. Боевой. Ростов н/Д: НОК, 2009. 104 с.
- Страховенко В. Д., Овдина Е. А., Даниленко И. В., Субетто Д. А., Белкина Н. А., Ефременко Н. А. Минералого-геохимическая характеристика процесса современного седиментогенеза Онежского озера // Озера Евразии: проблемы и пути их решения: Материалы 1-й Международной конференции (11–15 сентября 2017 г.). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. С. 418–425.

- Суцня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных . Киев: Наукова думка, 1972. 196 с.
- Суцня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных . Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
- Филатов Н. Н., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Назарова Л. Е., Пальшин Н. И., Руховец Л. А., Толстиков А. В., Шаров А. Н. Реакция озер Восточной Фенноскандии и Восточной Антарктиды на изменения климата // Доклады Академии наук. 2012. Т. 444. № 5. С. 554–557.
- Филатов Н. Н., Руховец Л. А., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Влияние изменений климата на экосистемы озер Севера Европейской территории России // Ученые записки [Российского государственного гидрометеорологического университета](#). 2014. № 34. С. 48–55.
- Hakanson L., Jansson M. Principles of lake sedimentology. Berlin, 1983. 316 p.
- Borodulina G. S., Belkina N. A. Study of the geochemical anomalies at the water-sediment boundary in subaqueous groundwater discharge zones in lake Onega // Book of abstract. 32nd congress of the international society of limnology. Budapest. August 4–9. Budapest, 2013. P. 191.
- Vuori K.-M. Direct and indirect effects of iron on river ecosystems // Ann. Zool. Fennici. 1995. № 32. P. 317–329.

DYNAMICS OF BENTHIC COMMUNITIES STATE AND THE SEDIMENT CHEMICAL COMPOSITION IN LAKE ONEGA UNDER THE INFLUENCE OF ANTHROPOGENIC AND NATURAL FACTORS

KALINKINA
Nataliya Mikhailovna

*Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences Northern
Water Problems Institute, cerioda@mail.ru*

BELKINA
Nataliya Aleksandrovna

*Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences Northern
Water Problems Institute, bel110863@mail.ru*

Key words:

anthropogenic impact
climatic changes
Lake Onega
bottom sediments
chemical composition
deepwater benthos
community structure
production.

Summary: We consider the dynamics of the sediment chemical composition and benthic community state in different areas of Lake Onega in the last 20–25 years. It is shown that the combined effect of anthropogenic factors and climate changes has caused a profound transformation of deepwater benthic communities. The upper parts of the northwestern bays (Kondopozhskaya and Petrozavodskaya bays), where the effect of anthropogenic factors is the most manifested, are referred to the most contaminated (first) zone. In these areas, structural adjustments of bottom cenoses are noted; they are the dominance of resistant representatives of oligochaetes and chironomids and the absence of relict crustaceans. The sediments of the first zone are characterized by the greatest content of organic matter, reduced values of pH and Eh, the presence of toxic agents (in Kondopozhskaya Bay). In the buffer areas of the north-western bays referred to the second zone the anthropogenic effect is weakened by the influence of oxygen-saturated waters passing from the adjacent open areas of the lake. The bottom sediments of the buffer zones are characterized by a deeper oxidized layer and the maximum development of amphipods. The central deep-water areas of Lake Onega (the third zone) are currently the least affected by the anthropogenic factor. The sediments in the central zone are characterized by the minimum content of organic matter, the presence of ore crusts (containing iron and manganese), which determine the poor development of benthos here. In 1998–2016 in all studied areas of Lake Onega classified as three zones a decrease in the numbers and biomass of benthos occurred, which led to a decrease in its production by 2–4 times. It is suggested that the decline in benthic community indicators is caused by the suppressive action of iron, which is accumulated in sediments. The reason of that is an increasing input of this element with river waters as a part of humic substances due to climatic changes in the catchment area.

Reviewer: D. B. Denisov

Received on: 13 March 2018

Published on: 30 June 2018

References

- Alimov A. F. Finogenova N. P. Balushkina E. V. Batalova F. M. Kaufman Z. S. Polyakova T. N. Calolihin S. Ya. Productivity of benthos, Limnologicheskie issledovaniya na zalive Onezhskogo ozera Bol'shoe Onego: Sb. nauchnyh trudov, Pod red. G. G. Vinberga. L.: Zoologicheskiiy institut AN SSSR, 1982. P. 170–199.
- Alimov A. F. Funkcional'naya ekologiya presnovodnyh dvustvorchatykh mollyuskov. L.: Nauka, 1981. 248 p.
- Alimov A. F. Productivity of macrobenthic invertebrate communities in the inland waters of the USSR (review), Gidrobiologicheskiiy zhurnal. 1982. T. 18. No. 2. P. 7–18.
- Arinushkina E. V. Guidelines for the chemical analysis of soils. M.: MGU, 1970. 490 p.
- Balushkina E. V. Golubkov S. M. Ivanova M. B. Nikulina V. N. Umnov A. A. Umnova L. P. Experience in predicting the effects of eutrophication of Lake Lekshmozero based on the patterns of the ecosystems

- functioning, Reakciya ozernyh ekosistem na izmenenie bioticheskikh i abioticheskikh usloviy. SPb.: ZIN RAN, 1997. P. 228–265.
- Balushkina E. V. The functional significance of chironomid larvae in inland waters L.: Nauka, 1987. 180 p.
- Belkina N. A. Sandman O. Ignat'eva N. V. Distribution of phosphorus forms in bottom sediments as an indicator of eutrophication of the ecosystem of large lakes (on the example of the Ladoga and Onega lakes), *Ekologicheskaya himiya*. 2006. No. 15 (3). P. 174–185.
- Belkina N. A. Subetto D. A. Efremenko N. A. Kulik N. V. Peculiarities of distribution of microelements in the surface layer of bottom sediments of Lake Onega, *Nauka i obrazovanie*. 2016. No. 3 (83). P. 135–139.
- Belkina N. A. Chemical composition of bottom sediments of Lake Onega, *Sostoyanie vodnykh ob'ektov respubliky Kareliya. Po rezul'tatam monitoringa 1998–2006 gg.*, Red. P. A. Lozovik. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2007. P. 40–48.
- Belkina N. A. Internal phosphorus load in Lake Onega, *Krupneyshie ozero-vodohranilishcha Severo-Zapada evropeyskoy territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviyah*, Pod red. N. N. Filatova. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2015a. P. 95–103.
- Belkina N. A. Phosphorus in the bottom sediments of Lake Onega, *Izvestiya Rossiyskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni A. I. Gercena*. 2015b. No. 173. P. 97–109.
- Belkina N. A. Pollution of bottom sediments of Petrozavodskaya bay of Lake Onega by oil, *Vodnye resursy*. 2006. T. 33. No. 2. P. 181–187.
- Belkina N. A. Retrospective assessment of bottom sediments of Kondopozhskaya bay of Lake Onega, *Vodnye resursy*. 2005. T. 32. No. 6. P. 689–699.
- Belkina N. A. Role of sediment in the processes of transformation of organic matter and nutrients in the lake ecosystems, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN. Vodnye problemy Severa i puti ih resheniya*. 2011. No. 4. P. 35–41.
- Belkina N. A. The change in the oxidation-reduction state of lake bottom sediments under the influence of anthropogenic factors (on the example of the Ladoga and Onega lakes), *Obschestvo. Sreda. Razvitie* 2014. No. 3. P. 152–158.
- Borodulina G. S., Belkina N. A. Study of the geochemical anomalies at the water-sediment boundary in subaqueous groundwater discharge zones in lake Onega, *Book of abstract. 32nd congress of the international society of limnology*. Budapest. August 4–9. Budapest, 2013. P. 191.
- Filatov N. N. Georgiev A. P. Efremova T. V. Nazarova L. E. Pal'shin N. I. Ruhovec L. A. Tolstikov A. V. Sharov A. N. The reaction of the lakes of Eastern Fennoscandia and East Antarctica to climate change, *Doklady Akademii nauk*. 2012. T. 444. No. 5. P. 554–557.
- Filatov N. N. Ruhovec L. A. Nazarova L. E. Georgiev A. P. Efremova T. V. Pal'shin N. I. The impact of climate change on the lakes ecosystems of the Northern European territory of Russia, *Uchenye zapiski Rossiyskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta*. 2014. No. 34. P. 48–55.
- Georgiev A. P. Nazarova L. E. The transformation of the fish fauna in freshwater ecosystems of the Republic of Karelia in the conditions of climate variability, *Ekologiya*. 2015. No. 4. P. 272–279.
- Guidelines for chemical analysis of surface waters. Ch. 1, Pod. red. L. V. Boevoy. Rostov n/D: NOK, 2009. 104 p.
- Guidelines for the sampling and processing of materials in hydrobiological research on freshwater ecosystems. Zoobenthos and its production. L., 1984. 52 p.
- Guidelines for the sampling and processing of materials in the biological monitoring of pollution in the Gulf of Finland, Pod red. A. F. Alimova, T. M. Florinskoy. SPb., 2005. 68 p.
- Hakanson L., Jansson M. Principles of lake sedimentology. Berlin, 1983. 316 p.
- Kalinkina N. M. Belkina N. A. Sidorova A. I. Galibina N. A. Nikerova K. M. Bioassay of bottom sediments toxicity in Lake Onega, with regard to their chemical composition and deepwater macrozoobenthos state, *Principy ekologii*, 2017b. T. 6. No. 1. P. 25–55. DOI: [10.15393/j1.art.2017.6022](https://doi.org/10.15393/j1.art.2017.6022).
- Kalinkina N. M. Belkina N. A. Sidorova A. I. Biogeochemical approaches to assessing the bottom communities condition of Lake Onega, *Bioindikaciya i monitoring presnovodnykh ekosistem III: Materialy mezhdunarodnoy konferencii*, Pod red V. A. Rumyantseva, I. P. Trifonovoy. SPb.: Svoe izdatel'stvo, 2017a. P. 134–137.
- Kalinkina N. M. Sidorova A. I. Polyakova T. N. Belkina N. A. Berezina N. A. Litvinova I. A. Decrease in the deepwater benthic communities abundance in Lake Onega under multifactor influence, *Principy ekologii*. 2016. T. 5. No. 2. P. 47–68. DOI: [10.15393/j1.art.2016.5Lake182](https://doi.org/10.15393/j1.art.2016.5Lake182).
- Kalyuzhnyy I. L. Lavrov S. A. Hydrophysical processes in the catchment area: experimental research and modeling. SPb: Nestor-Istoriya, 2012. 616 p.
- Kamlyuk L. V. Energy metabolism in free flat and annelid worms and its determining factors, *Zhurnal obshchey biologii*. 1974. T. 35. No. 6. P. 847–885.
- Kuharev V. I. Polyakova T. N. On the approximate evaluation of the production of zoobenthos in Karelian reservoirs under environmental studies, *Pritoki Onezhskogo ozera*. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC

- RAN, 1990. P. 127–141.
- Lake Onega. Atlas, Otv. red. N. N. Filatov. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2010. 151 p.
- Mass concentration of phosphates and polyphosphates in water. Method of measurement by photometric method. Rostov n/D, 2006.
- Nazarova L. E. Long-term changes in air temperature in Karelia, *Geografiya i prirodnye resursy*. 2008. No. 3. P. 75–79.
- Nazarova L. E. Precipitation in Karelia, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2015. No. 9. P. 114–120.
- Orlov D. S. Grishina L. A. Eroshicheva N. L. Workshop on biochemistry of humus. M.: MGU, 1969. 157 p.
- Perova S. N. Changes in the structure and abundance of the macrozoobenthos of the Volga Reach of the Rybinsk Reservoir during the warming period, *Bioindikaciya i monitoring presnovodnyh ekosistem III: Materialy mezhdunarodnoy konferencii*, Pod red V. A. Rumyanceva, I. P. Trifonovoy. SPb.: Svoe izdatel'stvo, 2017. P. 248–251.
- Polyakova T. N. Macrozoobenthos, Krupneyshie ozera-vodohranilisha Severo-Zapada evropeyskoy territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i izmeneniya ekosistem pri klimaticheskikh i antropogennykh vozdeystviyakh, Pod red. N. N. Filatova, N. M. Kalinkinoy, T. P. Kulikovoy, A. V. Litvinenko, P. A. Lozovika. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. P. 127–133.
- Polyakova T.N. Bottom cenoses under anthropogenic eutrophication, *Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy*. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 1999. C. 211–227.
- Quantitative chemical analysis of water. Method for measuring the mass concentrations of cobalt, nickel, copper, zinc, chromium, manganese, iron, silver, cadmium and lead in drinking, natural and waste water samples by atomic absorption spectroscopyM., 1998.
- Strahovenko V. D. Ovdina E. A. Danilenko I. V. Subetto D. A. Belkina N. A. Efremenko N. A. Mineralogical-geochemical characteristics of modern sedimentogenesis process in Lake Onega, *Ozera Evrazii: problemy i puti ih resheniya: Materialy 1-y Mezhdunarodnoy konferencii (11–15 sentyabrya 2017 g.)*. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2017. P. 418–425.
- Suschenya L. M. Quantitative patterns of crustaceans nutrition. Minsk: Nauka i tehnika, 1975. 208 p.
- Suschenya L. M. Respiration rate of crustaceans. Kiev: Naukova dumka, 1972. 196 p.
- Vasil'eva E. P. Bottom sediments, *Ekosistema Onezhskogo ozera i tendencii ee izmeneniya*. L.: Nauka, 1990. P. 147–175.
- Vasil'eva E. P. Chemical composition of bottom sediments of Lake Onega, *Sovremennoe sostoyanie vodnykh ob'ektov respubliky Kareliya. Po rezul'tatam monitoringa 1992–1997 gg.* Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 1998. P. 52–54.
- Vasil'eva E. P. Features of the formation of the sediments chemical composition in Kondopozhskaya Bay, *Limnologiya Kondopozhskoy guby Onezhskogo ozera*. Petrozavodsk, 1986. P. 36–47.
- Vuori K, M. Direct and indirect effects of iron on river ecosystems, *Ann. Zool. Fennici*. 1995. No. 32. R. 317–329.
- Zaika V. E. Specific production of aquatic invertebrates. Kiev: Naukova dumka, 1972. 144 p.



УДК 599.323.43:577.125:539.16.04

ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ ОТДЕЛЬНЫМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ СОСТАВА ФОСФОЛИПИДОВ ПЕЧЕНИ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (*ALEXANDROMYS OECONOMUS* PALL.), ОБИТАЮЩЕЙ В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННОГО УРОВНЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ РАДИОАКТИВНОСТИ

КУДЯШЕВА

Алевтина Григорьевна

ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,

kud@ib.komisc.ru

ЗАГОРСКАЯ

Надежда Гавриловна

ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,

zagorskaya@ib.komisc.ru

Ключевые слова:

повышенный уровень радиоактивности
фазы численности полевка-экономка
печень
взаимосвязи между фракциями фосфолипидов

Аннотация: Важную роль в процессах адаптации животных к загрязнению окружающей среды радионуклидами занимают процессы перекисного окисления липидов. Изучены некоторые механизмы регуляции клеточного метаболизма у полевки-экономки, обитающей в условиях радиоактивного загрязнения среды (Республика Коми, Ухтинский р-н) в разные периоды численности популяции (фазы пика и спада). Сравнительный биохимический анализ позволил установить зависимость характера и направленности взаимосвязей между основными и минорными фракциями фосфолипидов, обобщенными показателями состава фосфолипидов печени полевок-экономок от физико-химических характеристик липидов. Эти различия зависели от фазы популяционного цикла, радиоактивности участка обитания полевок, выраженность которых обусловлена исходным состоянием параметров перекисного окисления липидов и степенью ненасыщенности липидов в исследуемой ткани. Увеличение коэффициента корреляции между сравниваемыми фракциями фосфолипидов происходит по мере загрязненности участка, наблюдаемой в обе фазы численности (пика и спада). Техногенное радиоактивное загрязнение среды обитания у полевок радиового участка способствует модификации свойств липидного бислоя клеточных мембран печени, изменяет их физико-химические свойства, нарушает в некоторых случаях взаимосвязь между скоординированными в норме показателями и обеспечивает на клеточном уровне процессы адаптации. Внутрипопуляционные факторы оказывают модифицирующее действие на интенсивность отдельных звеньев процессов перекисного окисления липидов печени полевок-экономок. Отмеченные особенности системы регуляции перекисного окисления липидов в печени полевок-экономок не являются специфичными и характерными для воздействия только радиационной природы. Они могут проявляться и при действии факторов физической и химической природы низкой интенсивности.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 21 июля 2017 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

Определение механизмов регуляции клеточного метаболизма у мышевидных грызунов к повышенному уровню радиоактивного загрязнения среды имеет большое значение с точки зрения развития адаптивных реакций в разные периоды численности популяции. Популяции животных представляют собой сложные саморегулирующие системы открытого типа, способные приспосабливаться к антропогенному загрязнению среды их обитания (Шилова, 1999) на разных уровнях организации, в том числе на мембранном, клеточном и тканевом уровнях. Экспериментально доказанное в многочисленных исследованиях участие процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в регуляции метаболизма в норме и при действии повреждающих стрессовых факторов разной природы (Бурлакова и др., 1975; Зенков и др., 2001; Шишкина и др., 2014) позволяет объяснить их важную роль в процессах адаптации животных к загрязнению окружающей среды радионуклидами. В настоящее время общепризнано, что избыточное образование активных форм кислорода вызывает не только нарушения мембранных структур клеток, но и является естественным, необходимым физиологическим процессом в организме для индукции защитных систем организма (Жукова, 2005; Stuart et al., 2014). Как известно, фосфолипиды являются не только одними из основных структурных компонентов мембран, но и главными субстратами ПОЛ в биологических системах. Способность липидов принимать участие в реакциях автоокисления при физиологических температурах на стадиях зарождения радикалов и продолжения цепи окисления (Shiskina et al., 1996; Шишкина, Хрустова, 2006; Хрустова и др., 2011) свидетельствует о влиянии физико-химических свойств липидов на координацию взаимосвязей между отдельными показателями в тканях, различающимися интенсивностью процессов ПОЛ, и рекомендовать их при оценке биологических последствий воздействия повреждающих факторов разной природы на организм животных (Шишкина и др., 2014). Установлено, что приобретение на клеточном уровне устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды, выживаемость клетки при их воздействии обусловлены не только изменением количественных соотношений в структурах клеток индивидуальных фосфолипидов (ФЛ), играющих важную

адаптивную роль в их функционировании, повышением активности и емкости различных антиоксидантных систем (Меньщикова и др., 2006), но и доказано использование нового подхода к оценке животных при биологических последствиях воздействия слабых повреждающих факторов разной природы по изменению масштаба и направленности тесно взаимосвязанных в норме показателей физико-химической системы регуляции ПОЛ (Шишкина и др., 2014). Цель данной работы – изучение влияния повышенного уровня естественной радиоактивности на взаимосвязи между показателями состава фосфолипидов печени полевок-экономок, отловленных в фазы спада и пика численности и обитавших в разных радиоэкологических условиях.

Материалы

Объектом исследования была полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus* Pallas), типичный представитель пойменных биотопов в зоне северной тайги, являющаяся наиболее многочисленным и доминирующим видом на участках с повышенным уровнем естественной радиоактивности в Республике Коми (Ухтинский район), расположенных на территории бывшего радиового производства. По данным В. И. Маслова, полевок-экономок относятся к радиоэкологической группе животных тесного контакта с радиоактивными элементами (Маслов, 1972). Время действия техногенного радиоактивного загрязнения длится уже более 50 лет. Исследуемые территории характеризуются повышенным содержанием тяжелых естественных радионуклидов (ТЕРН) в почве, подземных водах, растительности. В период исследования γ -фон на радиовом участке составлял 1.5 ± 0.4 мкЗв/ч, на урано-радиовом участке 1.6 ± 0.1 мкЗв/ч, для контрольных участков характерно среднее кларковое содержание естественных радиоактивных элементов в почве: $^{226}\text{Ra} - 8 \times 10^{-13}$ г/г, $^{232}\text{Th} - 6 \times 10^{-6}$ г/г, $^{238}\text{U} - 1 \times 10^{-6}$ г/г, мощность дозы γ -облучения находилась в пределах 0.10–0.14 мкЗв/ч, что соответствует фоновым значениям. Количество инкорпорированного ^{226}Ra у полевок, отловленных на радиоактивных участках, в 4.6–5 раз выше, чем на контрольных участках. Животные подвергались одновременному действию внешнего и внутреннего альфа-, бета- и гамма-излучения от ^{226}Ra , ^{228}Ra , ^{232}Th и ^{238}U и продуктов их распада. Кроме того, эти продукты действовали и как химические токсиканты. Повышенный

в 50–100 раз уровень гамма-излучения и увеличенное содержание радионуклидов уранового и ториевого рядов, поступающих в организм зверьков с пищей, водой и при дыхании, обуславливают среднепопуляционные дозовые нагрузки, рассчитанные на организм половозрелых и перезимовывавших животных: от внешнего облучения 3–30 мГр/год, от внутреннего облучения 12–40 мГр/год и от эксхалации ^{222}Rn – ^{220}Rn в среднем около 13 мГр/год (Тестов, Таскаев, 1971; Кудяшева и др., 2004). Отлов животных проводили в один и тот же летний сезон (июль – август) на двух контрольных и двух опытных (радиевом, урано-радиевом) участках, по площади каждый от 1.5 до 3 га и одинаковых по экологическим условиям. Удаленность контрольных участков от загрязненных радионуклидами территорий составляет: от радиевого – 15 км, от урано-радиевого – 8 км. Отлов полевок производили живоловушками (ежедневно), использовали расстановку ловушек в линии на расстоянии друг от друга не менее 5 м. Численность полевок определяли как количество отловленных зверьков на 100 ловушко-суток. Учет численности полевок-экономок, обитающих на контрольных и радиоактивных стационарах, позволил выявить наличие популяционных циклов у данного вида как при проведении многолетних работ в 1950–1960-е гг. (Алексахин и др., 1990), так и в последующие периоды исследований в 1990–2016 гг., причем колебания численности на контрольных и радиевом участках, как правило, синхронны, фазы пика, депрессии, подъема совпадают. В год высокой численности животных на контрольных и радиевом участках численность полевок колебалась от 14 до 15.7 зверька, рассчитанных на 100 ловушко-суток, лишь на урано-радиевом участке численность животных была низкой и достигала 4 особей на 100 ловушко-суток, что было показано в более ранние периоды исследований на этих территориях (Кудяшева и др., 2004). В год спада на контрольных участках численность полевок составляла в среднем 4.8 зверька/100 ловушко-суток, на урано-радиевом участке снизилась до 3.5 особи/100 ловушко-суток. На радиевом участке фазу спада наблюдали в течение двух лет, численность полевок составила в среднем от 12.4 до 9.7 зверька на 100 ловушко-суток. Ранними исследованиями было отмечено, что в отличие от контрольных (фоновых) участков на радиоактивных участках периоды спада численности могут

продолжаться несколько лет (Алексахин и др., 1990). В связи с низкой численностью полевок на урано-радиевом участке в оба года исследования не удалось получить статистически достоверные результаты показателей ПОЛ. Поэтому в работе представлены данные биохимического анализа полевок, отловленных на двух контрольных участках и на одном опытном (радиевом) участке. Согласно представлениям о различных типах онтогенеза и структурно-функциональных перестройках в популяциях мелких млекопитающих в разные сезоны года (Оленев, 2009), которых мы придерживаемся в своих исследованиях, в биохимическом анализе также учитывали возраст и время отлова животных. Известно, что у неполовозрелых полевок более высокий антиоксидантный статус, чем у взрослых животных (Кудяшева и др., 2004). В анализе была использована только летняя генерация половозрелых полевок-экономок (отлов животных: середина июля – начало августа). В предыдущих исследованиях было установлено, что в связи с высокой изменчивостью функциональных показателей у полевки-экономки не наблюдали значимых различий между самцами и самками по показателям системы регуляции ПОЛ, активности ферментов антиоксидантной защиты и энергетического обмена (Кудяшева и др., 2004). Проведенный нами статистический анализ отдельных фракций фосфолипидов фракций в печени между самцами и самками подтвердил эти данные: у полевок не отмечено значимых различий по полу. При этом по каждому животному был проведен трехкратный анализ состава фосфолипидов, что позволило зверьков обоего пола объединить в один вариационный ряд. Из-за малочисленности в отловах перезимовывавшие животные в работе не были рассмотрены. Всего было проанализировано по разным показателям в фазы пика и спада численности 144 животных, из них 51 половозрелое. Животных до начала биохимических анализов содержали в виварии Института биологии Коми НЦ УрО РАН в «Научной коллекции экспериментальных животных», зарегистрированной на сайте <http://www.skr-rf.ru/usu/471933>. Выбор печени в качестве органа исследований обусловлен ее ведущей ролью в метаболизме липидов всего организма, а также достаточно высокой чувствительностью гепатоцитов к действию неблагоприятных факторов (Дроговоз, Деримедведь, 1995).

Методы

Для выделения липидов из гомогената печени использовали метод Блая и Дайера в модификации Кейтса (Кейтс, 1975). Разделение фосфолипидов (ФЛ) на отдельные фракции осуществляли методом тонкослойной хроматографии. Количественный анализ отдельных фракций ФЛ проводили на спектрофотометре «Спекол»-211 при длине волны 800 нм по образованию фосфорномолибденового комплекса в присутствии аскорбиновой кислоты (Хиггинс, 1990). Кроме анализа количественного соотношения отдельных фракций ФЛ, оценивали обобщенные показатели состава липидов: содержание ФЛ в составе общих липидов (% ФЛ); отношение фосфатидилхолина к фосфатидилэтаноламину (ФХ/ФЭ), отражающее структурное состояние мембранной системы органа; отношение сумм более легкоокисляемых к более трудноокисляемым фракциям ФЛ ($\Sigma\text{ЛОФЛ}/\Sigma\text{ТОФЛ}$), характеризующее способность липидов к окислению. Последнее соотношение вычисляли по формуле:

$$\Sigma\text{ЛОФЛ}/\Sigma\text{ТОФЛ} = (\text{ФИ} + \text{ФС} + \text{ФЭ} + \text{КЛ} + \text{ФК}) / (\text{ЛФХ} + \text{СМ} + \text{ФХ}),$$

где ФИ – фосфатидилинозит, ФС – фосфатидилсерин, КЛ – кардиолипин, ФК – фосфатидная кислота, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СМ – сфингомиелин.

Содержание пероксидов в липидах определяли йодометрически. Определение содержания пероксидов и/или наличия пероксидной активности в ткани подробно описаны в методике, приведенной в работе (Шевченко и др., 2010).

Экспериментальные данные обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики (Лакин, 1990) с помощью программ Microsoft Office Excel 2007 (Брин, Травин, 1991). Для оценки взаимосвязи между отдельными параметрами использовали корреляционный и регрессионный анализ, рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена (r), коэффициент регрессии (y) и уровень значимости различий (p).

Результаты

Прежде всего следует отметить особенности антиоксидантного статуса липидов печени диких грызунов в отличие от лабораторных животных. У полевок-экономок, отловленных на контрольных (фоновых) территориях, он в целом ниже, чем соответствующие величины антиокислительной активности (АОА) липидов у лабораторных живот-

ных. У диких грызунов установлена высокая вариабельность данного показателя. В печени полевок-экономок контрольного участка в фазах пика и депрессии численности животных величины АОА липидов, как правило, могут иметь положительные значения, изменчивость данного показателя может варьировать от 8.7 до 170 ч·мл/г. У полевок радиевого участка в обе фазы численности исходный уровень АОА в печени достигал уже отрицательных значений и имел предел колебаний от –207 до –800 ч·мл/г, что связано с обеднением липидов антиоксидантами. Это свидетельствует об уменьшении обеспеченности ткани антиоксидантами и увеличении степени ненасыщенности липидов печени у полевок, находящихся в фазе низкой численности животных (Кудяшева и др., 2004). В год высокой численности зверьков содержание пероксидов обнаружено в липидах печени полевок всех исследуемых участков, самое высокое отмечено у полевок радиевого участка (рис. 1).

Следует отметить, что в липидах печени полевок с радиевого участка в отличие от животных контрольных участков обнаружено значимое повышение содержания антипероксидной активности (рис. 2). В год спада численности количественное содержание пероксидов в липидах печени достаточно низкое у грызунов со всех исследуемых участков, что связано с обеднением липидов антиоксидантами и высокой степенью ненасыщенности липидов. Пероксидная активность липидов печени у полевок радиевого участка превышает аналогичный показатель у полевок с контрольных участков в 2.8 раза (см. рис. 2). Можно отметить, что повышенным содержанием начального количества пероксидов обладали также органы мышевидных грызунов из зоны аварии на Чернобыльской АЭС, зарегистрированные в первые годы после аварии (1987–1992 гг.), у которых эти показатели превышали в десятки раз аналогичные показатели у грызунов с чистых территорий Киевской популяции (Шишкина и др., 2011).

Следует отметить, что в липидах печени полевок с радиевого участка в отличие от животных контрольных участков обнаружено значимое повышение содержания антипероксидной активности (рис. 2). В год спада численности количественное содержание пероксидов в липидах печени достаточно низкое у грызунов со всех исследуемых участков, что связано с обеднением липидов антиоксидантами и высокой степенью нена-

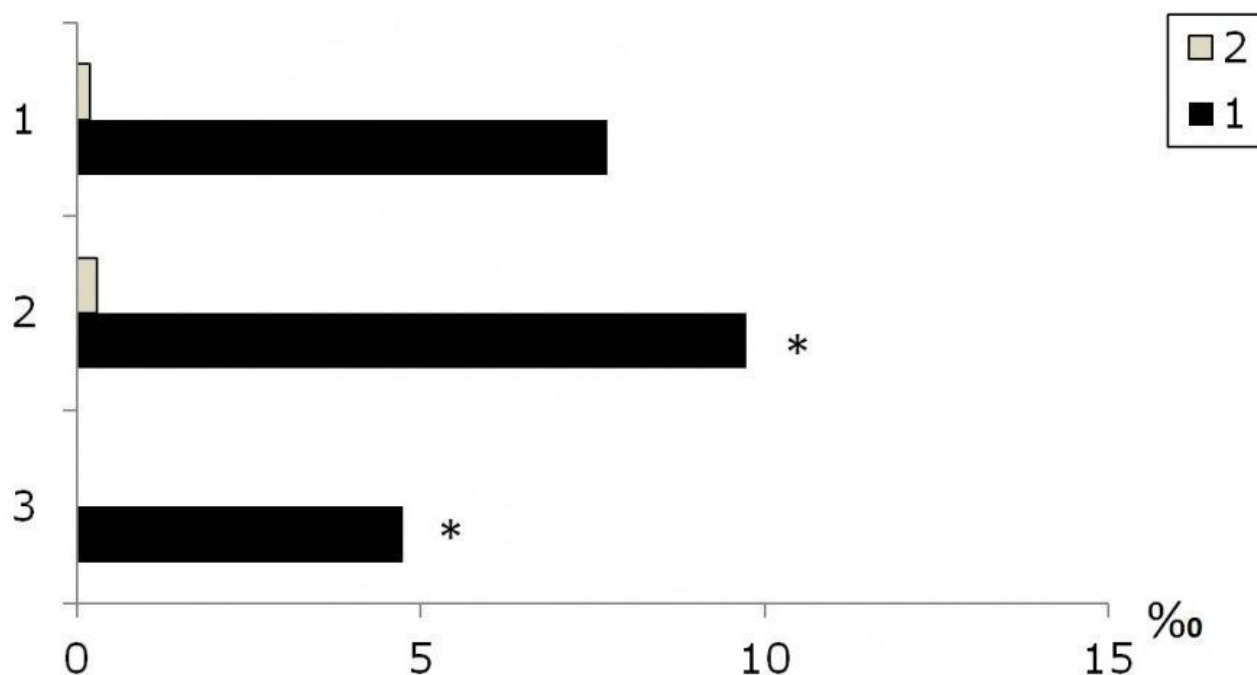


Рис. 1. Содержание пероксидов (микромолли) в липидах печени половозрелых полевок-экономок из разных мест обитания в фазы пика и спада численности животных.

1 – пик численности (черный), 2 – спад численности (серый). По оси абсцисс: микромолли. По оси ординат: 1 – контрольный участок, 2 – радиевый участок, 3 – урано-радиевый участок. * – достоверные различия между животными контрольного и радиоактивного участков

Fig. 1. The content of peroxides (micromole) in the lipids of the liver of sexually Mature voles-housekeepers from different habitats in the peak and decline phase of animal numbers.

1 – peak of abundance (black), 2 – decline (gray). X-axis: micromole. Y-axis: 1 – control plot, 2 – radium plot, 3 – uranium-radium plot, * – significant differences between animal of control and radioactive sites

сыщенности липидов. Пероксидная активность липидов печени у полевок радиевого участка превышает аналогичный показатель у полевок с контрольных участков в 2.8 раза (см. рис. 2). Можно отметить, что повышенным содержанием начального количества пероксидов обладали также органы мышевидных грызунов из зоны аварии на Чернобыльской АЭС, зарегистрированные в первые годы после аварии (1987–1992 гг.), у которых эти показатели превышали в десятки раз аналогичные показатели у грызунов с чистых территорий Киевской популяции (Шишкина и др., 2011).

Известно, что соотношения между обобщенными показателями липидного обмена ЛОФЛ/ТОФЛ и ФХ/ФЭ являются определяющими в структурном состоянии мембранной системы органа и способности липидов к окислению (Грибанов, 1991). Корреляционный анализ, проведенный между обобщенными показателями состава фосфолипидов печени полевок-экономок, обитающих на участках с различным уровнем гамма-фона, обнаружил у полевок радиевого участка наличие высокой отрицательной связи данных

показателей как в фазе пика численности, так и спада, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции (таблица). Подобная обратная зависимость между данными величинами существует и у животных контрольных участков, что указывает на наличие в липидах печени пероксидов у всех полевок исследуемых участков. Ранее на разных видах лабораторных животных доказано, что если липиды содержат пероксиды, то корреляция между обобщенными показателями состава ФЛ имеет отрицательную направленность, а в тех случаях, когда липиды печени обладают антипероксидной активностью, корреляция положительная (Козлов и др., 2007). Сравнение коэффициента корреляции данной взаимосвязи у полевок контрольных и радиевого участков выявило наличие более высоких уровней значимости показателя у полевок на опытном участке независимо от фазы численности. Если судить по значениям коэффициентов линейной регрессии, то масштаб взаимосвязи между обобщенными показателями состава ФЛ изменяется в разные фазы численности, что, вероятно, связано с разным уровнем содержания пероксидов

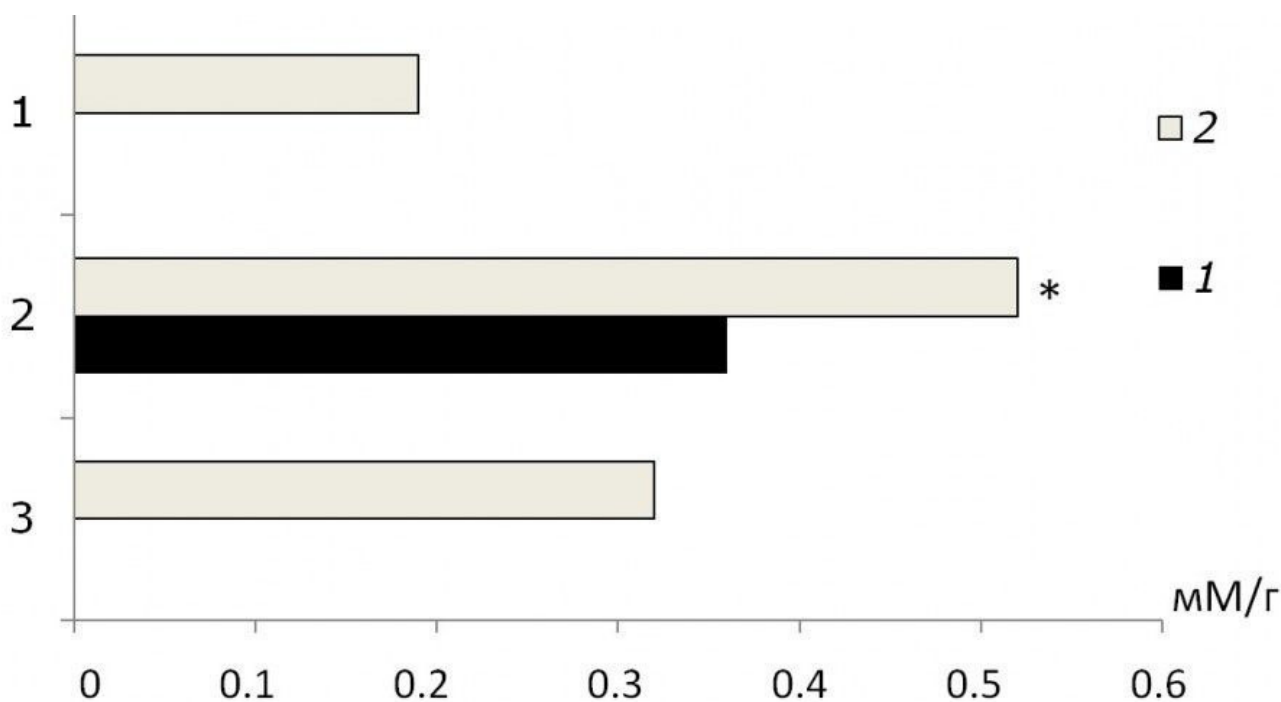


Рис. 2. Содержание антипероксидной активности в липидах печени половозрелых полевок-экономок из разных мест обитания в фазы пика и спада численности животных. 1 – пик численности (черный), 2 – спад численности (серый). По оси абсцисс: мМ/г липидов. По оси ординат: 1 – контрольный участок, 2 – радиевый участок, 3 – урано-радиевый участок, * – достоверные различия между животными контрольного и радиоактивного участков

Fig. 2. The content antiperoxide activity of lipids in the liver of sexually Mature voles-housekeepers from different habitats in the peak and decline phase of animal numbers.

1 – peak of abundance (black), 2 – decline (gray). X-axis: mm/g of lipids. Y-axis: 1 – control plot, 2 – radium plot, 3 – uranium-radium plot, * – significant differences between animal of control and radioactive sites

и антипероксидной активности у полевок сравниваемых участков. Так, при спаде численности рост коэффициента корреляции по мере загрязненности участка сопровождается увеличением коэффициента линейной регрессии в 2.2 раза, в то время как на пике происходит обратное: коэффициент линейной регрессии на радиевом участке становится ниже в 1.8 раза (см. таблицу).

Степень ненасыщенности липидов оказывает влияние и на взаимосвязь между основными и минорными фракциями фосфолипидов печени полевок-экономок. Анализ корреляционных взаимосвязей между отдельными фракциями состава фосфолипидов печени полевок показал также устойчивые обратные корреляционные зависимости между ФХ – ЛФХ и ФХ – СМ (см. таблицу), определяющие функциональную активность печени и структурное состояние ее липидного компонента. Обращает внимание, что на пике численности эти взаимосвязи, как правило, носят более выраженный характер (уровни значимости коэффициентов корреляции выше) у полевок как контрольного, так и радиевого участка. Следует от-

метить увеличение коэффициента линейной регрессии взаимосвязей между ФХ – ЛФХ, ФХ – СМ в среднем в 3–3.6 раза в липидах печени полевок с радиевого участка в фазе спада численности по сравнению с годом высокой численности, что свидетельствует об изменении масштаба исследуемых взаимосвязей. Увеличение коэффициента корреляции между сравниваемыми фракциями фосфолипидов происходит по мере загрязненности участка, наблюдаемое в обе фазы численности (пика и спада). При этом более высокие значения коэффициентов корреляции найдены в печени полевок радиевого стационара.

Обсуждение

Полученные данные свидетельствуют о высокой чувствительности параметров состава фосфолипидов печени полевок-экономок к повышенному уровню естественной радиоактивности в среде их обитания, которая зависит от функционального состояния животных в разных фазах численности. Следствием разной чувствительности показателей состава фосфолипидов в

Коэффициенты корреляции и линейной регрессии между сравниваемыми параметрами в печени половозрелых полевок-экономок, обитающих в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности в разные фазы численности

Сравниваемые показатели	Пик численности		Спад численности	
	Контрольный участок	Радиовый участок	Контрольный участок	Радиовый участок
$\Sigma\text{ЛОФЛ}/\Sigma\text{ТОФЛ} - \text{ФХ}/\text{ФЭ}$	$r = -0.72 \pm 0.19^*$ $y = -0.39x + 1.33$	$r = -0.91 \pm 0.12^*$ $y = -0.21x + 1.10$	$r = -0.89 \pm 0.23^*$ $y = -0.25x + 1.21$	$r = -0.92 \pm 0.18^*$ $y = -0.55x + 1.68$
ФХ — ЛФХ	$r = -0.69 \pm 0.20^*$ $y = -0.68x + 49.86$	$r = -0.74 \pm 0.20^*$ $y = -0.51x + 49.22$	$r = -0.427 \pm 0.45$ $y = -0.77x + 51.62$	$r = -0.76 \pm 0.29^*$ $y = -1.51x + 56.61$
ФХ — СМ	$r = -0.69 \pm 0.20^*$ $y = -0.68x + 49.86$	$r = -0.74 \pm 0.20^*$ $y = -1.50x + 55.12$	$r = -0.486 \pm 0.44$ $y = -0.60x + 51.16$	$r = -0.68 \pm 0.33$ $y = -5.43x + 68.61$

Примечание. Количество проанализированных животных в группах составляло от 12 до 15 половозрелых полевок (самцы и самки), повторность биохимического анализа – трехкратная; * – уровень значимости коэффициента корреляции при $p = 0.05$; r – коэффициент корреляции, y – коэффициент линейной регрессии.

печени полевок радиового и контрольных участков является неодинаковый антиоксидантный статус, в том числе более высокое содержание пероксидов и антипероксидной активности у полевок радиового участка, особенно в фазу спада численности (см. рис. 1, 2), высокая ненасыщенность липидов печени антиоксидантами, а также значимое изменение масштаба взаимосвязей между отдельными фракциями фосфолипидов (см. таблицу). Результаты исследований показали, что уровень степени ненасыщенности липидов печени полевок оказывает влияние на взаимосвязь между обобщенными показателями состава ФЛ и отдельными фракциями ФЛ. Способность биологической системы нормально функционировать во многом обусловлена координацией взаимосвязей между показателями физико-химической системы регуляции ПОЛ и процессов энергетического обмена, что было ранее показано как в экспериментах у лабораторных животных при воздействии факторов физической и химической природы низкой интенсивности (Козлов и др., 2007, 2008; Хрустова и др., 2011), так и у разных видов мышевидных грызунов, обитающих в районах с техногенным радиоактивным загрязнением в Республике Коми, в 30-километровой зоне отчуждения Чернобыльской АЭС (Kudyasheva

et al., 2007; Шишкина и др., 2011). Существование механизмов регуляции ПОЛ на клеточном и органном уровнях обуславливает наличие однотипных корреляционных закономерностей между параметрами этой системы в органах животных (Шишкина и др., 2014). Аналогичные данные получены у интактных мышей SHK, у которых были отмечены различия взаимосвязей между показателями состава липидов печени от физико-химических характеристик липидов, как антиокислительная активность липидов, проокислительные свойства, наличие в липидах пероксидов или антипероксидной активности (Хрустова и др., 2011). Можно утверждать, что физико-химические характеристики липидов оказывают влияние на процессы биосинтеза и деградации фосфолипидов в печени не только у лабораторных животных, но и у мышевидных грызунов природных популяций. Анализ корреляционных связей между обобщенными показателями липидного обмена и отдельными фракциями фосфолипидов позволил сделать несколько выводов. Для липидов печени полевок-экономок как контрольного, так и радиового участка обнаружены как в фазу пика, так и спада численности обратные корреляции между сравниваемыми показателями, что свидетельствует о наличии в липидах перок-

сидов и высокой ненасыщенности липидов печени у животных природных популяций (см. таблицу). Наши данные согласуются с результатами экспериментов, проведенных на разных видах лабораторных мышей (беспородные, SHK, линии *Balb*), характеризующихся разной обеспеченностью органов антиоксидантами, у которых доказано влияние физико-химических характеристик липидов печени в системе регуляции метаболизма, а также обнаружены обратные корреляции взаимосвязей биохимических и морфологических показателей (Климович и др., 2010). Анализ соотношения обобщенных показателей липидного обмена: $\Sigma\text{ЛОФЛ}/\Sigma\text{ТОФЛ} - \text{ФХ}/\text{ФЭ}$ показал значимые взаимосвязи как у полевок контрольного, так и радиевого участков в обе фазы численности, однако более высокие значения коэффициентов корреляции найдены у полевок радиевого участка, что указывает на обедненность липидов печени антиоксидантами и характеризуется более низким уровнем антиокислительной активности. Об этом свидетельствуют данные, указывающие на увеличение коэффициента линейной регрессии в 2 раза у полевок радиевого участка в фазу спада численности. Результаты согласуются с данными предыдущих исследований, проведенных в 1990-е гг. (Kudyasheva et al., 2007), когда отмечали достаточно низкую антиокислительную активность липидов печени у мышевидных грызунов именно в фазы спада и депрессии численности животных. Наличие обратной корреляции и увеличение коэффициента линейной регрессии взаимосвязи между ФХ и ЛФХ, отмеченное в липидах печени полевок радиевого участка в фазе спада численности, указывает на более выраженные процессы образования лизоформ фосфолипидов, преимущественно за счет снижения доли ФХ и нарушения процесса его синтеза, то есть при достаточно высокой ненасыщенности липидов и изменении масштаба этих взаимосвязей. Это подтверждается данными литературы, где показано, что пероксиды ФЛ являются активаторами фосфолипазы A_2 (Ивашкин и др., 2012). Образующиеся пероксиды и лизоформы фосфолипидов в процессе окисления, обладая детергентными свойствами, способны вызвать дезорганизацию липидного бислоя, могут приводить к лизису клеток (Меньщикова и др., 2006). Следовательно, степень ненасыщенности

липидов может оказывать влияние на взаимосвязь между отдельными показателями фосфолипидов, влияя на процессы деградации и биосинтеза фосфолипидов в печени полевок.

Заключение

Установлена зависимость характера и направленности взаимосвязей между различными параметрами состава фосфолипидов от физико-химических характеристик липидов печени полевок. Эти различия могут зависеть от радиоактивности участка обитания полевок, фазы популяционного цикла, выраженность которых обусловлена исходным состоянием параметров ПОЛ и степенью ненасыщенности липидов в исследуемой ткани. Техногенное радиоактивное загрязнение среды обитания у полевок радиевого участка способствует модификации свойств липидного бислоя клеточных мембран печени, изменяет их физико-химические свойства, нарушает в некоторых случаях взаимосвязь между скоординированными в норме показателями и обеспечивает на клеточном уровне процессы адаптации. Выявленные особенности системы регуляции ПОЛ и взаимосвязей между отдельными показателями состава фосфолипидов в печени половозрелых полевок-экономок, обитающих в условиях хронического действия повышенного уровня естественной радиоактивности, не являются строго специфичными и характерными для воздействия только радиационной природы. Более значительные изменения масштаба взаимосвязей между обобщенными показателями липидного обмена и фракциями фосфолипидов в печени полевок отмечали в год низкой численности животных, что подтверждается также их различным гормональным статусом и структурно-функциональными изменениями щитовидной железы. В фазу спада численности (по сравнению с пиком) щитовидная железа полевок-экономок находится в менее активном состоянии, что сочетается с пониженным содержанием в сыворотке крови гормона Т4 и компенсаторным подъемом уровня Т3 (Раскоша, Ермакова, 2013). Следовательно, эффективность техногенного радиоактивного загрязнения на показатели антиоксидантного статуса в печени полевок-экономок была выше в фазу спада численности популяции.

Библиография

- Алексахин Р. М., Архипов Н. П., Бархударов Р. М., Василенко И. Я., Дричко В. Ф., Иванов Ю. А., Маслов В. И., Маслова К. И., Никифоров В. С., Поликарпов Г. Г., Попова О. Н., Сироткин А. Н., Таскаев А. И., Тестов Б. В., Титаева Н. А., Февралева Л. Т. Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы. М.: Наука, 1990. 368 с.
- Брин Э. Ф., Травин С. О. Моделирование механизмов химических реакций // Химическая физика. 1991. Т. 10. С. 830–837.
- Бурлакова Е. Б., Алесенко А. В., Молочкина Е. М., Пальмина Н. П., Храпова Н. Г. Биоантиоксиданты в лучевом поражении и злокачественном росте. М.: Наука, 1975. 211 с.
- Грибанов Г. А. Особенности структуры и биологическая роль лизофосфолипидов // Вопросы медицинской химии. 1991. Т. 37. № 4. С. 2–10.
- Дроговоз С. М., Деримедведь Л. В. Изучение влияния экзогенной супероксиддисмутазы на течение модельной патологии печени // Вестник научных исследований. 1995. № 5. С. 1–5.
- Жукова А. Г. Свободнорадикальное окисление и механизмы внутриклеточной защиты при адаптации к изменению уровня кислорода: Экспериментальное исследование: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Научно-исслед. ин-т общ. патологии и патофизиологии РАМН. М., 2005. 47 с.
- Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньшикова Е. Б. Окислительный стресс. Биохимические и патофизиологические аспекты. М., 2001. 343 с.
- Ивашкин В. Т., Драпкина О. М., Корнеева О. Н. Клинические варианты метаболического синдрома. М.: ООО Изд-во «Медицинское информационное агентство», 2012. 216 с.
- Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с.
- Климович М. А., Козлов М. В., Хрустова Н. В., Шишкина Л. Н. Влияние характеристик липидов на возрастные изменения взаимосвязей в системе регуляции метаболизма в тканях лабораторных животных // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23. № 3. С. 427–429.
- Козлов М. В., Кушнирева Е. В., Урнышева В. В., Таран Ю. П., Шишкина Л. Н. Влияние характеристик липидов на регуляцию биохимических процессов в печени и крови животных // Биофизика. 2007. Т. 52. № 4. С. 693–699.
- Козлов М. В., Шишкина Л. Н. Влияние повреждающих факторов разной природы на состав липидов печени мышей // Радиационная биология. Радиоэкология. 2008. Т. 48. № 3. С. 349–355.
- Кудяшева А. Г., Шишкина Л. Н., Шевченко О. Г., Башлыкова Л. А., Загорская Н. Г. Биологические эффекты радиоактивного загрязнения в популяциях мышевидных грызунов. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 214 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.
- Маслов В. И. Радиационная обстановка жилищ и убежищ мышевидных грызунов в условиях биогеоценозов повышенной естественной радиоактивности // Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 216–226.
- Меньшикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К., Бондарь И. А., Круговых Н. Ф., Труфакин В. А. Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты. М.: Фирма «Слово», 2006. 556 с.
- Оленев Г. В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 103–115.
- Раскоша О. В., Ермакова О. В. Морфологическое состояние щитовидной железы полевок-экономок, обитающих в условиях повышенной естественной радиоактивности // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 55–61.
- Тестов Б. В., Таскаев А. И. Концентрация радиоактивных эманаций в норках мышевидных грызунов на участках с повышенной естественной радиоактивностью // Материалы радиоэкологических исследований в природных биогеоценозах. Сыктывкар, 1971. С. 65–76.
- Хиггинс Дж. А. Биологические мембраны. Методы. М.: Мир, 1990. 339 с.
- Хрустова Н. В., Козлов М. В., Шишкина Л. Н. Влияние физико-химических свойств липидов печени мышей на взаимосвязь между показателями их состава // Биофизика. 2011. Т. 56. № 4. С. 668–672.
- Шевченко О. Г., Загорская Н. Г., Шишкина Л. Н. Взаимосвязь состава фосфолипидов и физико-химических характеристик в тканях полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pall. разного возраста // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 43. С. 297–303.
- Шилова С. А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. № 5. С. 487–503.
- Шишкина Л. Н., Климович М. А., Козлов М. В. Новый подход к анализу участия окислительных процессов в регуляции метаболизма в тканях животных // Биофизика. 2014. Т. 59. Вып. 2. С.

380–386.

Шишкина Л. Н., Кудяшева А. Г., Загорская Н. Г., Шевченко О. Г., Таскаев А. И. Участие процессов перекисного окисления липидов в механизме адаптации мышевидных грызунов к радиоактивному загрязнению зоны Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2011. Т. 51. № 1. С. 185–200.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G. et al. Biological consequences of increased natural radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. Populations // J. Environ. Radioactivity. 2007. Vol. 97. P. 30–41.

Shishkina L., Men'shov V., Brin E. Prospects of utilization of the model system of methyloleate oxidation for studies of kinetic properties of lipids // Biology Bulletin. 1996. Vol. 23. № 3. P. 240–244.

Stuart J. A., Maddalena L. A., Merilovich M., Robb E.L. A midlife crisis for the mitochondrial free radical theory of aging // Longev. Healthspan. 2014. Apr. 1. Vol. 3 (1). P. 4. Doi: 10.1186/2046-2395-3-4.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Механизмы биогенной миграции радионуклидов и закономерности возникновения отдаленных последствий, индуцированных у растений и животных в условиях хронического радиационного и химического воздействия». Регистрационный номер: AAAA-A18-118011190102-7.

THE RELATIONSHIP BETWEEN INDIVIDUAL INDICATORS OF PHOSPHOLIPIDS COMPOSITION IN THE LIVER OF TUNDRA VOLES LIVING IN THE CONDITIONS OF INCREASED RADIOACTIVITY

KUDYASHEVA
Alevtina Grigor'evna

Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division RAS,
kud@ib.komisc.ru

ZAGORSKAYA
Nadezhda Gavrilovna

Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division RAS,
zagorskaya@ib.komisc.ru

Key words:

Increased level of
radioactivity
population phase
Microtus Oeconomus
liver
relationship between
phospholipid fractions

Summary: Lipid peroxidation plays an important role in the adaptation of animals to environmental pollution with radionuclides. We studied some mechanisms of cellular metabolism regulation in tundra voles living in the conditions of environmental radioactive pollution (the Komi Republic, Ukhta region) in different periods of population size (peak and decline phase). By the comparative biochemical analysis, we established that the character and tendency of interlinks between the major and minor fractions of phospholipids and total composition of liver phospholipids depended on physicochemical parameters of lipids. These differences depended on a population cycle phase and the radioactivity level of a particular plot, the severity of which was due to initial lipid peroxidation parameters and the degree of lipid unsaturation in a study tissue. The correlation coefficient between the compared fractions of phospholipids increased with the enhancement of pollution observed in both phases (pick and decline). Technogenic radioactive pollution of the radium plot provides the modification of lipid bi-layer properties of liver cell membranes, changes their physicochemical properties, in some cases destructed interrelation between normally coordinated parameters, and provides adaptation at the cell level. Intrapopulation factors have a modifying effect on the intensity of some links of the liver lipid peroxygenation in tundra voles. The noted features of the regulation system of lipid peroxidation in the liver of tundra voles are not specific and typical only for the impact of radiation. They can also occur under the influence of low intensity factors of physical and chemical nature.

Received on: 21 July 2018

Published on: 30 June 2018

References

- Aleksahin R. M. Arhipov N. P. Barhudarov R. M. Vasilenko I. Ya. Drichko V. F. Ivanov Yu. A. Maslov V. I. Maslova K. I. Nikiforov V. S. Polikarpov G. G. Popova O. N. Sirotkin A. N. Taskaev A. I. Testov B. V. Titaeva N. A. Fevraleva L. T. Heavy natural radionuclides in the biosphere: Migration and biological effects on populations and biogeocenoses. M.: Nauka, 1990. 368 p.
- Biological membranes. Methods. M.: Mir, 1990. 339 p.
- Brin E. F. Travin S. O. Modeling of the mechanisms of chemical reactions. of Russia, Himicheskaya fizika. 1991. T. 10. P. 830–837.
- Burlakova E. B. Alesenko A. V. Molochkina E. M. Pal'mina N. P. Hrapova N. G. Bioantioxidants in radiation injury and malignant growth. M.: Nauka, 1975. 211 p.
- Drogovoz S. M. Derimedved' L. V. Study of the effect of exogenous superoxide dismutase on the course of model pathology of the liver, Vestnik nauchnyh issledovaniy. 1995. No. 5. P. 1–5.
- Gribanov G. A. Features of structure and biological role of lysophospholipids, Voprosy medicinskoy himii. 1991. T. 37. No. 4. P. 2–10.
- Hrustova N. V. Kozlov M. V. Shishkina L. N. The effect of physico-chemical properties of lipids in the liver of mice on the relationship between indicators of their composition, Biofizika. 2011. T. 56. No. 4.

P. 668–672.

- Ivashkin V. T. Drapkina O. M. Korneeva O. N. Clinical variants of metabolic syndrome. M.: OOO Izd-vo «Medicinskoe informacionnoe agentstvo», 2012. 216 p.
- Keyts M. Technique of lipidology. M.: Mir, 1975. 322 p.
- Klimovich M. A. Kozlov M. V. Hrustova N. V. Shishkina L. N. Influence of lipid characteristics on the age changes of the interrelation in the metabolic regulatory system of the laboratory animal tissues, *Uspehi gerontologii*. 2010. T. 23. No. 3. P. 427–429.
- Kozlov M. V. Kushnireva E. V. Urnysheva V. V. Taran Yu. P. Shishkina L. N. The impact of lipid characteristics on the regulation of biochemical processes in the liver and blood of animals, *Biofizika*. 2007. T. 52. No. 4. P. 693–699.
- Kozlov M. V. Shishkina L. N. Influence of damaging factors of different nature on the composition of liver lipids in mice, *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2008. T. 48. No. 3. P. 349–355.
- Kudyasheva A. G. Shishkina L. N. Shevchenko O. G. Bashlykova L. A. Zagorskaya N. G. Biological effects of radioactive contamination in rodent populations. Ekaterinburg: UrO RAN, 2004. 214 c.
- Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G. et al. Biological consequences of increased natural radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. Populations, *J. Environ. Radioactivity*. 2007. Vol. 97. P. 30–41.
- Lakin G. F. Biometry. M., 1990. 352 p.
- Maslov V. I. The radiation environment of dwellings and shelters of rodents in the conditions of ecosystems of high natural radioactivity, *Radioekologicheskie issledovaniya v prirodnih biogeocenozaх*. M.: Nauka, 1972. P. 216–226.
- Men'schikova E. B. Lankin V. Z. Zenkov N. K. Bondar' I. A. Krugovyh N. F. Trufakin V. A. Oxidative stress. Pro-oxidants and antioxidants. M.: Firma «Slovo», 2006. 556 p.
- Olenev G. V. Age determination in collomorphic rodents, functional-ontogenetic determination, environmental aspects, *Ekologiya*. 2009. No. 2. P. 103–115.
- Raskosha O. V. Ermakova O. V. The morphological status of the thyroid gland of voles-housekeepers living in the conditions of high level natural radioactivity, *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2013. No. 2. P. 55–61.
- Shevchenko O. G. Zagorskaya N. G. Shishkina L. N. The relationship of the composition of phospholipids and physical-chemical characteristics in the tissues of the vole-housekeeper *Microtus oeconomus* Pall. different ages, *Zhurnal evolyucionnoy biokhimii i fiziologii*. 2010. T. 43. P. 297–303.
- Shilova S. A. Population organization of mammals under anthropogenic impact, *Uspehi sovremennoy biologii*. 1999. T. 119. No. 5. P. 487–503.
- Shishkina L. N. Klimovich M. A. Kozlov M. V. A new approach to the analysis of the participation of oxidative processes in the regulation of metabolism in animal tissues, *Biofizika*. 2014. T. 59. Vyp. 2. P. 380–386.
- Shishkina L. N. Kudyasheva A. G. Zagorskaya N. G. Shevchenko O. G. Taskaev A. I. Participation of processes of lipid peroxidation in the adaptation mechanism of mouse rodents to radioactive contamination in the Chernobyl NPP zone, *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2011. T. 51. No. 1. P. 185–200.
- Shishkina L., Men'shov V., Brin E. Prospects of utilization of the model system of methyloleate oxidation for studies of kinetic properties of lipids, *Biology Bulletin*. 1996. Vol. 23. No. 3. P. 240–244.
- Stuart J. A., Maddalena L. A., Merilovich M., Robb E.L. A midlife crisis for the mitochondrial free radical theory of aging, *Longev. Healthspan*. 2014. Apr. 1. Vol. 3 (1). P. 4. Doi: 10.1186/2046-2395-3-4.
- Testov B. V. Taskaev A. I. The concentration of radioactive emanations in the burrows of small rodents in the areas with high natural radioactivity, *Materialy radioekologicheskikh issledovaniy v prirodnih biogeocenozaх*. Syktyvkar, 1971. P. 65–76.
- Zenzov N. K. Lankin V. Z. Men'shikova E. B. Oxidative stress. Biochemical and pathophysiological aspects. M., 2001. 343 p.
- Zhukova A. G. Free radical oxidation and the mechanisms of intracellular protection in adapting to changes in the level of oxygen: An experimental study, *Nauchno-issled. in-t obsch. patologii i patofiziologii RAMN*. M., 2005. 47 p.



УДК 574.633

СЕЗОННЫЕ И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА РЕКИ НЕМАН

КУЛАКОВ

Дмитрий Владимирович

Институт геоэкологии им. Е. М. Сергеева РАН, dykulakov@mail.ru

Ключевые слова:

Зоопланктон
численность
биомасса
Балтийская АЭС
река Неман.

Аннотация: В зоопланктоне р. Неман (проектируемом приемнике сбросных вод Балтийской атомной электростанции) выявлен 81 таксон видового и подвидового рангов. Ежегодно доминирующей по численности группой беспозвоночных были коловратки (до 73.9 ± 3.5 % в сообществе), представленные в основном такими видами, как *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*. Ветвистоусые ракообразные преобладали по биомассе (до 57.9 ± 4.4 %), в их числе наибольшего развития достигали *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*. Максимальные значения численности (N) и биомассы (B) зоопланктона регистрировались в весенние периоды ($N = 30.419 \pm 10.298$ тыс. экз./м³, $B = 0.344 \pm 0.136$ г/м³), что может быть связано с повышением продуктивности гидробиоценоза в результате поступления биогенных веществ в реку во время весеннего паводка и образованием благоприятных условий для формирования временных сообществ зоопланктона в водах затопленной поймы. Летом и осенью, при снижении уровня воды и уменьшении концентрации биогенных веществ, наблюдалось сокращение количественных показателей планктонных беспозвоночных. В ряду многолетних наблюдений в результате усиления биогенной нагрузки, связанной со стоком с сельскохозяйственных территорий и поступлением загрязняющих веществ в районах населенных пунктов, наблюдалось увеличение численности и биомассы зоопланктона, а также повышение трофности водотока. Воды р. Неман соответствовали β-мезосапробной зоне. Трофический статус вод менялся от весеннего периода к осеннему – от гиперэвтрофных до эвтрофных условий. Наибольшая степень трофности регистрировалась в районе таких городов, как Гродно, Каунас, Юрбаркас и Неман.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Крылов

Получена: 01 марта 2018 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

Неман (белор. Нёман, лит. Nemunas) – одна из крупнейших рек бассейна Балтийского моря, имеет длину 937 км и площадь водосбора 98200 км², берет начало в Республике Беларусь, на юго-западных отрогах Минской возвышенности (на высоте 180 м над уровнем моря), протекает по территории Литовской Республики, в нижнем течении на протяжении около 100 км по реке

проходит граница между Калининградской областью и Литвой. Питание р. Неман смешанное с преобладанием снегового, водный режим характеризуется весенним половодьем, летней и зимней меженью (Государственный..., 1985, 1987). В нижнем течении река имеет наименьшую скорость течения и наибольшую ширину и глубину, наибольшая скорость течения характерна для среднего течения, а наименьшая ширина и глубина – для верхнего (табл. 1). Воды р. Неман от-

носятся к пресным, среднеминерализованным, гидрокарбонатно-кальциевым, имеют преобладающую щелочную реакцию. Концентрация соединений фосфора и азота подвержена значительным сезонным колебаниям, поскольку она зависит от соотношения интенсивности процессов фотосинтеза и окисления органических веществ (Государственный..., 1988). Минимальное содержание фосфатов и нитратов наблюдалось обычно в весенне-летний период, максимальное – осенью и зимой (Кулаков и др., 2016).

Река имеет важное рыбохозяйственное значение, используется для судоходства, водоснабжения и сельского хозяйства. В настоящее время р. Неман испытывает постоянную антропогенную нагрузку, проявляющуюся, главным образом, в повышенном поступлении биогенных веществ (Ресурсы..., 1967; Рыбохозяйственный кадастр..., 2008), попадающих в водоток, вероятно, как за счет стока с промышленных предприятий, так и за счет поверхностного стока с водосбора. Кроме того, в будущем планируется использование р. Неман в качестве приемника сбросных вод с градирен Балтийской атомной электростанции (БТАЭС), строительная площадка которой расположена на территории Калининградской области в 80 км от устья реки. Эксплуатация БТАЭС потенциально может повлиять на условия существования гидробионтов, в связи с этим весьма актуально изучение современного экологического состояния реки, в частности исследование зоопланктона – динамичного компонента водной биоты, использующегося для биомониторинга водных объектов (Погребов и др., 1984). Изучение фонового состояния зоопланктона р. Неман (до введения в эксплуатацию БТАЭС) позволит ис-

пользовать в последующем характеристики планктонного сообщества для оценки возможных изменений в водотоке и разработать мероприятия по снижению и компенсации ущерба водным биоресурсам при эксплуатации атомной станции.

Цель работы – исследование таксономического состава, количественных показателей, сезонных и межгодовых изменений планктонных беспозвоночных р. Неман, оценка качества вод по показателям зоопланктона.

Материалы

Отбор проб проводили весной, летом и осенью 2013–2017 гг. на 13 мониторинговых станциях (ст.) (рис. 1), расположенных в прибрежной части р. Неман на расстоянии 1.5–3 м от берега, в 2012 г. пробы отбирали только на территории Калининградской области в весенний и осенний периоды. Станции отбора проб (ст.) 1 и 2 располагались в верхнем течении реки, ст. 3 и 4 – в среднем течении, ст. 5–13 – в нижнем течении. В районах расположения населенных пунктов находились: ст. 1 (дер. Белица, 560 человек), ст. 2 (г. Мосты, 16 тыс. человек), ст. 3 (г. Гродно, 371 тыс. человек), ст. 4 (г. Каунас, 290 тыс. человек), ст. 5 (г. Юрбаркас, 13 тыс. человек), ст. 6 (г. Смалининкай, 600 человек), ст. 7 (пос. Неманское, 700 человек), ст. 10, 11 (г. Неман, 11 тыс. человек), ст. 13 (пос. Русне, 1600 человек). В районах с минимальной хозяйственной деятельностью на удалении от населенных пунктов размещались ст. 8, 9, 12. Станция 8 соответствовала расположению проектируемого выпуска сбросных вод БТАЭС (в период исследований строительные работы не осуществлялись). Всего было собрано, обработано и проанализировано 198 проб зоопланктона.

Таблица 1. Гидрографические параметры разных участков течения р. Неман

Участок реки	Скорость течения, м/с	Ширина, м	Глубина, м
Верхнее течение	0.5–0.6	35–45	1.5
Среднее течение	0.7	185	2.5
Нижнее течение	0.1	400–600	7.0



Рис. 1. Расположение станций отбора проб на территории трех государств (А) и в районе 30 км зоны БТАЭС (Б)

Fig. 1. Location of sampling stations in the territory of three states (A) and in the 30 km zone of the BtNPP (B)

Методы

Пробы отбирали на глубине до 0.5 м, процеживая 50–150 л воды через газ с размером ячеек 64 мкм. В качестве фиксатора использовался 70-процентный этиловый спирт. Камеральная обработка выполнялась по стандартной методике (Методика..., 1975) с использованием соответствующих определителей (Боруцкий и др.; 1991, Кутикова, 1970; Определитель..., 2010). Зоопланктон оценивали по таксономическому составу, численности (N), биомассе (B) и доле таксономических групп в общей численности и биомассе. Видовое разнообразие сообществ определяли по информационному индексу Шеннона – Уивера, рассчитанному по численности (H_N) и биомассе (H_B) зоопланктона (Песенко, 1982; Shannon, Weaver, 1963). Оценку сапробности проводили по индексу сапробности Пантле и Букка в модификации Сладечека (S) (Sladecsek, 1973). Для оценки трофического статуса водоема использовали фаунистический коэффициент трофности Мязметса (E) (Мязметс, 1980). Доминантные виды выделяли по относительной численности и биомассе, принимая за нижнюю границу доминирования обилие $\geq 10\%$. Для количества видов, численности и биомассы зоопланктона рассчитывали среднее арифметическое и ошибку среднего по каждой

станции в каждый сезон исследований, а также по каждому сезону за каждый год исследований. Оценку достоверности различий определяли по критерию Стьюдента ($p \leq 0.05$). Также был проведен корреляционный анализ зависимости показателей зоопланктона от температуры воды и скорости течения в разные сезоны.

Результаты

Одним из важнейших абиотических факторов, воздействующих на гидробиоценоз, является температура воды и ее сезонная динамика. Учитывая, что после ввода в эксплуатацию БТАЭС р. Неман будет испытывать тепловое воздействие сбросных вод, было проведено исследование фонового температурного режима реки. По нашим наблюдениям, средняя температура воды в прибрежной части р. Неман (табл. 2) в весенние периоды варьировала от $9.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$ в апреле 2016 г. до $19.8 \pm 0.2^\circ\text{C}$ в мае 2013 г. В летние периоды средняя температура воды была минимальна в июне 2014 г., составляя $18.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$, а наибольших значений достигала в июне 2016 г. – $23.6 \pm 0.3^\circ\text{C}$. В сентябре средняя температура воды варьировала от $15.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ в 2012 г. до $19.9 \pm 0.1^\circ\text{C}$ в 2016 г., в октябре – от $6.5 \pm 0.1^\circ\text{C}$ в 2016 г. до $12.4 \pm 0.3^\circ\text{C}$ в 2014 г.

Таблица 2. Изменение температуры воды в прибрежной части р. Неман

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Сентябрь	Октябрь
2012	–	17.3±0.4	–	–	15.5±0.3	–
2013	–	19.8±0.2	20.9±0.1	20.1±0.5	–	10.5±0.2
2014	9.1±0.2	17.0±0.1	18.0±0.1	19.9±0.3	–	12.4±0.3
2015	–	14.1±0.3	–	20.4±0.6	15.6±0.3	8.4±0.1
2016	9.0±0.1	16.9±0.4	23.6±0.3	21.5±0.3	19.9±0.1	6.5±0.1
2017	–	–	17.8±0.4	19.5±0.2	16.6±0.1	11.1±0.2

Примечание: прочерк – исследования не проводились.

В зоопланктоне р. Неман обнаружен 81 таксон видового и подвидового рангов (табл. 3). Сообщество планктонных беспозвоночных представлено обычными для водоемов Северо-Запада России видами, среди которых коловраток (Rotifera) – 36, веслоногих (Copepoda) – 13, ветвистоусых

ракообразных (Cladocera) – 32 вида и под-вида. Всеветное распространение имели 62.0 % видов, к числу широко распространенных в Голарктике принадлежало 19.0 % видов, доля палеарктических видов составляла 12.7 %, европейских – 6.3 %.

Таблица 3. Таксономический состав зоопланктона р. Неман

Таксон	Годы исследований					
	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Коловратки (Rotifera)						
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+	+	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	+	+	+	+	+
<i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885	–	–	–	–	+	–
<i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1766	–	+	+	+	+	+
<i>B. c. amphiceros</i> Ehrenberg, 1838	–	+	–	–	–	–
<i>B. c. spinosus</i> Wierzejski, 1891	+	+	+	+	+	+
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	–	+	–	+	+	–
<i>B. leydigii rotundus</i> Rousselet, 1907	+	–	–	–	–	+
<i>B. l. tridentatus</i> Zernov, 1901	–	–	–	–	+	–
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	+	+	+	+	+
<i>B. qu. ancylognathus</i> Schmarda, 1859	–	–	–	–	+	+
<i>B. qu. cluniorbicularis</i> Skorikov, 1894	–	+	+	–	+	+
<i>B. urceus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	+	+	+	–
<i>Eosphora ehrenbergi</i> Weber, 1918	–	–	–	–	+	–
<i>Eothinia elongata</i> (Ehrenberg, 1832)	–	+	–	–	+	+

Таблица 3. Продолжение

Таксон	Годы исследований					
	2012	2013	2014	2015	2016	2017
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+	+	+	+	+
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+	+	+	+	+	+
<i>F. maior</i> (Colditz, 1914)	–	–	–	–	+	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+	+	+	+	+	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+	+	+
<i>K. c. tecta</i> (Gosse, 1851)	–	+	–	+	+	–
<i>K. quadrata</i> O.F. Müller, 1786	+	+	+	+	+	+
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	–	+	+	–	+	+
<i>L. luna</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	–	+	+	+
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	+	+	+
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	–	–	–
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	–	+	+	–	+	+
<i>Platytias patulus</i> (O.F. Müller, 1786)	+	–	–	–	–	–
<i>P. quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	–	–	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Jdelson, 1925	+	+	+	+	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	–	–	–	–	–	+
<i>Rotaria rotatoria</i> Pallas, 1766	–	–	–	–	+	–
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	–	+	+	–	+	+
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	+	–	–	+	+	+
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	–	+	–	–	+	–
<i>Trichotria pocillum</i> (O.F. Müller, 1766)	+	+	+	+	+	+
Веслоногие ракообразные (Copepoda)						
<i>Cyclops scutifer</i> G.O. Sars, 1863	–	+	–	–	–	–
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	+	–	+	–	+	–
<i>C. vicinus</i> Ulyanin, 1875	–	+	+	+	+	+
<i>Eucyclops macrurus</i> (G.O. Sars, 1863)	+	+	–	–	+	–
<i>Eu. serrulatus</i> (Fischer, 1851)	–	+	–	+	+	+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (G.O. Sars, 1863)	–	–	+	+	+	–

Таблица 3. Продолжение

Таксон	Годы исследований					
	2012	2013	2014	2015	2016	2017
<i>Eu. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	–	+	+	–	+	+
<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe, 1887)	–	–	–	–	–	+
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	–	+	+	–	+	–
<i>Paracyclops affinis</i> (G.O. Sars, 1863)	–	–	+	–	+	+
<i>P. fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	–	+	–	–	+	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (G.O. Sars, 1863)	–	+	+	+	+	+
Ветвистоусые ракообразные (Cladocera)						
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	–	+	–	+	+	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1776)	–	+	+	+	–	+
<i>Al. rectangula</i> (G.O. Sars, 1861)	–	+	+	+	+	+
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1853)	–	–	–	–	+	–
<i>Al. nana</i> (Baird, 1843)	–	–	+	–	+	+
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig, 1860)	+	–	–	–	+	–
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+	+
<i>B. coregoni</i> Baird, 1857	–	+	+	–	+	+
<i>B. crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	+	–	–	–	–	–
<i>B. longispina</i> Leydig, 1860	–	–	–	–	–	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> G.O. Sars, 1862	+	+	+	+	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+
<i>Daphnia cristata</i> G.O. Sars, 1861	+	–	+	–	+	+
<i>D. cucullata</i> G.O. Sars, 1862	+	+	+	+	+	+
<i>D. galeata</i> G.O. Sars, 1864	+	+	+	+	+	+
<i>D. longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	–	+	–	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	–	+	+	+	+	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	+	–	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1848)	–	–	–	–	+	–
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1878	–	–	–	–	+	–

Таблица 3. Продолжение

Таксон	Годы исследований					
	2012	2013	2014	2015	2016	2017
<i>Il. sordidus</i> (Liévin, 1848)	–	+	–	+	+	+
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+	+	+	–	+	+
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler, 1863)	–	–	–	–	+	–
<i>Macrothrix rosea</i> (Jurine, 1820)	–	–	–	+	+	+
<i>Moina macrocopa</i> (Straus, 1820)	–	+	–	–	+	–
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	–	+	+	+	+	+
<i>P. striatus</i> Schoedler, 1863	–	–	–	–	+	–
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	–	–	–	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	+	–	–	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> O.F. Müller, 1776	–	+	+	+	+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	–	+	–	+	+	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	+	+	–	+
Всего Rotifera	15	21	17	18	30	25
Всего Copepoda	3	9	8	5	11	7
Всего Cladocera	9	18	17	16	26	23
Сумма	27	48	42	39	67	55

Наибольшее таксономическое богатство зоопланктона было зарегистрировано весной (табл. 4). Летом относительно весеннего периода величина этого показателя снижалась в среднем в 1.3 раза, осенью – в 2.2 раза. Максимальные значения численности зоопланктона также обнаруживались весной (табл. 4, рис. 3), что связано с преобладанием в сообществе мелких коловраток. Развитие в летний период ветвистоусых ракообразных способствовало увеличению биомассы зоопланктона. В осенние периоды наблюдались минимальные значения количественных показателей планктонных беспозвоночных.

В межгодовом ряду наблюдений преобладающей по численности группой беспозвоночных в зоопланктоне были коловратки (рис. 2), их доля в общей численности варьировала от 47.6 ± 3.9 до 73.9 ± 3.5 %. Доля ветвистоусых ракообразных в общей численности зоопланктона была наименьшей. Тем не менее по биомассе эти беспозвоночные

занимали лидирующее положение – от 38.6 ± 8.3 до 57.9 ± 4.4 %. Ежегодно от весеннего периода к осеннему наблюдалось сокращение доли коловраток в общей численности и биомассе сообщества за счет увеличения доли веслоногих и ветвистоусых ракообразных.

В течение 6 лет наблюдений доминирующими по численности ежегодно были коловратки *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* и ювенильные особи веслоногих ракообразных. В весенний период 2014 и 2016 гг. регистрировалось массовое развитие коловраток *Polyarthra dolichoptera*; в летний период 2014 г. – ветвистоусых *Daphnia cristata* и *D. cucullata*, осенью 2014 г. – *Bosmina longirostris*. В летний период 2015 г. массово развивались коловратки *Brachionus quadridentatus*, весной 2017 г. среди доминантов зарегистрирована *Asplanchna priodonta*.

По биомассе ежегодно доминировали

Таблица 4. Сезонная динамика показателей зоопланктона р. Неман в среднем за 2012–2017 гг.

Ст.	Количество видов и подвидов в пробе			Численность, тыс. экз./м³			Биомасса, г/м³		
	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень	Весна	Лето	Осень
Верхнее течение									
1	–	6.8±	3.5±	–	1.4±	0.8±	–	0.006±	0.009±
		1.3	0.5		0.6	0.6		0.004	0.007
2	–	10.0±	6.5±	–	3.8±	1.1±	–	0.016±	0.026±
		3.0	2.5		2.0	1.0		0.008	0.025
Среднее течение									
3	–	17.3±	10.5±	–	44.5±	18.9±	–	1.283±	0.068±
		4.3	5.5		27.4	18.8		1.054	0.067
4	11.5±	7.6±	4.7±	13.0±	7.9±	1.6±	0.031±	0.045±	0.026±
	1.7	2.0	0.8	6.1	5.1	0.5	0.009	0.013	0.020
Нижнее течение									
5	14.0±	12.4±	7.3±	23.0±	9.6±	1.3±	0.064±	0.089±	0.018±
	2.3	2.2	1.5	7.2	7.0	0.7	0.019	0.047	0.011
6	15.4±	9.6±	5.5±	19.1±	9.0±	0.8±	0.093±	0.150±	0.007±
	2.6	3.0	0.8	4.4	5.1	0.5	0.037	0.093	0.003
7	13.4±	10.0±	7.0±	44.5±	3.2±	0.9±	0.198±	0.043±	0.012±
	2.0	1.8	1.5	15.6	0.9	0.4	0.078	0.028	0.004
8	15.6±	10.7±	5.4±	121.2±	18.1±	0.6±	0.299±	0.309±	0.004±
	3.0	2.2	0.9	84.1	14.6	0.2	0.099	0.283	0.001
9	12.8±	11.0±	4.9±	40.2±	16.5±	0.5±	0.290±	0.199±	0.005±
	1.9	2.1	0.8	24.0	12.7	0.1	0.138	0.180	0.002
10	10.7±	11.5±	5.9±	25.6±	13.1±	0.4±	0.156±	0.158±	0.003±
	1.5	2.1	1.5	14.7	11.0	0.1	0.084	0.143	0.001
11	14.2±	10.4±	6.5±	60.3±	10.5±	0.7±	0.111±	0.208±	0.005±
	3.3	1.5	1.1	43.7	7.9	0.2	0.070	0.135	0.002
12	13.2±	8.3±	5.8±	26.1±	3.9±	0.6±	0.134±	0.072±	0.013±
	1.7	1.7	1.9	8.5	2.0	0.2	0.076	0.044	0.007
13	16.0±	15.2±	8.0±	41.0±	20.3±	0.5±	0.248±	0.380±	0.007±
	3.1	1.9	1.5	15.1	14.6	0.1	0.136	0.249	0.003

Примечание: прочерк – исследования не проводились.

коловратки *Euchlanis dilatata* и копеподиты циклопов. Кроме того, в разные годы исследований доминировали *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Asplanchna priodonta*, *Eudiaptomus graciloides*. В летний период 2013 г. также доминировала *Diaphanosoma brachyurum*, осенью 2013 г. – *Alona rectangula*. Летом 2014 г. среди доминирующих по биомассе видов встречалась *Daphnia cristata*; в осенние периоды 2014 и 2017 гг. – *Cyclops vicinus*. В летний период 2015 г. в комплекс доминирующих видов входила коловратка *Brachionus quadridentatus*. Летом 2016 г. доминировала *Synchaeta pectinata*, летом и осенью 2017 г. – *Thermocyclops oithonoides*.

В разные годы наблюдений среднее количество видов в пробе варьировало от 3.2 ± 0.4 до 18.6 ± 1.1. Наибольшего таксономического богатства зоопланктон достигал в 2016 г., когда количество таксонов планктонных беспозвоночных увеличивалось в среднем более чем в 1.5 раза по сравнению с предыдущими годами исследований (Кулаков и др., 2014, 2016). Наибольшие значения численности также наблюдались в 2016 г., когда по сравнению с предыдущими годами исследований численность в среднем увеличивалась в 4 раза, составляя 30.419 ± 10.298 тыс. экз./м³. Наибольшие значения биомассы планктонных беспозвоночных регистрировались в 2017 г. (в среднем 0.344 ± 0.136 г/м³),

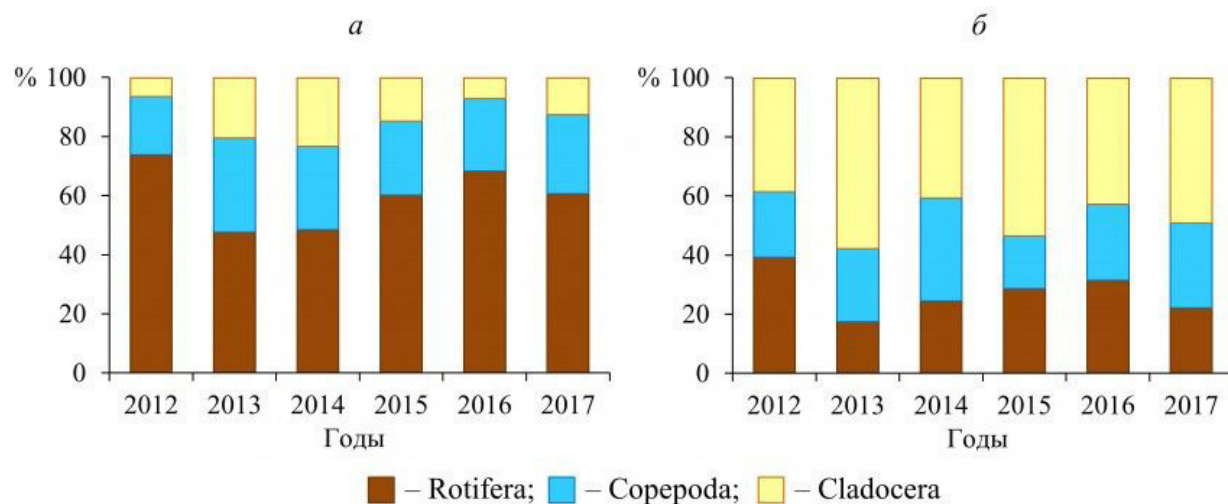


Рис. 2. Межгодовая динамика относительной численности (а) и биомассы (б) таксономических групп зоопланктона р. Неман

Fig. 2. Interannual dynamics of the relative abundance (а) and biomass (б) of the taxonomic groups of zooplankton of the Neman River

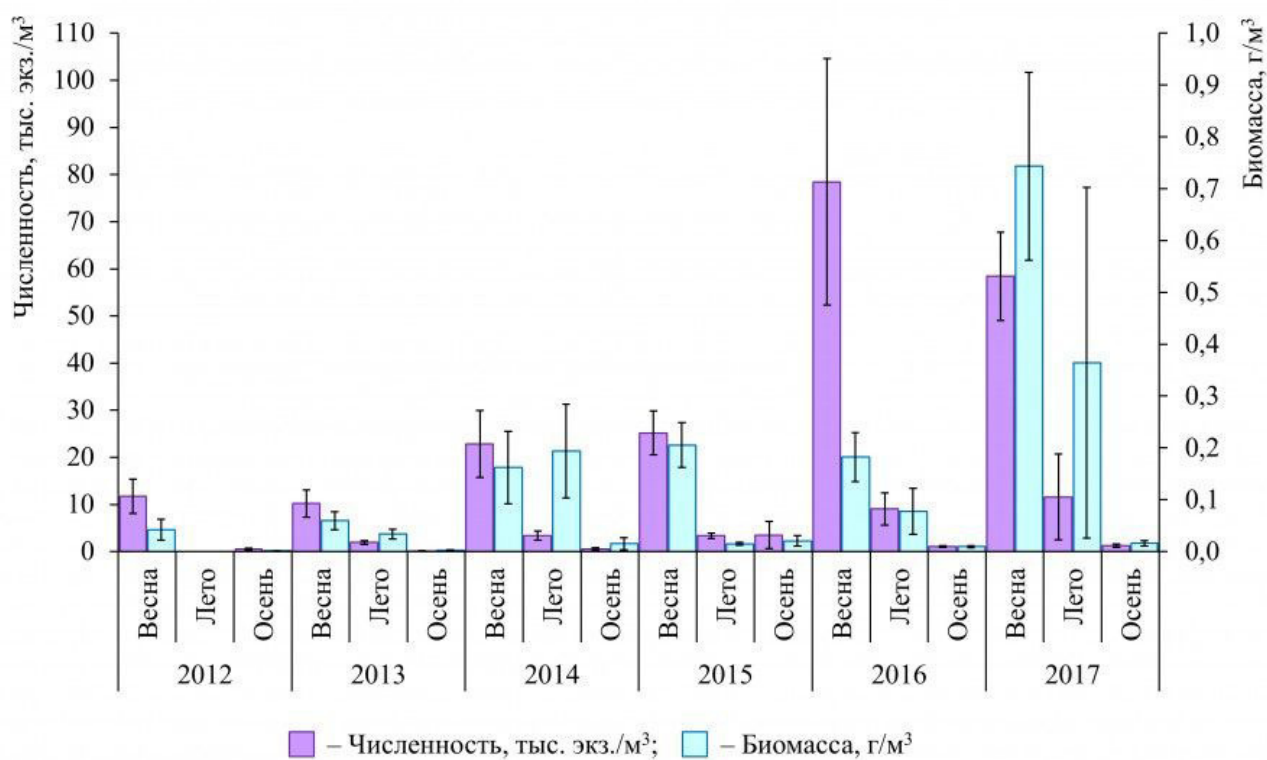


Рис. 3. Динамика количественных показателей зоопланктона р. Неман

Fig. 3. Dynamics of abundance and biomass of zooplankton of the Neman river

в 5 раз превышая среднегодовые значения данного показателя за предыдущие периоды исследований (рис. 3). Таксономическое богатство зоопланктона достигало максимума в весенние периоды (табл. 4) – в среднем до 13.6 ± 0.7 вида в пробе, летом величина этого показателя снижалась до 10.8 ± 0.6 , а осенью – до 6.1 ± 0.4 . Наибольшие значения количественных показателей зоопланктона обнаруживались в районе будущего выпуска сбросных вод БТАЭС и ниже по течению реки.

Увеличение численности и биомассы в 2016 и 2017 гг. происходило благодаря развитию организмов – индикаторов эвтрофных условий – мелких коловраток рода *Keratella* и ракообразных *Bosmina longirostris*, что свидетельствовало об усилении эвтрофирования водотока (Андроникова, 1996), возможно, связанного с увеличением в 2016 г. поголовья крупного рогатого скота на животноводческих хозяйствах Калининградской области.

Значения индекса Шеннона – Уивера, определенного по численности (H_N) и биомассе (H_B) зоопланктона, в период исследований варьировали от 1.9 ± 0.2 до 2.5 ± 0.1 бит. Средние величины коэффициента трофности Мяэметса свидетельствовали о снижении трофического уровня вод р. Неман от весеннего ($E = 16.4 \pm 1.3$) и летнего периода ($E = 14.2 \pm 2.7$) к осеннему ($E = 3.6 \pm 0.4$) – от гиперэвтрофных до эвтрофных условий. Максимальные значения данного коэффициента были зарегистрированы весной и летом в районе крупных населенных пунктов: Гродно ($E = 15.0 \pm 6.9$), Каунас ($E = 23.9 \pm 3.1$), Юрбаркас ($E = 20.2 \pm 3.7$), Неман ($E = 23.4 \pm 6.6$); наименьшие – осенью в районе г. Мосты ($E = 1.5 \pm 1.0$) и дер. Белица ($E = 1.3 \pm 0.7$). Значения индекса сапробности в среднем по станциям различались не существенно и составляли от 1.4 ± 0.1 до 1.8 ± 0.1 балла, что соответствует олигосапробной – β-мезосапробной зоне (условно-чистые – слабо загрязненные воды) (Sladečes, 1973).

Обсуждение

Зоопланктон р. Неман также исследовался сотрудниками Калининградского государственного технического университета (КГТУ) (Матвеева и др., 2012; Шибаев и др., 2016), выполнявшими отбор проб в Калининградской области на участке р. Неман от пос. Неманское до г. Неман в период с 2009 по 2015 г. ежемесячно и круглогодично. В 156 пробах зоопланктона было обнаружено 85 таксо-

нов, определенных до уровня видов и подвидов, что сопоставимо с результатами наших исследований (см. табл. 3). Наименьшее видовое разнообразие планктонных беспозвоночных было характерно для зимнего периода, особенно для февраля, когда большая часть реки покрыта льдом. Зимний зоопланктон формировали эвритермные виды, среди которых основу сообщества составляли *Keratella quadrata*, *Bosmina longirostris*, а также взрослые и неполовозрелые особи *Eudiaptomus gracilis*.

В исследованиях КГТУ, как и в наших исследованиях, в конце весны регистрировался пик численности и биомассы зоопланктона, связанный с интенсивным развитием коловраток. Увеличение таксономического богатства и численности зоопланктона в весенние периоды происходило, вероятно, в связи с поступлением в водоток дополнительных биогенных веществ, смываемых из поймы во время паводка, что создавало благоприятные условия для развития планктонных организмов.

В сезонной динамике показателей зоопланктона р. Неман сотрудниками КГТУ был зарегистрирован также второй пик численности и биомассы, приходящийся на август (Шибаев и др., 2016). Этот пик нами не регистрировался, поскольку в августе мы не имели возможности отбирать пробы. Второй пик в годовом развитии зоопланктона был связан с массовым развитием ветвистых ракообразных. В этот период температура воды в реке, как правило, превышала 20°C , течение замедлялось и развивалась прибрежно-водная растительность, что способствовало интенсивному формированию теплолюбивых и фитофильных видов, представленных в основном ракообразными *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Mesocyclops leuckarti*, коловратками рода *Brachionus* и *Euchlanis dilatata*.

Сезонные изменения показателей зоопланктона на разных участках течения реки имели некоторые отличия. Наибольшее таксономическое богатство регистрировалось в нижнем течении в весенний период – 13.9 ± 0.6 вида в пробе, наименьшее – в верхнем течении осенью (5.0 ± 1.5 вида в пробе). Численность достигала максимальных величин также в нижнем течении в весенний период, составляя в среднем 44.6 ± 10.5 тыс. экз./м³ (рис. 4). Наибольшие значения биомассы регистрировались летом в среднем течении реки – 0.664 ± 0.619 г/м³. Минимум

количественных показателей зоопланктона был характерен для верхнего течения реки во все сезоны года, где численность варьи-

ровала от 1.0 ± 0.2 до 2.6 ± 2.1 тыс. экз./м³, биомасса – от 0.011 ± 0.005 до 0.017 ± 0.009 г/м³ (рис. 4).

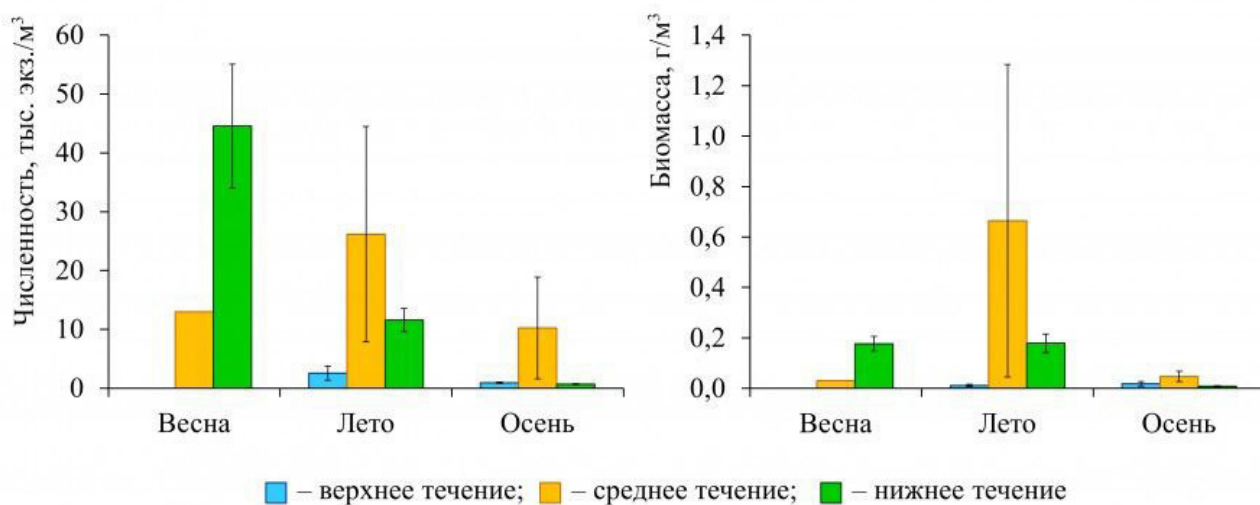


Рис. 4. Сезонная динамика количественных показателей зоопланктона на разных участках течения р. Неман

Fig. 4. Seasonal dynamics of abundance and biomass of zooplankton in different sections of the Neman River

Корреляционный анализ (табл. 5) зависимости количества видов зоопланктона от температуры воды показал очень слабую положительную корреляцию ($r = 0.3$), за исключением июня, когда корреляция была очень слабой отрицательной ($r = -0.2$), и октября, когда наблюдалась сильная отрицательная корреляция ($r = -0.7$). Зависимость общей численности и биомассы зоопланктона от

температуры воды имела очень слабую и слабую отрицательную корреляцию (r от -0.1 до -0.5), за исключением июля, когда корреляция была очень слабой положительной. В зависимости от скорости течения показатели зоопланктона на протяжении всего вегетационного периода имели очень слабую и слабую отрицательную корреляцию (r от -0.1 до -0.4).

Таблица 5. Коэффициенты корреляции (r) между показателями зоопланктона и параметрами среды

Месяц	Температура воды			Скорость течения		
	Количество видов	Общая численность	Общая биомасса	Количество видов	Общая численность	Общая биомасса
Апрель	0,3	-0,2	-0,1	-0,3	-0,2	-0,2
Май	0,3	-0,1	-0,2	-0,1	-0,1	-0,3
Июнь	-0,2	-0,5	-0,5	-0,4	-0,1	-0,2
Июль	0,3	0,3	0,2	-0,1	-0,2	-0,1
Сентябрь	0,3	-0,2	-0,2	-0,2	-0,1	-0,1
Октябрь	-0,7	-0,5	-0,1	-0,2	-0,1	-0,1

Показатели зоопланктона на станциях, расположенных в районах крупных населенных пунктов (численность населения больше 10 тыс. человек), и в районах, где хозяйственная деятельность была минимальной или отсутствовала, не имели достоверных отличий. Исключение составляла биомасса, значения которой в весенние периоды на станциях в районе крупных населенных пунктов были достоверно ниже, чем на станциях с минимальным антропогенным воздействием (табл. 6). Тем не менее на станциях

в районах с минимальной хозяйственной деятельностью в весенние периоды наблюдалось увеличение количества видов, численности и биомассы зоопланктона, летом и осенью численность и биомасса зоопланктона была выше на станциях, расположенных вблизи от крупных населенных пунктов. Зависимость показателей зоопланктона от численности населения близлежащих населенных пунктов имела очень слабую отрицательную корреляцию (r от -0.1 до -0.3).

Таблица 6. Сезонная динамика показателей зоопланктона р. Неман в зависимости от степени антропогенного воздействия в среднем по станциям за период с 2012 по 2017 г.

Показатель	Сезон	Воздействие хозяйственной деятельности человека	
		Минимум или отсутствие	Станции в районе городов
Количество видов	Весна	14.2±0.5	11.1±2.0
	Лето	10.3±1.0	10.0±1.9
	Осень	5.9±0.6	5.9±1.1
Численность, тыс. экз./м ³	Весна	54.6±13.8	25.8±6.6
	Лето	9.6±3.1	14.0±5.2
	Осень	0.7±0.1	3.4±2.6
Биомасса, г/м ³	Весна	0.234±0.025	0.080±0.019*
	Лето	0.146±0.057	0.284±0.168
	Осень	0.011±0.003	0.018±0.009

Примечание: * – достоверные различия ($p \leq 0.05$).

Для рационального использования водных ресурсов проектом БТАЭС предусмотрена оборотная система технического водоснабжения с мокрыми градирнями. Для компенсации потерь воды в охладительных устройствах, а также для продувки системы водоснабжения будет осуществляться забор подпиточной воды из р. Неман с последующим сбросом в нее продувочных вод, которые будут отводиться по подземному водоводу протяженностью 11 км.

По результатам гидродинамического моделирования участка р. Неман, находящегося в зоне потенциального воздействия БТАЭС (Лунева и др., 2014), установлено, что температура сбросных вод в разные сезоны года будет превышать температуру речной воды на 0.8–1.9 °C (в среднем за год – на 1.3 °C). Это вписывается в естественные колебания температуры воды в водотоке, составляющие в межгодовом ряду наблюдений в сред-

нем 2.0–5.9 °C (см. табл. 2). В связи с этим температурное воздействие БТАЭС на гидробионтов будет минимальным или вовсе отсутствовать. Использование рассеивающих насадок обеспечит эффективное смешение природных и технических вод уже вблизи водовыпуска (Лунева и др., 2014).

Таким образом, при эксплуатации БТАЭС не следует ожидать сильного угнетающего теплового воздействия на гидробионтов даже в зоне, примыкающей к водосбросу. Основным фактором воздействия на зоопланктон будет травмирование и непосредственная гибель организмов в воде, забираемой в системы охлаждения (Мордухай-Болтовской, 1975). Накопление ниже водосброса мертвых животных и превращение их в детрит будет способствовать повышению трофности водоема (Куликов и др., 1978; Тимофеев, Бардан, 1995).

Заключение

Зоопланктон р. Неман имел богатый видовой состав с высокой численностью отдельных видов, среди которых массового развития достигали коловратки, мелкие ветвистоусые и науплиусы веслоногих ракообразных. Высокая численность этих мелко-размерных животных не обуславливала высоких значений биомассы.

Наибольшие величины количественных показателей планктонных беспозвоночных наблюдались в весенний период, что может быть связано с разливом реки и образованием благоприятных условий для формирования временных сообществ в водах затопленной поймы, а также поступлением биогенных веществ в реку во время весеннего паводка, способствовавших развитию кормовых объектов зоопланктона. В середине лета и осенью, при снижении уровня воды и уменьшении концентрации биогенных веществ, в водотоке наблюдалось значительное сокращение численности и биомассы планктонных организмов.

Исследованный водоток испытывал постоянную антропогенную нагрузку, свя-

занную со стоком с сельскохозяйственных территорий, животноводческих хозяйств и поступлением загрязняющих веществ от точечных источников – мелких и крупных населенных пунктов. В связи с возрастающим антропогенным прессом в ряду межгодовых наблюдений прослеживалось усиление эвтрофирования вод р. Неман и ухудшение их качества. Наибольшая степень трофности и развитие организмов-индикаторов эвтрофных условий обнаруживалось в районах городов Гродно, Каунас, Юрбаркас и Неман.

В период исследований строительные работы, осуществлявшиеся на площадке БТАЭС, фактически не оказывали влияния на водоток. Однако после ввода атомной электростанции в эксплуатацию на зоопланктон р. Неман в основном будет воздействовать механический фактор в зоне прямого влияния водозаборных устройств, а температурный фактор будет сведен к минимуму. Таким образом, материалы наших исследований характеризуют фоновое состояние зоопланктона р. Неман и могут быть использованы в будущем для анализа возможного воздействия БТАЭС на речной гидробиоценоз.

Библиография

- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука, 1991. 503 с.
- Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 3. Белорусская ССР. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 667 с.
- Государственный водный кадастр. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 8. Литовская ССР и Калининградская область РСФСР. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 88 с.
- Государственный водный кадастр. Основные гидрологические характеристики. Т. 4. Прибалтийский район, Литовская ССР и Калининградская область РСФСР. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 256 с.
- Кулаков Д. В., Верещагина Е. А., Макушенко М. Е., Лунева Е. В. Зоопланктон и гидрохимические условия трансграничной реки Неман в период строительства Балтийской АЭС // Вода: химия и экология. 2016. № 6. С. 46–55.
- Кулаков Д. В., Макушенко М. Е., Верещагина Е. А., Лунева Е. В. Зоопланктон и зообентос р. Неман в районе строящейся Балтийской АЭС // Вода: химия и экология. 2014. № 11. С. 70–76.
- Куликов Н. В., Ожегов Л. Н., Чеботина М. Я., Боченин В. Ф. Накопление радионуклидов пресноводными гидробионтами при разной температуре воды // Проблемы радиоэкологии водоемов-охладителей атомных электростанций. Свердловск, 1978. С. 65–69.
- Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лунева Е. В., Синдаловский Л. Н., Румынин В. Г. Прогноз теплового воздействия сбросных вод Балтийской АЭС в период эксплуатации на основе численной гидродинамической модели р. Неман // Известия КГТУ. 2014. № 32. С. 63–73.
- Матвеева Е. П., Масюткина Е. А., Шибаева М. Н. Характеристика зоопланктонного сообщества трансграничной реки Неман на территории Калининградской области // Известия КГТУ. 2012. № 24. С. 103–110.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов // Экология организмов водохранилищ-охладителей: Тр. Ин-та биол. внутр. вод. Л.: Наука, 1975. Вып. 27 (30). С. 7–69.
- Мяэметс А. Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука,

1980. С. 54–64.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с.

Погребов В. Б., Рябова В. Н., Громова Г. В., Лутова Е. В. Планктонные организмы как биологические индикаторы нарушений температурных характеристик водной среды (на примере планктона побережья Финского залива) // Биологическая индикация в антропоэкологии. Л.: Наука, 1984. С. 126–132.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Прибалтийский район, Литовская ССР и Калининградская область. Л.: Гидрометеиздат, 1967. Т. 4. Вып. 3. 507 с.

Рыбохозяйственный кадастр трансграничных водоемов России (Калининградская область) и Литвы. Калининград: Изд-во «ИП Мишуткина», 2008. 200 с.

Тимофеев С. Ф., Бардан С. И. Влияние Кольской АЭС на сообщество коловраток озера Имандра в летний период // Экология. 1995. № 5. С. 407–408.

Шибаетов С. В., Соколов А. В., Шибаетова М. Н., Лунева Е. В., Новожилов О. А., Масюткина Е. А., Макушенко М. Е., Ланге Е. К. Характеристика фонового состояния биоты реки Неман в зоне возможного воздействия Балтийской АЭС (Калининградская область) // Известия КГТУ. 2016. № 42. С. 59–86.

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

Sladeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Vol. 7. P. 1–218.

Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам Санкт-Петербургского отделения Института геоэкологии РАН, принимавшим участие в организации полевых работ и отборе проб. Работа поддержана проектом СПбГУ 3.19.6.2016.

SEASONAL AND INTERANNUAL CHANGES OF THE ZOOPLANKTON OF THE NEMAN RIVER

KULAKOV

Dmitry Vladimirovich

*Institute of Geoecology named by E. M. Sergeeva of RAS,
dvkulakov@mail.ru*

Key words:

Zooplankton
abundance
biomass
Baltic nuclear power
plant
Neman river.

Summary: In the zooplankton of the Neman River (a projected receiver of waste waters of the Baltic Nuclear Power Plant) 81 taxons of the species and the subspecies range were identified. Annually rotifers (up to $73,9 \pm 3,5$ % in the community) were the dominant group of invertebrates in the community presented mainly by such species as *Euchlanis dilatata*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*. Cladocera dominated by biomass (up to $57,9 \pm 4,4$ %), among them *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris* and *Chydorus sphaericus* reached the greatest development. The maximum values of abundance (N) and biomass (B) of zooplankton were recorded in spring ($N = 30,419 \pm 10,298$ thousand examples/ m^3 , $B = 0,344 \pm 0,136$ g/ m^3), which may be associated with the increased productivity of hydrobiocenosis. It was caused by the flow of biogenic substances into the river during spring floods and the creation of favorable conditions for the formation of temporary zooplankton communities in the floodplain waters. In summer and autumn, when the water level and concentration of nutrients decreases, the quantitative indicators of planktonic invertebrates reduce. In the course of long-term observations the increase in the number and biomass of zooplankton, and the trophicity of the watercourse was revealed. It was connected with the growth of the nutrient load associated with water run-off from agricultural areas and the flow of pollutants in the areas of human settlements. Water in the Neman River corresponded to the β -mesosaprobic zone. The trophic water status varied from spring to autumn from prevailing hypereutrophic conditions to eutrophic and mesotrophic ones. The highest degree of trophicity was registered in the vicinity of such cities as Grodno, Kaunas, Jurbarkas and Neman.

Reviewer: A. V. Krylov

Received on: 01 March 2017

Published on: 30 June 2018

References

- Andronikova I. N. Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic types. SPb.: Nauka, 1996. 189 p.
- Basic hydrological characteristics. T. 4. Pribaltiyskiy rayon, Litovskaya SSR i Kaliningradskaya oblast' RSFSR. L.: Gidrometeoizdat, 1988. 256 p.
- Boltovskoy F. D. The problem of the influence of thermal and nuclear power plants on the hydrobiological regime of water bodies, *Ekologiya organizmov vodohranilisch-ohladiately*: Tr. In-ta biol. vnutr. vod. L.: Nauka, 1975. Vyp. 27 (30). P. 7–69.
- Boruckiy E. V. Stepanova L. A. Kos M. S. Identification guide of Calanoida of fresh waters of the USSR. SPb.: Nauka, 1991. 503 p.
- Fishery cadastre of transboundary reservoirs of Russia (Kaliningrad region) and Lithuania. Kaliningrad: Izd-vo «IP Mishutkina», 2008. 200 p.
- Identification guide of fresh water zooplankton and zoobenthos in European Russia. T. 1. Zooplankton. M.: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2010. 495 p.
- Kulakov D. V. Makushenko M. E. Vereschagina E. A. Luneva E. V. Zooplankton and zoobenthos communities of the Neman river in the area Baltic NPP under construction, *Voda: himiya i ekologiya*. 2014. No. 11. P. 70–76.
- Kulakov D. V. Vereschagina E. A. Makushenko M. E. Luneva E. V. Zooplankton and hydrochemical parameters of transboundary river Neman during the construction period of Baltic Nuclear Power Plant, *Voda: himiya i ekologiya*. 2016. No. 6. P. 46–55.
- Kulikov N. V. Ozhegov L. N. Chebotina M. Ya. Bochenin V. F. Accumulation of radionuclides by freshwater hydrobionts at different water temperatures, *Problemy radioekologii vodoemov-ohladiately atomnykh elektrostanciy*. Sverdlovsk, 1978. P. 65–69.
- Kutikova L. A. Rotifera fauna of the USSR. L.: Nauka, 1970. 744 p.

- Long-term data on the regime and resources of inland surface waters. T. 8. Litovskaya SSR i Kaliningradskaya oblast' RSFSR. L.: Gidrometeoizdat, 1987. 88 p.
- Long-term data on the regime and resources of surface waters of the land. T. 3. Belorusskaya SSR. L.: Gidrometeoizdat, 1985. 667 p.
- Luneva E. V. Sindalovskiy L. N. Rumynin V. G. Forecast of the thermal effect of waste waters from the Baltic NPP during its operation on the basis of the numerical hydrodynamic model of the Neman River, Izvestiya KGTU. 2014. No. 32. P. 63–73.
- Matveeva E. P. Masyutkina E. A. Shibaeva M. N. Characteristics of the zooplankton community of the transboundary Neman river in the territory of Kaliningrad region, Izvestiya KGTU. 2012. No. 24. P. 103–110.
- Method of study of biogeocenosis in inland waterbodies. M.: Nauka, 1975. 240 p.
- Myaemets A. H. Changes in zooplankton, Antropogennoe vozdeystvie na malye ozera. L.: Nauka, 1980. P. 54–64.
- Pesenko Yu. A. Principles and methods of quantitative analysis in faunistic researches. M.: Nauka, 1982. 286 p.
- Pogrebov V. B. Ryabova V. N. Gromova G. V. Lutova E. V. Planktonic organisms as biological indicators of disturbances in the temperature characteristics of the aquatic environment (on the example of the plankton of the Gulf of Finland coast), Biologicheskaya indikaciya v antropoekologii. L.: Nauka, 1984. P. 126–132.
- SR. Resources of surface waters of the USSR. The Baltic region, the Lithuanian SSR and the Kaliningrad region. L.: Gidrometeoizdat, 1967. T. 4. Vyp. 3. 507 p.
- Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, 1963. 117 p.
- Shibaev S. V. Sokolov A. V. Shibaeva M. N. Luneva E. V. Novozhilov O. A. Masyutkina E. A. Makushenko M. E. Lange E. K. Characteristics of the background state of the biota of the Neman River in the zone of possible impact of the Baltic NPP (Kaliningrad Region), Izvestiya KGTU. 2016. No. 42. P. 59–86.
- Sladečec V. System of water quality from the biological point of view, Arch. Hydrobiol. 1973. Vol. 7. P. 1–218.
- Timofeev S. F. Bardan S. I. Influence of the Kola NPP on the rotifer community of Lake Imandra in summer, Ekologiya. 1995. No. 5. P. 407–408.



УДК 342.9

ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ПРАВА ПОСТОЯННОГО (БЕССРОЧНОГО) ПОЛЬЗОВАНИЯ ЛЕСНЫМ УЧАСТКОМ

ОЛЕНИНА

Татьяна Юрьевна

Петрозаводский государственный университет, Северный институт (филиал) в г. Петрозаводске Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Всероссийский государственный университет юстиции», tyolenina@mail.ru

Ключевые слова:

право постоянного (бессрочного) пользования лесным участком
лесной участок
лесное законодательство
Лесной кодекс
вещное право

Аннотация: Написание статьи обусловлено необходимостью актуализации совершенствования лесного законодательства России в части правового регулирования права постоянного (бессрочного) пользования лесным участком. Проблему составляет тот факт, что тема практически не исследована современной юридической наукой. В развитие идей устойчивого развития было введено новое право для юридических лиц – постоянного (бессрочного) пользования лесными участками, находящимися в государственной или муниципальной собственности. Целью работы является определение правовых основ права постоянного (бессрочного) пользования лесным участком. Объектом исследования выступает право юридических лиц постоянного (бессрочного) пользования лесным участком. Методы получения данных: современные общенаучные и специально юридические методы познания, в частности: анализ, синтез, системный, функциональный, формально-юридический метод, который состоит в определении юридических понятий, выявлении их признаков, социологический, анализа документов, исследования по лесному праву и другие. Новизну исследования составляет тот факт, что многие вопросы автором подвергнуты основательному научному анализу впервые и исследованы весьма детально. Действующее российское законодательство абсолютно не систематизировано в рассматриваемой сфере, а правоприменительная практика не очень распространена. В современных условиях с действующим российским законодательством в праве постоянного (бессрочного) пользования лесным участком нет никакой необходимости, и более оптимальным будет упразднить нормы о нем из лесного законодательства. Уже существующее право необходимо переоформить в договор аренды лесного участка или договор купли-продажи лесных насаждений. Юридическим лицам, которым сейчас предоставлено право постоянного (бессрочного) пользования лесным участком, в дальнейшем при переходе на договорную основу необходимо законодательно предусмотреть льготы по платежам или вообще освободить от их уплаты.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Д. В. Козлов

Рецензент: Л. В. Павлова

Получена: 18 декабря 2017 года

Подписана к печати: 25 июня 2018 года

Введение

Тема практически не изучена современной юридической наукой. Объектом исследования выступает право юридических лиц постоянного (бессрочного) пользования лесным участком. Актуальность исследования составляет постоянная модернизация лесного законодательства России. Цель исследования: определить правовые основы права постоянного (бессрочного) пользования лесным участком. Задачи исследования: определить нормы земельного, гражданского, лесного и иного законодательства, распространяющиеся на право постоянного (бессрочного) пользования лесным участком, сделать их анализ и предложения по их совершенствованию. Результаты: предложения по совершенствованию законодательства. Новизну исследования составляет тот факт, что многие вопросы автором подвергнуты основательному научному анализу впервые и исследованы весьма детально.

Материалы

Обзор действующего законодательства с использованием СПС «Консультант плюс» и современной литературы по теме исследования в декабре 2017 года.

Методы

Методы получения данных: современные общенаучные и специально юридические методы познания, в частности: анализ, синтез, системный, функциональный, формально-юридический метод, который состоит в определении юридических понятий, выявлении их признаков, социологический, анализа документов, исследования по лесному праву и другие.

Результаты

В современных условиях с действующим российским законодательством в праве постоянного (бессрочного) пользования лесным участком нет никакой необходимости, и более оптимальным будет даже не систематизировать нормы о нем, а вообще упразднить их из лесного законодательства. Тем самым новое право возникать не будет, а уже существующее необходимо переоформить в договор аренды лесного участка или договор купли-продажи лесных насаждений. Юридическим лицам, которым сейчас предоставлено право постоянного (бессрочного) пользования лесным участком, в дальнейшем при переходе на договорную основу необходимо законодательно предусмотреть льготы по платежам или вообще освободить от их уплаты.

В развитие идей устойчивого развития (Абанина, 2016) ЛК РФ 2006 г. ввел новое право для юридических лиц (далее по тексту – пользователи) – постоянного (бессрочного) пользования лесными участками, находящимися в государственной или муниципальной собственности (согласно части 2 статьи 71 ЛК РФ 2006 г.). При этом применяются нормы ЗК РФ, если иное не установлено ЛК РФ 2006 г. (часть 5 статьи 71).

Рассматриваемое право возникает и прекращается по основаниям и в порядке, которые предусмотрены гражданским законодательством, законодательством Российской Федерации о концессионных соглашениях, законодательством Российской Федерации о государственно-частном партнерстве, муниципально-частном партнерстве и земельным законодательством, Федеральным законом «Об особенностях предоставления гражданам земельных участков, находящихся в государственной или муниципальной собственности и расположенных на территориях субъектов Российской Федерации, входящих в состав Дальневосточного федерального округа, и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации», если иное не предусмотрено ЛК РФ (статья 9 ЛК РФ 2006 г.).

Согласно статье 216 ГК РФ право постоянного (бессрочного) пользования земельным участком является вещным правом.

В ЗК РФ, в частности, одна статья посвящена постоянному (бессрочному) пользованию земельным участком – 39.9, в которой предусматривается, что предоставление земельного участка, находящегося в государственной или муниципальной собственности, в указанное пользование осуществляется на основании решения уполномоченного органа. Кроме того, в ЗК РФ уточняется, кому именно предоставляются земельные участки исключительно, то есть кто может быть пользователем:

- 1) органы государственной власти и органы местного самоуправления;
- 2) государственные и муниципальные учреждения (бюджетные, казенные, автономные);
- 3) казенные предприятия;
- 4) центры исторического наследия президентов Российской Федерации, прекративших исполнение своих полномочий.

Необходимо отметить, что, исходя из данного перечня, иностранные юридические лица не могут быть пользователями.

ЛК РФ 2006 г., в свою очередь, определяет, для каких целей лесной участок передается в постоянное (бессрочное) пользование:

– заготовки древесины федеральными государственными учреждениями (часть 1 статьи 29.1);

– выращивания посадочного материала лесных растений (саженцев, семян) лесные участки предоставляются государственным учреждениям, муниципальным учреждениям (часть 3 статьи 39.1);

– осуществления научно-исследовательской деятельности, образовательной деятельности лесные участки предоставляются государственным учреждениям, муниципальным учреждениям (часть 2 статьи 40);

– осуществления рекреационной деятельности лесные участки предоставляются государственным учреждениям, муниципальным учреждениям (часть 4 статьи 41);

– переработки древесины и иных лесных ресурсов федеральными государственными учреждениями (часть 2.1 статьи 46).

Иные цели не предусматриваются, поэтому можно предположить, что перечень закрытый.

ЛК РФ 2006 г. не регламентирует необходимость подачи заявления заинтересованным юридическим лицом о предоставлении ему лесного участка на праве постоянного (бессрочного) пользования.

Между тем административным регламентом предоставления органом государственной власти субъекта Российской Федерации в области лесных отношений государственной услуги по предоставлению лесных участков в постоянное (бессрочное) пользование (далее – регламент) определяются необходимые документы, к которым относятся:

1) заявление о предоставлении в пределах земель лесного фонда лесного участка в постоянное (бессрочное) пользование;

2) копия документа, удостоверяющего полномочия представителя юридического лица, если с заявлением обращается представитель заявителя.

Порядок передачи лесного участка в постоянное (бессрочное) пользование осуществляется следующим образом. Уполномоченные органы государственной власти или органы местного самоуправления принимают решение о предоставлении лесного участка на праве постоянного (бессрочного) пользования (часть 1 статьи 71 ЛК РФ 2006 г.), представляют эту информацию в единую государственную автоматизированную информационную систему учета древесины и сделок с ней (части 6 и 12 статьи 50.6 ЛК РФ 2006 г.).

В ЛК РФ 2006 г. также ничего не говорится о регистрации права постоянного (бес-

срочного) пользования лесным участком, но по части 6 статьи 1 Федерального закона от 13.07.2015 N 218-ФЗ (ред. от 25.11.2017) «О государственной регистрации недвижимости» предусматривается, что государственной регистрации подлежат право собственности и другие вещные права на недвижимое имущество и сделки с ним. Аналогичная норма есть и в части 1 статьи 131 ГК РФ, где еще и уточняется, что регистрации подлежит в том числе право постоянного пользования.

Органам государственной власти субъектов Российской Федерации переданы от Российской Федерации полномочия по предоставлению в границах земель лесного фонда лесных участков в постоянное (бессрочное) пользование, а также принятие решений о прекращении права постоянного (бессрочного) пользования (пункт 2 части 1 статьи 83 ЛК РФ 2006 г.).

Исходя из анализа норм ЛК РФ 2006 г. можно выделить обязанности пользователей:

- составление проекта освоения лесов (статья 88);

- выполнение лесохозяйственного регламента и проекта освоения лесов (часть 2 статьи 24);

- ежегодно подавать лесную декларацию в уполномоченные органы (часть 2 статьи 26);

- осуществлять меры противопожарного обустройства лесов на лесных участках на основании проекта освоения лесов (часть 3 статьи 53.1);

- осуществлять мероприятия по предупреждению распространения вредных организмов на лесных участках на основании проекта освоения лесов (часть 2 статьи 60.7).

ЛК РФ 2006 г. в ряде норм предусматривает возможности принудительного прекращения права постоянного (бессрочного) пользования лесным участком за невыполнение юридическими лицами, осуществляющими использование лесов, лесохозяйственного регламента и проекта освоения лесов (часть 2 статьи 24), в особенностях:

- в части охраны лесов от пожаров (часть 8 статьи 51),

- в части защиты лесов (часть 5 статьи 60.1).

- в части охраны лесов от загрязнения и иного негативного воздействия (часть 5 статьи 60.12).

- в части воспроизводства лесов (статья 61).

Кроме того, ЛК РФ 2006 г. умалчивает о

платежах за право постоянного (бессрочного) пользования лесным участком. Частью 2 статьи 94 ЛК РФ предусмотрено 2 вида платежей: арендная плата или плата по договору купли-продажи лесных насаждений. Стало быть, право постоянного (бессрочного) пользования лесным участком бесплатно.

В ЛК РФ 2006 г. не оговариваются сроки использования лесного участка, но это и не удивительно, так как данное право бессрочно, то есть срок заранее не оговаривается, между тем регламентом определяется, что данные сроки должны указываться в заявлении о предоставлении лесного участка в постоянное (бессрочное) пользование.

Заключение

Действующее российское законодательство абсолютно не систематизировано. Нормы хаотично разбросаны по ЛК РФ 2006 г., что приводит к сложностям в их применении. В связи с этим предлагается данные нормы объединить в одном разделе ЛК РФ 2006 г. по примеру, изложенному в данной работе выше в связи с мнением ученых о необходимости систематизации экологического законодательства (Максимов, 2014).

Библиография

- Абанина Е. Н. Идеи устойчивого развития в российском лесном законодательстве: терминология, правовое закрепление, реализация // Евразийский юридический журнал. 2016. № 10 (101). С. 206–209.
- Максимов А. А. К вопросу о систематизации природоресурсного и экологического законодательства в России: конституционно-правовой аспект // Самые актуальные проблемы земельного и лесного законодательства: Сборник статей междунар. научно-практ. конф. / Отв. ред. Т. Ю. Оленина. Петрозаводск, 2014. С. 75–79.

Правоприменительная практика не очень распространена. Так, в Ленинградской области достаточно активно выделяются лесные участки пользователям на праве постоянного (бессрочного) пользования, а в большинстве субъектов РФ таковое вообще отсутствует.

На основании проведенного исследования автор приходит к выводу о том, что в современных условиях с действующим российским законодательством в праве постоянного (бессрочного) пользования лесным участком нет никакой необходимости и более оптимальным будет даже не систематизировать нормы о нем, а вообще упразднить их из лесного законодательства. Тем самым новое право возникать не будет, а уже существующее необходимо переоформить в договор аренды лесного участка или договор купли-продажи лесных насаждений. Юридическим лицам, которым сейчас предоставлено право постоянного (бессрочного) пользования лесным участком, в дальнейшем при переходе на договорную основу необходимо законодательно предусмотреть льготы по платежам или вообще освободить от их уплаты.

PROSPECTS OF DEVELOPMENT OF LEGAL REGULATION OF PERMANENT (INDEFINITE) USE OF FOREST PLOT

OLENINA
Tat'yana Yur'evna

Petrozavodsk State University; North Institute (branch) of The All-Russian State University Justice (RPA of The Ministry of Justice of Russia)» in Petrozavodsk, tyolenina@mail.ru

Key words:
regulation of permanent
(indefinite) use of a
forest plot
site
forestry legislation
forestry codex
proprietary right.

Summary: The forestry legislation of Russia needs constant improvement in terms of the legal regulation of permanent (indefinite) use of a forest plot (LRPUFP). However, the topic is practically unexplored by modern legal science. In the development of the the ideas of sustainable progress, the new law of LRPUFP being in the state or municipal property was introduced. The purpose of the paper is to define the legal framework of LRPUFP. The study supports the right of legal persons to use permanently (indefinitely) forest plots. Data obtaining methods are modern scientific and special legal methods of cognition, in particular, analysis, synthesis, systemic, functional, technical legal method, which consists in defining legal concepts, identifying their characteristics, sociological analysis of documents, studies on forest law and others. The novelty of the research is that the author subjected many issues to thorough scientific analysis and investigated them in great detail for the first time. Current Russian legislation is not absolutely systematized in this field, but regulatory enforcement is not spread very much. In present-day conditions wit Russian legislation there is no need in LRPUFP, and it would be more optimal to abolish the rules concerning it from the forestry legislation. It is necessary to re-register the existed regulation into agreement on the lease of a forest plot or purchase and sale agreement of forest plantations. Further in transition to the lease basis it is necessary to provide some benefits on payment for the legal persons who have the LRPUFP or even grant them a remission of taxation.

Reviewer: D. V. Kozlov

Reviewer: L. V. Pavlova

Received on: 18 December 2017

Published on: 25 June 2018

References

- Abanina E. N. The ideas of sustainable growth in Russian forest legislation: terms, legal confirmation, realization, Evraziyskiy yuridicheskiy zhurnal. 2016. No. 10 (101). P. 206–209.
- Maksimov A. A. On the problem of systematization of natural resource and ecological legislation, Samye aktual'nye problemy zemel'nogo i lesnogo zakonodatel'stva: Sbornik statey mezhdunar. nauchno-prakt. konf., Otv. red. T. Yu. Olenina. Petrozavodsk, 2014. P. 75–79.



УДК 581.9+591.9

ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ ГРАНИЦ ПРИ ФЛОРО-ФАУНИСТИЧЕСКОМ РАЙОНИРОВАНИИ

РАВКИН

Юрий Соломонович

ИСuЭЖ СО РАН, zm.nsc@yandex.ru

БОГОМОЛОВА

Ирина Николаевна

ИСuЭЖ СО РАН, i3335907@mail.ru

ЦЫБУЛИН

Сергей Михайлович

ИСuЭЖ СО РАН, tcsm_tomsk@mail.ru

ЧЕСНОКОВА

Светлана Витальевна

ИСuЭЖ СО РАН, tchsvet@mail.ru

Ключевые слова:

флора
фауна
Северная Евразия
районирование
кластерный анализ
линейная качественная
аппроксимация
факторы
оценка связи
информативность
представлений

Аннотация: Данная публикация выполнена как логическое продолжение нашей предыдущей статьи. Ранее изложены результаты комплексного флоро-фаунистического районирования Северной Евразии. Этот регион, охватывающий всю территорию бывшего СССР в границах 1991 года, предварительно разделен на 597 участков. Для каждого участка вычислены коэффициенты сходства Жаккара отдельно по: 1 – флоре древесных растений, 2 – фауне беспозвоночных и 3 – позвоночных животных, а районирование выполнялось на основе анализа усредненной матрицы коэффициентов сходства. Оценить репрезентативность использованных материалов и устойчивость проведенных границ предложено постепенным увеличением количества усредняемых матриц с дополнительным привлечением доступных данных по другим группам организмов. В данном случае этот подход реализован добавлением к трем вышеуказанным матрицам коэффициентов сходства четвертой, рассчитанной по флоре всех сосудистых растений на уровне рода. Включение в расчеты дополнительной матрицы увеличило число признаков с 2156 до 3799 видов, а видов и родов – почти вдвое. Вследствие этого неоднозначно изменились прежние классификационные представления. Формально отличия в составленной заново классификации охватывают 66 % участков. Но при сравнительной оценке информативности прежней и новой классификаций среднее отклонение (по модулю) не превышает 0.8 % суммарной дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Это свидетельствует о надежности ранее высказанных суждений о флоро-фаунистической неоднородности данного региона и дает основание говорить о возможности составления нескольких классификаций, существенно различающихся по составу таксонов, но равнозначных по доле учитываемой ими дисперсии одной и той же матрицы сходства. Как и в предыдущей работе, в процессе исследования применялись нетрадиционные методы прикладной статистики, объединяющие в одном алгоритме подходы кластерного и факторного анализа. Также использовался оригинальный

метод линейной качественной аппроксимации матриц связи, позволяющий учесть нелинейность связи с помощью выделенных градаций факторов, выявленных при кластерно-факторном анализе.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. А. Преловский

Получена: 26 марта 2018 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

Процесс поэтапного выполнения флоро-фаунистического районирования Северной Евразии по отдельным биотическим компонентам обнажил ряд проблем, подробно обсуждению которых посвящена серия наших прежних публикаций (Блинова, Равкин, 2008; Равкин и др., 2014; Равкин и др., 2015а, б; Ravkin et al., 2015). Высокая степень индивидуальности каждой из рассматриваемых биотических групп приводит к существенным различиям в иерархии и местоположении проводимых границ, а также в объеме таксонов классификации. В основном это обусловлено групповой спецификой экологической толерантности животных и древесных растений, проявляющейся на общем фоне пространственной изменчивости современного гидротермического режима. При этом наиболее отчетливо видна связь изменчивости биоты с зональностью и провинциальностью, тогда как их интегральное влияние отражается в виде диагонального смещения границ (диагональности).

Полного совпадения зонально-подзональных границ и выделенных в процессе районирования, как правило, нет, так же как и стопроцентного сходства в списках участков, входящих в те или иные таксоны в различных схемах частного районирования. Существенные различия подобного рода нередки и в представлениях наших предшественников – в зависимости от использованных ими принципов, методов и состава анализируемых объектов. При этом авторы обычно считают или, по крайней мере, подразумевают, что каждое выполненное ими деление – не только единственно верное, но и может быть распространено на все остальные группы организмов или хотя бы их часть.

На наш взгляд, все результаты частного районирования в той или иной мере адекватности отражают реально существующую пространственную изменчивость объектов определенного слоя в общей совокупности, как в статистическом ансамбле со слабыми внутренними связями и значительным влия-

нием внешних средовых ограничений. Это связано с высокой степенью индивидуальности реакции различных видов и их групп на среду, а также с особенностями исследовательского аппарата. При этом разные группы объектов, подходов и методов анализа, включая индивидуальность аналитика, не антагонистичны, а дополняют в представлениях друг друга, то есть комплементарны по отношению между собой и со всей неоднородностью объектов, особенно в том случае, когда использованы формализованные методы агрегации.

В связи с этим при выполнении комплексного флоро-фаунистического районирования Северной Евразии возникает проблема обобщения полученных частных, зачастую весьма противоречивых, представлений о пространственной дифференциации отдельных биотических компонентов (Равкин и др., 2017). Определенные трудности связаны еще и с различным объемом понятия вида и других таксонов в систематике разных организмов, их видового богатства и степени изученности распространения. Поэтому простое объединение списков видов (или других таксонов) неизбежно приводит к доминированию закономерностей, свойственных преобладающим по разнообразию группам организмов. Например, беспозвоночным по отношению к растениям, растениям – по сравнению с позвоночными. Этим обусловлены полные или значимые потери информации об особенностях распространения менее представительных групп организмов, в то время как при биотическом районировании желательно максимально сохранить не только знания о специфике всех видов при их объединении, но и представления по всем анализируемым группам организмов. Для этого предложен принцип равнозначности закономерностей по выделенным группам объектов (Равкин и др., 2011). Однако это по-прежнему не отменяет актуальности проблемы оценки устойчивости проводимых при районировании границ.

Обычно подобные проблемы решаются за счет увеличения анализируемой выборки, дополнительного привлечения информации

о все большем числе видов и/или прочих биотических групп. Мы использовали для этого усреднение матриц коэффициентов сходства, как адекватное, в какой-то мере, объединение закономерностей географической изменчивости флор и фаун все большего числа эталонных групп организмов, по которым имеется сравнимая информация по их распространению. Для выравнивания представительности групп организмов перед усреднением проводили нормирование на минимальную сумму значений сходства по каждой матрице в целом, без диагональных показателей. Для этого значения коэффициентов уменьшали во столько раз, во сколько сумма их больше по данной группе видов, чем матрицы с минимальной суммой. Кластерный анализ усредненных таким образом матриц сходства дает общее представление о неоднородности всех эталонных групп, вместе взятых, с учетом допущения их равнозначности.

Однако на этом проблемы не исчерпываются. Даже если стандартизовать методы, подходы и исходные ограничения, остается компонент изменчивости, связанный с репрезентативностью выборки групп организмов. Ее можно условно считать достаточной, если прибавление других эталонных групп уже не меняет полученных представлений либо колебания в принадлежности к таксонам свойственны лишь пограничным территориям. Для оценки устойчивости границ можно использовать так называемую «бутстрэп поддержку» (Efron, 1979), хотя правомерность применения этого метода к матрицам сходства еще не доказана и возникают программные трудности с допустимым объемом анализируемого числа проб.

Опыту подобной проверки стабильности границ и объемов таксонов классификации посвящена данная статья. Такая попытка осуществлена на примере дополнения трех матриц сходства: по фауне наземных беспозвоночных (в качестве эталонной группы взяты жуки – 529 видов), водных и наземных позвоночных (рыб и круглоротых – 335 видов, земноводных – 40 видов, пресмыкающихся – 170 видов, птиц – 734 вида, млекопитающих – 341 вид) и древесных растений (536 видов), всего 2156 видов. К этим трем матрицам коэффициентов сходства добавлена четвертая матрица сходства флоры всех сосудистых растений, включая древесные, по 1643 родам. В итоге объединенная выборка включает информацию по 3799 признакам

(частично по видам и по родам). Предварительное тестирование различий результатов классификации по 536 видам, относящимся к 73 родам древесных растений, показало, что на видовом уровне выявлена большая связь с провинциальной изменчивостью среды, а по родам – с зонально-подзональной. При этом влияние этих факторов прослеживается в обеих классификациях, но степень совпадения с зональностью возрастает по мере роста числа и ранга систематических таксонов в анализируемой выборке.

Статья, предлагаемая вниманию читателей, представляет собой продолжение нашей публикации в журнале «Принципы экологии» (2017. № 1), поэтому она написана как дополнение к ней. Текст ее сокращен по объему таким образом, чтобы максимально избежать повторений.

Аналитический обзор

Материалы

Описание публикаций, где подробно охарактеризованы материалы и даны ссылки на прежние статьи, приведено во Введении. Исходные сведения о распределении сосудистых растений (на уровне рода) заимствованы из базы данных портала «Биодат» (Биодат..., 2017). Обобщение их выполнено Ю. И. Макеевой. В частности, при этом использована публикация Ю. Д. Нухимовской с соавторами (2003). Дополнительные сведения по флоре архипелага Земля Франца-Иосифа взяты нами из статьи Д. С. Мосеева и Л. А. Сергиенко (2017).

Методы

Описание методов содержат статьи, упомянутые во Введении, а также публикации Ю. С. Равкина, В. Л. Куперштоха и В. А. Трофимова (Равкин и др., 1978) и Ю. С. Равкина, С. Г. Ливанова (2008). Вкратце их особенности сводятся к следующему. Информация о классифицируемых объектах представляется в виде матрицы коэффициентов сходства фаун и/или флор выделенных участков. В качестве характеристики «разброса» значений коэффициентов принят средний квадрат отклонения от среднего по всей матрице (дисперсия). Сопоставляемые варианты сначала классифицируются таким образом, чтобы доля дисперсии исходной матрицы коэффициентов, учитываемой классификацией, была наибольшей. Для этого из коэффициентов сходства вычитается среднее по их матрице значение. В результате все коэффи-

циенты меньше среднего становятся отрицательными. Затем ищется пара вариантов, объединение которых в один класс уменьшает начальную дисперсию на максимально возможную величину, т. е. пробы с наибольшим сходством. После этого столбцы и строки матрицы коэффициентов, соответствующие найденной паре вариантов, поэлементно суммируются. На агрегированной так матрице процедура объединения повторяется. Такой поиск и агрегацию продолжают до тех пор, пока доля учитываемой дисперсии увеличивается. Это происходит, если объединяются варианты с положительными коэффициентами. В результате получается некоторая классификация – объединение вариантов населения по их максимальному сходству в заданное число классов. При этом коэффициенты проб внутри классов в основном положительны, а между классами – отрицательны.

Далее проводят оценку дисперсии коэффициентов сходства, учтенной составленной классификацией. Для этого все коэффициенты внутри найденных классов уменьшают на их среднее, а коэффициенты сходства между классами увеличивают на абсолютную величину их среднего. В результате получается остаточная матрица коэффициентов, дисперсия которой меньше, чем у исходной. Разница этих дисперсий, отнесенная к начальной, составляет долю уменьшения. При классификации порог значимости по представительности для выделения подобластей и провинций равен четырем участкам, то есть эти таксоны могут быть выделены, если в них входит не менее четырех участков первичного разделения территории.

Результаты

Флористическая и флоро-фаунистическая классификации

Иерархическая классификация флоры сосудистых растений по 1643 родам 597 участков Северной Евразии представлена ниже и на рис. 1. Номинация таксонов классификации выполнена формальным сочетанием названий входящих в состав таксона крайних (пограничных) участков в направлении с запада на восток и с севера на юг.

Северо-Восточный островной регион

1. Северо-Восточная (островная) полярно-пустынная подобласть (7 полярно-пустынных участков и 1 субарктический тундровый). Далее слово «участков» опущено.

Северный (Печенго-Анадырский) редколесно-тундровый регион (тундровых арктических и субарктических 26 и 43, редколесных 20, северотаежных 3).

Подобласти

2. Западная (Печенго-Байдарацкая) редколесно-тундровая (тундровых арктических и субарктических 4 и 8, редколесных 4, северотаежных 3);

3. Северная срединная (Байдарацко-Колымская) редколесно-тундровая (тундровых арктических и субарктических 21 и 16, редколесных 7);

4. Южная срединная анклавная (Пясинско-Колымская) редколесная (субарктический тундровый 1, редколесных 9);

5. Северо-Восточная (Колымско-Чукотская) тундровая (тундровых арктических и субарктических 1 и 6);

6. Юго-Восточная (Корякская) тундрово-субарктическая (тундровых субарктических 12).

Срединный (Балтийско-Камчатский) редколесно-степной регион (тундровых субарктических 4, редколесных 58, северо- и среднетаежных 29 и 76, южно- и подтаежных 45 и 25, широколиственно-лесных 16, горно-таежных 29, лесостепных и степных 20 и 73, полупустынных 8).

7. Западная (Балтийско-Байкальская) северотаежно-степная подобласть (редколесных 2, северо- и среднетаежных 24 и 32, южно- и подтаежных 20 и 16, широколиственно-лесных 14, горно-таежных 9, лесостепных и степных 20 и 45, полупустынных 2).

Провинции

7.1. Северо-Западная (Кольско-Енисейская) северо-среднетаежная (редколесных 2, северо- и среднетаежных 24 и 21, южнотаежный 1);

7.2. Западная (Балтийско-Уральская) среднетаежно-степная (средне- и южнотаежных 5 и 8, подтаежных и широколиственно-лесных 15 и 14, лесостепных и степных 12 и 17, полупустынных 2);

7.3. Срединная южная (Урало-Байкальская) среднетаежно-степная (среднетаежных 6, южно- и подтаежных 11 и 1, горно-таежных 9, лесостепных и степных 8 и 28).

8. Срединная восточная (Енисейско-Охотская) редколесно-степная подобласть (редколесных 51, северо- и среднетаежных 5 и 34, южно- и горно-таежных 7 и 20, степных 6).

Провинции

8.1. Северо-Восточная (Восточно-Сибирская) редколесно-таежная (редколесных 48, северо- и среднетаежных 3 и 17, горно-таежных 12);

8.2. Срединная северная (Эвенкийская) редколесно-среднетаежная (редколесных 3, северо- и среднетаежных 2 и 13, южнотаежный 1);

8.3. Юго-Восточная (Забайкальско-Охотская) среднетаежно-степная (средне- и южнотаежных 4 и 6, горно-таежных 8, степных 6).

Подобласти

9. Срединная притихоокеанская (Камчатско-Курильско-Сахалинская) тундрово-южнотаежная (тундровых субарктических 4, редколесных 5, средне- и южнотаежных 4 и 5).

10. Юго-Западная (Карпатско-Уральская) полупустынно-степная (подтаежных 2, степных 22, полупустынных 6);

11. Юго-Восточная притихоокеанская (Амурско-Уссурийская) среднетаежно-подтаежная (средне- и южнотаежных 6 и 13,

подтаежных 7, широколиственно-лесных 2);

Юго-Западный (Кавказско-Среднеазиатский) лесо-пустынно-степной регион (широколиственно- и горно-лесных 2 и 11, равнинно- и горно-степных 8 и 13, полупустынных 29, пустынных 51).

Подобласти

12. Западная (Крымско-Кавказская) горно-лесная с проникновением в степь и полупустыни (широколиственно- и горно-лесных 2 и 11, степных 7, полупустынных 3);

13. Северо-Западная (Волжско-Эмбинская) полупустынно-пустынная (полупустынных 1, пустынных 5);

14. Северо-Восточная (Казахстанская) полупустынно-пустынная (степных 1, полупустынных 16, пустынных 28);

15. Юго-Западная (Узбекско-Туркменская) полупустынно-пустынная (горно-степных 3, полупустынных 2, пустынных 13);

16. Юго-Восточная анклавная (Таджикско-Киргизская) горно-степная, с проникновением в полупустыни и пустыни (горно-степных 10, полупустынных 6, пустынных 5).



Рис. 1. Районирование Северной Евразии по флоре сосудистых растений на уровне рода.

При составлении всех карт Северной Евразии использована нормальная равнопромежуточная коническая проекция В. В. Каврайского. Характеристики таксонов см. выше в тексте классификации; границы: 1 – регионов, 2 – подобластей, 3 – провинций

Fig. 1. Zoning of Northern Eurasia made on the flora of vascular plants at the genus level.

In the preparation of all maps of Northern Eurasia the Kavrayskiy normal equidistant conical projection was used. See characteristics of the taxa above in text of classification; borders of: 1 – regions; 2 – subregions; 3 – provinces

Результаты флоро-фаунистического районирования по четырем матрицам – позвоночные, беспозвоночные, древесные растения по видам и все сосудистые растения по родам – приведены ниже и на рис. 2.

Полярно-пустынный островной регион

1. Полярно-пустынно-тундровая островная подобласть (участков – полярно-пустынных 7, тундровых арктических 2, субарктический 1).

Срединный тундрово-степной регион (тундровых арктических 24, субарктических 47, редколесных 78, северо- и среднетаежных 32 и 76, южно- и подтаежных 45 и 25, горно-таежных и широколиственно-лесных 29 и 16, лесостепных и степных 20 и 61).

2. Тундровая материковая подобласть (тундровых арктических 24, субарктических 30, редколесных 1).

Провинции

2.1. Западная (тундровых арктических 2, субарктических 13, редколесный 1);

2.2. Срединная арктическая (арктических тундровых 21, субарктических 11);

2.3. Восточная (арктический тундровый 1, субарктических тундровых 6).

3. Тундрово-таежная притихоокеанская (Корякско-Камчатская) подобласть (тундровых субарктических 14, редколесных 5, среднетаежных 3).

Провинции

3.1. Тундровая (тундровых субарктических 4);

3.2. Редколесно-тундровая (тундровых субарктических 10, редколесных 5, среднетаежных 3).

4. Предтундрово-редколесная подобласть (тундровых субарктических 3, редколесных 67, северотаежных 3).

Провинции

4.1. Западная (редколесных 7, северотаежный 1);

4.2. Срединная (субарктический тундровый 1, редколесных 19, северотаежный 1);

4.3. Юго-Восточная (редколесных 35, северотаежных 1);

4.4. Восточная (тундровых субарктических 2, редколесных 6).

5. Таежно-степная подобласть (редколесных 5, северо- и среднетаежных 29 и 72, южно- и горно-таежных 35 и 29, подтаежных 23 и широколиственно-лесных 14, лесостепных и степных 20 и 61).

Провинции

5.1. Северная таежная (редколесных 5, северо- и среднетаежных 29 и 62, южно- и горно-таежных 19 и 25, подтаежных 5, лесостепных и степных 4 и 5);

5.2. Юго-Западная южнотаежно-степная (южнотаежных и подтаежных 2 и 13, широколиственно-лесных 14, лесостепных и степных 16 и 33);

5.3. Южная степная (степных 17);

5.4. Юго-Восточная среднетаежно-степная (средне- и южнотаежных 10 и 14, подтаежных и горно-таежных 5 и 4, степных 6).

6. Таежно-лесная притихоокеанская подобласть (средне- и южнотаежных 1 и 10, подтаежных и широколиственно-лесных по 2).

Юго-Западный (Кавказско-Среднеазиатский) регион (широколиственных и горных лесов 2 и 11, степных равнинных и горных 37 и 20, полупустынных и пустынных 37 и 51).

Подобласти

7. Крымско-Кавказская (широколиственно-лесных 2, горно-лесных 11, степных 9, полупустынных 3).

8. Пустынно-степная Казахстанско-Среднеазиатская (горно-степных 13, степных 11, полупустынных 34, пустынных 51).

Провинции

8.1. Северо-Западная пустынно-полупустынная (степных 1, полупустынных 10, пустынных 5);

8.2. Северо-Восточная степная (степных 9);

8.3. Срединная полупустынно-пустынная (степных 1, полупустынных 18, пустынных 32);

8.4. Юго-Западная пустынно-горностепная (горно-степных 7, полупустынных 5, пустынных 14);

8.5. Юго-Восточная горно-степная (горно-степных 6, полупустынных 1).



Рис. 2. Флоро-фаунистическое районирование Северной Евразии по среднему сходству четырех матриц (на уровне вида по древесным растениям, наземным и водным позвоночным; на уровне рода – по всем сосудистым растениям).

Характеристики таксонов см. выше в тексте классификации; границы: 1 – регионов, 2 – подобластей, 3 – провинций, 4 – максимальной диагональности

Fig. 2. Flora-fauna zoning of Northern Eurasia by the average similarity of the four matrices (at the species level for woody plants, terrestrial and aquatic vertebrates, at the genus level – for all vascular plants). See characteristics of the taxa above in text of classification; borders of: 1 – regions, 2 – subregions, 3 – provinces, 4 – maximum diagonality

Флоро-фаунистическая структура

Структурный граф, отображающий сходство флор сосудистых растений выделенных подобластей, иллюстрирует три тренда (рис. 3). Первый из них, направленный с севера на юг, совпадает с увеличением теплообеспеченности при одновременном уменьшении влагообеспеченности. В результате этих изменений гидротермического режима, и прежде всего соотношения тепла и влаги, формируются зональные изменения. На графе они отображены вертикальным рядом изменений в направлении от полярных пустынь к тундрам, редколесьям, лесам, лесостепи, степи и далее к полупустыням и пустыням. Изменения, иллюстрируемые горизонтальным рядом, связаны с провинциальностью (континентальностью) и увеличением абсолютных высот местности. Влияние высот проявляется в основном в Крымско-

Кавказской и Казахстанско-Среднеазиатской подобластях, то есть на Кавказе и Памиро-Тянь-Шанской части территории. Аналогичный граф, выстроенный по изменению сходства флор регионов, вследствие явной переагрегации иллюстрирует в основном широтные (зональные) отличия. Тогда как провинциальную изменчивость можно отразить лишь на полярных островах, поскольку западная часть этих островов из-за тепляющего влияния северо-восточного ответвления системы Гольфстрим по флоре сосудистых растений оказывается ближе к материковой флоре, а восточные острова в процессе классификации выделяются в самостоятельный регион.

Структурный граф флоро-фаунистического сходства по четырем усредненным матрицам полностью совпадает с таковым по трем усредненным матрицам (Равкин и др., 2017), поэтому здесь не приведен.

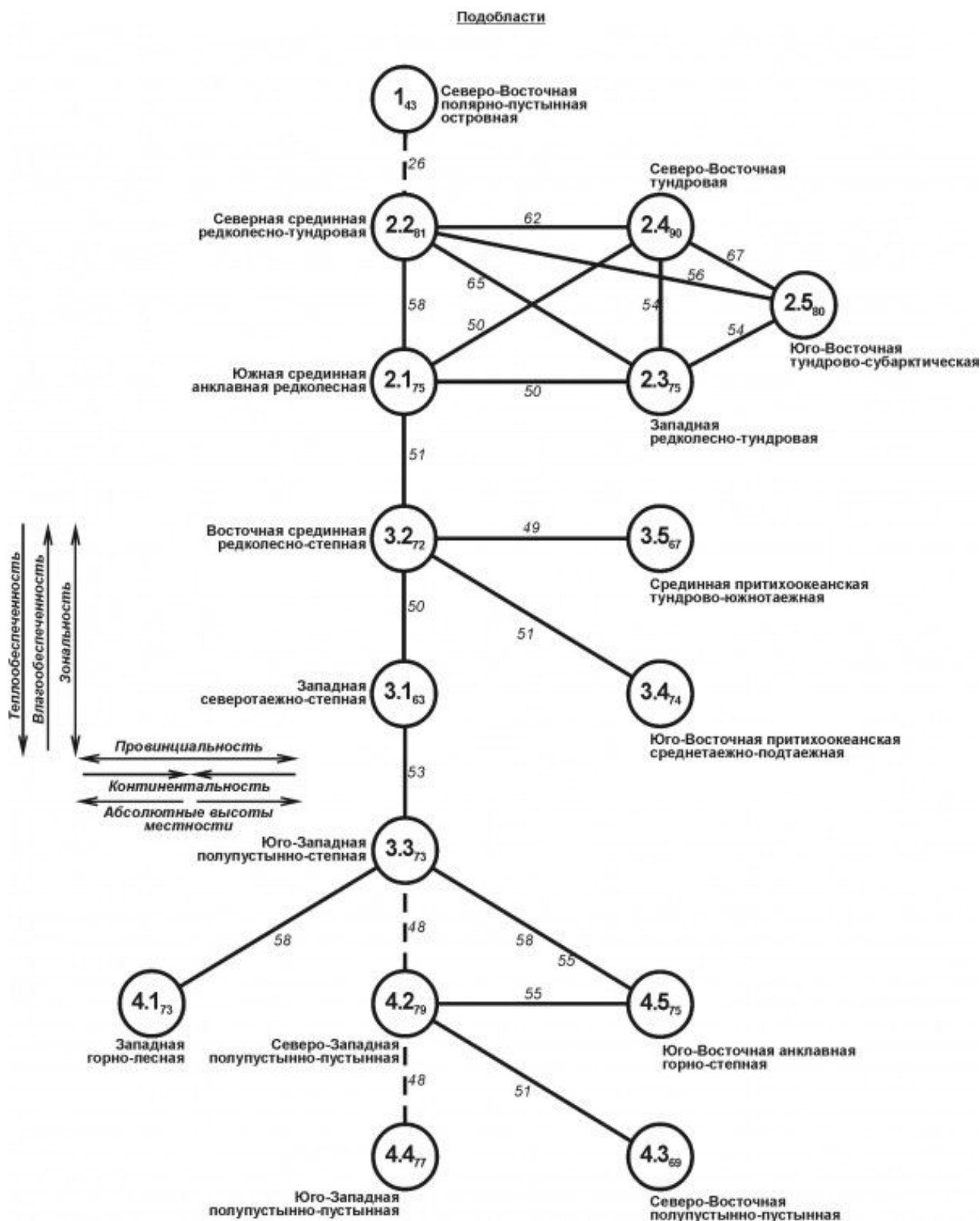


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура флоры сосудистых растений Северной Евразии на уровне рода.

Внутри значков приведены номера таксонов классификации (см. в тексте), в виде подстрочного индекса показана величина внутригруппового сходства. Между таксонами обозначена величина межгруппового сходства. Стрелки у перечня основных структурообразующих факторов среды указывают направление увеличения их влияния и флоро-фаунистические тренды

Fig. 3. Spatial-typological structure of flora of vascular plants of Northern Eurasia at the genus level. The numbers of taxa are inside the icons of the classification (see in the text), a subscript shows the value of intra-group similarity. Between the taxa the magnitude of intergroup similarities is indicated. The arrows at the list of basic structure-forming environmental factors indicate the direction of increasing their influence and floro-faunistic trends

Экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности

При анализе матрицы сходства по родам сосудистых растений наиболее велика связь неоднородности флоры Северной Евразии с теплообеспеченностью (62 % дисперсии матрицы коэффициентов сходства), а с зональностью и региональностью аналогичные оценки связи соответственно на 6 и 7 % меньше. Намного слабее связь с провинциальностью (17 %), а с инсулярностью и поясностью она и вовсе невелика (8 и 0.9 %). Всеми перечисленными факторами, вместе взятыми, учитывается 79 % дисперсии. При этом приращение информативности по отношению к теплообеспеченности прослежено только по региональности и инсулярности (16 и 1 %), остальные факторы полностью скоррелированы с предыдущими наборами. Природные режимы (неразделимые сочетания факторов) по иерархической и структурной классификациям увеличивают объясненную дисперсию матрицы на 7 %. Множественный коэффициент корреляции всех указанных связей сравнительно высок и равен 0.93.

Результаты аналогичных расчетов только по видам древесных растений, как правило, выше, за исключением провинциальности, связь с которой вдвое меньше. По родам всех сосудистых растений в целом по выявленным факторам оценки выше на 24 %, а с природными режимами связь на 6 % ниже. По всем сосудистым растениям факторы и режимы связаны всего на 6 % больше (множественный коэффициент корреляции всего на 0.045 больше). Результаты районирования по использованным признакам наиболее сходны с таковыми по биотическому и климатическому районированию (различия не превышают ± 2 %) и значительно отличаются от результатов флористического и физико-географического районирования (соответственно на 12 и 8 % меньше, чем по всем сосудистым растениям). Описания районирования взяты для сравнения из публикаций (Флора СССР, 1934; Рихтер, 1964; Курнаев, 1973; Udvardy, 1975; Воронов, Кучерук, 1977; Атлас СССР, 1983).

Оценки силы и общности связи тех же факторов и режимов по трем и четырем усредненным матрицам (1–3 – древесные растения, беспозвоночные и позвоночные животные по видам; 1–4 – то же самое, плюс все сосудистые растения по родам) сходны как с ранее рассчитанными значениями, так

и между собой (табл. 1). В целом по четырем матрицам они на два процента ниже, чем по трем. Эти отличия явно недостоверны и свидетельствуют о достаточности представлений, полученных по первому варианту счета при усреднении трех матриц. То же свойственно и результатам географического районирования, оценки которых полностью совпадают по климатическому, биотическому и флористическому районированию (42; 39 и 33 %) и чуть меньше – по четырем матрицам для лесорастительного разделения территории (22 и 21 %).

Результаты взаимной (перекрестной) аппроксимации средних матриц сходства по трем и четырем исходным показывают в общем невысокое приращение информативности. Так, классификация, составленная по матрице средней по трем исходным, учитывает 64 % ее дисперсии, а выполненная по четырем исходным матрицам – 62 % (вместе 70 %). То есть приращение за счет объединения классификаций равно всего 6 %. Те же объединения по матрице средней, полученной из четырех исходных, дают соответственно чуть большее приращение: 8 % (в среднем по трем и четырем матрицам 7 %; табл. 2).

Обсуждение

Сопоставляя результаты анализа неоднородности флоры сосудистых растений, выполненного на уровне рода и только древесных растений на уровне вида (Равкин и др., 2015б), можно отметить, что после включения данных по архипелагу Земля Франца-Иосифа по всем сосудистым растениям выделено четыре региона, а отдельно по видам древесных растений – три. То есть отличия сводятся к отсутствию по древесным растениям Полярно-пустынного островного региона, который входит в качестве подобласти в состав Северного региона. Это отличие в общем не принципиально и касается в основном иерархии подразделений. Гораздо больше отличия в границах Юго-Западного и Северо-Восточного регионов по видам древесных растений, а также Среднего и Юго-Западного (Кавказско-Среднеазиатского) регионов по родам всех сосудистых растений. Разница в том, что северная (европейская лесопустынно-степная) подобласть по древесным растениям входит вместе с более южными кавказскими и среднеазиатскими участками в Юго-Западный регион, а по родам сосудистых растений объединяется в Средний регион. Это подчеркивает пре-

Таблица 1. Оценка силы и общности связи неоднородности фауны и флоры сосудистых растений и факторов среды Северной Евразии

Фактор, режим	Учетная дисперсия			
	индивидуально		нарастающим итогом	
	по трем матрицам	по четырем матрицам	по трем матрицам	по четырем матрицам
Теплообеспеченность	61	63	61	63
Зональность	51	52	61	63
Региональность	23	22	67	67
Провинциальность	20	20	67	67
Инсулярность	4	5	68	68
Рельеф (равнина – горы)	0.6	0.6	68	68
Все факторы	68	68	68	68
Режимы иерархической классификации	64	61	82	81
Структурные	57			
Все режимы	70	70	83	81
Все факторы и режимы	83	81	83	81
Множественный коэффициент корреляции	0.91	0.90	0.91	0.90

Таблица 2. Приращение информативности по двум классификациям, % учетной дисперсии

В среднем по матрицам					
трех			четырем		
трех	четырем	трех и четырем	четырем	трех	четырем и трех
64	62	70	61	63	69
Приращение, %		6	Приращение, %		8
					7

обладающее влияние провинциальности в первом случае и зональности – во втором. Остальные отличия не принципиальны и так же, как ранее рассмотренные, относятся к разнице в иерархии выделенных таксонов.

По родам древесных растений отдельно и всех сосудистых растений вместе результаты районирования сходны. Значимые отличия сводятся к включению Северной редколесно-тундровой провинции, выделенной по родам древесных растений, в состав Среднего региона по родам всех сосудистых растений. Кроме того, в последний входит и кавказская часть территории, которая по родам древесных растений вместе со Среднеазиатской подобластью образует самостоятельный регион. При взаимной (перекрестной) аппроксимации этих матриц различия составляют 16 и 27 %, в среднем 22 %. Обеими классификациями эти матрицы аппроксимированы на 70 и 69 % (приращение составляет 27 и 33 % учтенной дисперсии, в среднем 30 %). Это свидетельствует об отсутствии принципиальных отличий между составленными классификациями при значительных различиях в их информативности.

При обобщенном сопоставлении конфигурации выделов карт районирования по родам всех сосудистых растений и выполненного ранее по видам древесных растений и фауне позвоночных в целом можно отметить их значительное сходство на уровне подобластей. Число регионов в них одинаково и равно четырем, но бросается в глаза вдвое меньшая дробность разделения на подобласти первого набора объектов (8 и 16).

Таким образом, можно утверждать, что в обоих случаях по сосудистым растениям (по родам) и усредненным матрицам сходства фауны и флоры только древесных растений (по видам) имеются в основном отличия в степени обобщения и в иерархии разделения территорий, отнесенных к разным таксонам классификаций. После усреднения трех и четырех матриц (по беспозвоночным и позвоночным животным, древесным растениям по видам и всем сосудистым по родам), главные тренды и их причины сохраняются прежними, так же как число выделенных подобластей. Число выделенных регионов по трем усредненным матрицам на один больше, чем по четырем. При этом выделение трех регионов свидетельствует о явной переагрегации, то есть нецелесообразности регионального уровня обобщения.

Итак, сопоставление флоро-фаунистических классификаций по трем и

четырем матрицам (по видам отдельно и по видам и родам вместе) показало, что с прибавлением четвертой матрицы сходства (по сосудистым растениям в целом) принадлежность к регионам изменилась у 299 участков (50 % от 597), к подобластям – в 16 случаях (3 %) и к провинциям – у 82 (14 %). В целом число отклоняющихся участков равно 397 (66 %). Таким образом, по числу участков отклонения в классификациях очень велики, но связаны в основном с различием в составе регионов (81 сложный процент). Кроме того, следует учитывать, что из-за реализованной возможности изменения порога представительности (с 10 до 4 участков) по 28 из них выполнено дополнительное разделение двух подобластей, что тоже входит в число отклонений. Если не считать эти отличия и соотнести степень отклонений по числу участков к их сумме по трем уровням иерархии, то доля отклонений составляет 21 % (рис. 4).

Конфигурация выделов по подобластям существенно не изменилась, отмечены только смещения границ на один, реже два участка. Видимо, районирование после усреднения по трем матрицам достаточно полно отражает флоро-фаунистическую неоднородность Северной Евразии, а отличия при добавлении данных по всем сосудистым растениям (в ранге рода) принципиальных изменений на этом уровне не вносят (рис. 5). Степень несовпадения провинциальных границ показана на рис. 6.

Структурные представления по трем и четырем матрицам после нормирования и усреднения абсолютно одинаковы, так же как и отдельно по всем сосудистым растениям. Оценки связи флоро-фаунистической изменчивости с факторами среды по трем и четырем матрицам (после усреднения частных матриц сходства) очень близки. Их различия колеблются в пределах от нуля до 3 %, при этом по четырем матрицам они, как правило, на эту часть доли меньше, чем по трем. Информативность результатов климатического, биотического и физико-географического районирования абсолютно одинакова и лишь лесорастительного на 1 % меньше.

Заключение

Аппроксимация средних матриц сходства классификациями, составленными по трем и четырем исходным, колеблется по модулю в пределах от 61 до 64 % учтенной дисперсии и составляет в среднем 62 %. Отклонение по



Рис. 4. Флоро-фаунистическое районирование по трем и четырем средним матрицам на уровне региона
Fig. 4. Floro-faunistic division of Northern Eurasia performed on three and four averaged matrices at the region level

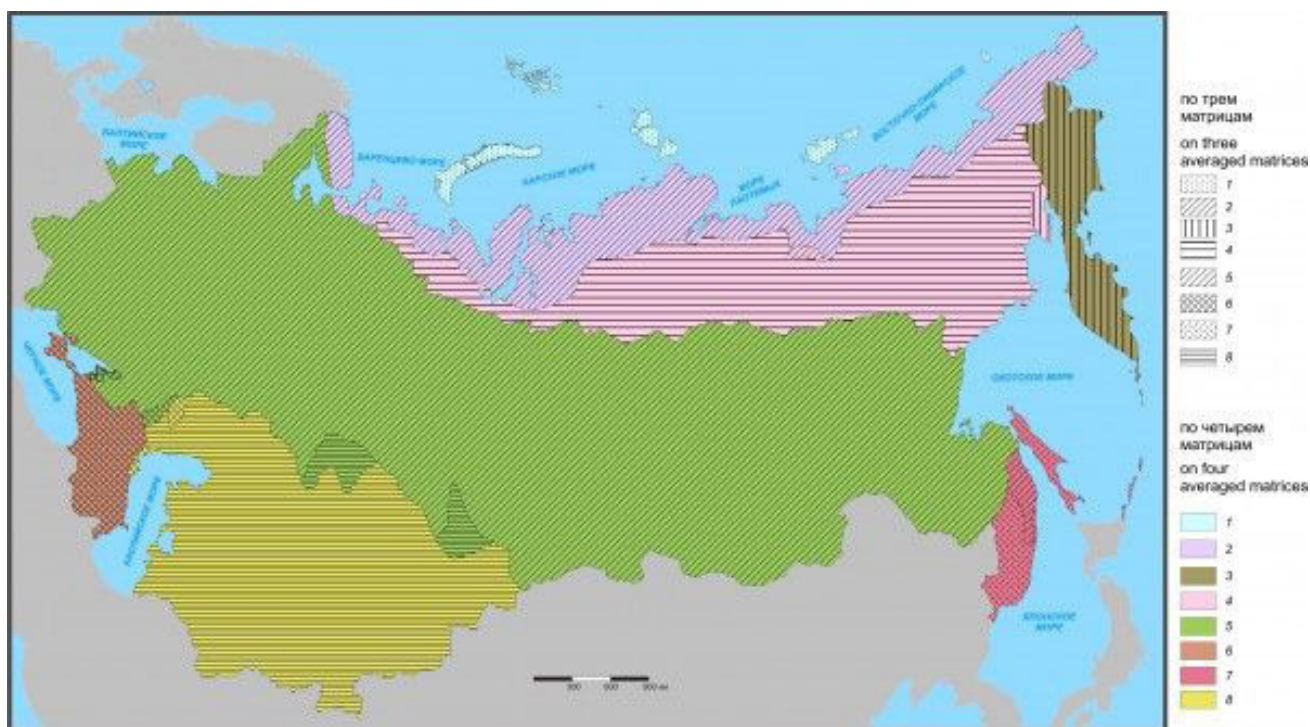


Рис. 5. Флоро-фаунистическое районирование по трем и четырем средним матрицам на уровне под-
области
Fig. 5. Floro-faunistic division of Northern Eurasia performed on three and four averaged matrices at the subregion level

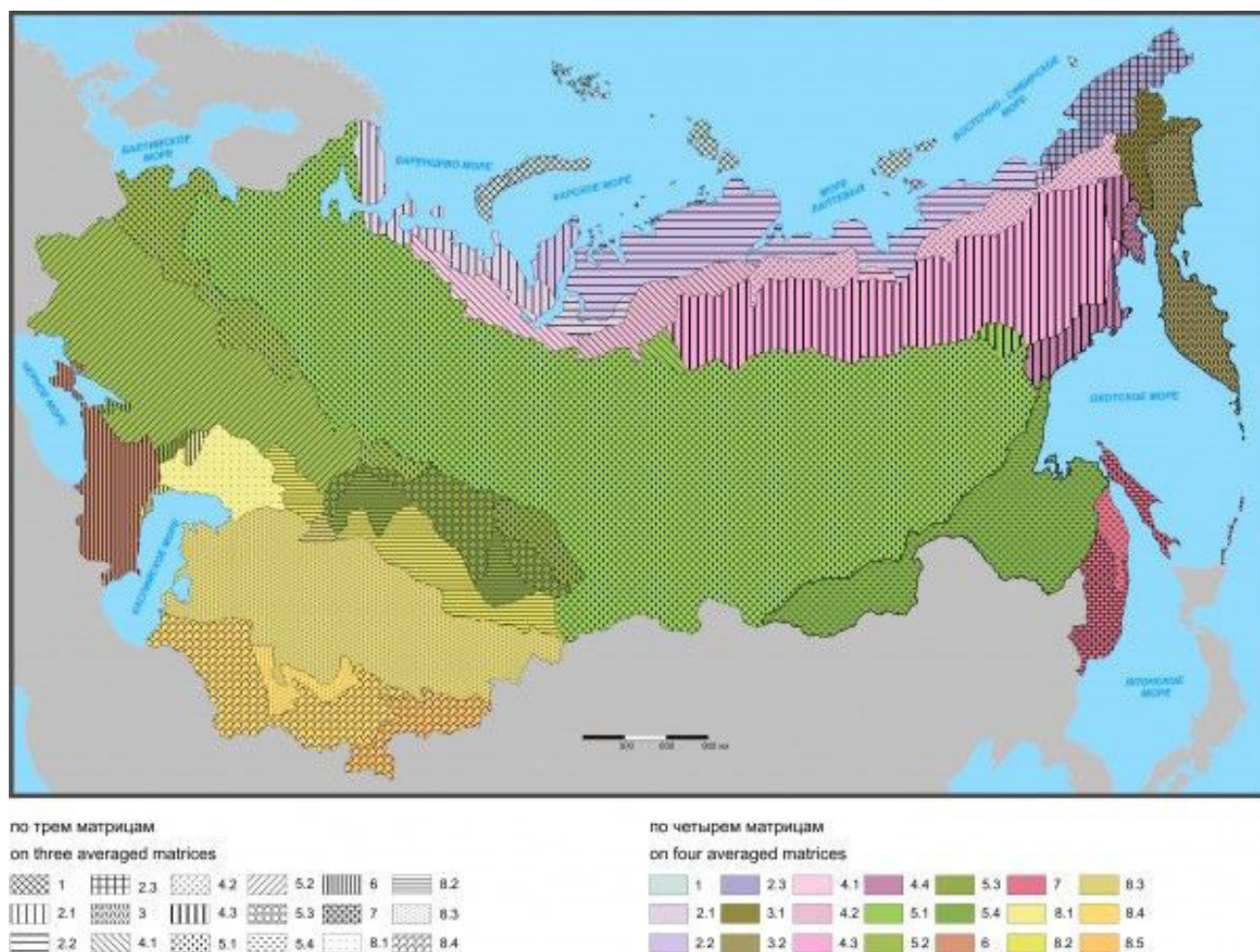


Рис. 6. Флоро-фаунистическое районирование по трем и четырем средним матрицам на уровне провинции
Fig. 6. Floro-faunistic division of Northern Eurasia performed on three and four averaged matrices at the province level

этой доле колеблется от 0.8 до 3 %. В среднем оно равно 2 %. Аппроксимация матрицы сходства, полученной по четырем матрицам, классификацией, составленной по трем первым матрицам, даже чуть лучше, чем составленной по четырем матрицам (62 и 63 %, отклонение – 0.8 %).

Таким образом, по доле учтенной дисперсии различия очень невелики. Противоречие в оценках по числу участков и учтенной дисперсии связано с тем, что различия прослежены, как правило, в пограничных участках или периферических таксонах. Отличающиеся участки и их группы почти одинаково сходны с соседними таксонами, и отнесение их к тому или иному таксону равновероятно, а результаты незначительно отличаются по учтенной дисперсии, и, в общем, безразлично, какой принять вариант расчленения территории. Большая часть отклонений связана с выделением регионов, деление на которые получено при повторной агрегации и в принципе мало информативно. Так, расчеты множественной оценки информативности

показывают, что наиболее значимо деление территории на подобласти (после усреднения по трем и четырем матрицам – 49 и 48 % дисперсии). Деление на провинции при расчете множественной регрессии нарастающим итогом увеличивает учтенную дисперсию на 11 и 12 %, а на регионы – всего на 2 и 1 % (в целом в среднем на 13 %). Именно поэтому, несмотря на значительные отличия по числу участков, эти классификации почти не отличаются по информативности.

В целом складывается впечатление, что две составленные флоро-фаунистические классификации, существенно (на 66 %) различаются по числу участков первоначального разделения территории, но почти не отличаются по информативности как между собой, так и при перекрестной аппроксимации. На этом основании можно говорить о возможности составления двух (и, вероятно, более) классификаций с одинаковой информативностью, т. е. равнозначных по доле учитываемой ими дисперсии одной и той же матрицы сходства, но существенно разли-

чающихся в конфигурации границ. Причины этого, возможно, обусловлены наличием в одной сборной совокупности двух и более блоков с равнозначными по силе проявления, но разнонаправленными трендами. В основном же эти отличия связаны с несовпадением в иерархии выделенных таксонов и оценок информативности по иерархическому ряду: регион – подобласть – провинция. Первый из них (региональный) наименее значим по учтенной дисперсии, хотя с этим рангом деления связано наибольшее число

отклонений по количеству участков. Для второго (подобластного) оценка максимальна, а для последнего (провинциального) уровня оценка занимает в ряду второе место. В итоге можно считать, что объединенное районирование по флоре древесных растений и фауне, судя по незначительным потерям учтенной дисперсии средней матрицы эталонных групп организмов, адекватно отражает общую флоро-фаунистическую неоднородность этой территории, но, естественно, в рамках сделанных допущений.

Библиография

- Атлас СССР . М.: Главное управление геодезии и картографии, 1983. 260 с.
- Биодат. Живая природа и биоразнообразие. Ареалы животных и растений . URL: <http://biodat.ru/db/areal/index.htm> (дата обращения: 15.12.2017).
- Блинова Т. К., Равкин Ю. С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15. № 1. С. 101–121.
- Воронов А. Г., Кучерук В. В. Биотическое разнообразие Палеарктики: проблемы изучения и охраны // Биосферные заповедники: Труды I советско-американского симпозиума СССР, 5–17 мая 1976 г. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 7–20.
- Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР . М.: Наука, 1973. 203 с.
- Мосеев Д. С., Сергиенко Л. А. К флоре островов архипелага Земля Франца-Иосифа и северной части архипелага Новая Земля (аннотированный список видов) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 4 (165). С. 48–64.
- Нухимовская Ю. Д., Губанов И. А., Исаева-Петрова Л. П., Пронькина Г. А. Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 2. Сосудистые растения: В 2 ч. . М.: МСОП, 2003. 783 с.
- Равкин Ю. С., Богомоллова И. Н., Цыбулин С. М. Фаунистическое районирование Северной Евразии // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2015а. № 3. С. 29–40.
- Равкин Ю. С., Богомоллова И. Н., Цыбулин С. М. Сравнительное районирование Северной Евразии по древесным растениям и наземным позвоночным // Сибирский лесной журнал. 2015б. № 5. С. 42–53.
- Равкин Ю. С., Богомоллова И. Н., Цыбулин С. М. Экологическая организация флоро-фаунистической неоднородности Северной Евразии // Принципы экологии. 2017. № 1. С. 56–70.
- Равкин Ю. С., Богомоллова И. Н., Цыбулин С. М., Легалов А. А. Районирование Северной Евразии по фауне короедов (Scolytidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2014. № 13(3). С. 271–279.
- Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография . Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Равкин Ю. С., Седельников В. П., Сергеев М. Г., Титлянова А. А., Хмелёв В. А., Богомоллова И. Н., Цыбулин С. М. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение V. Экосистемы суши // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18. № 6. С. 773–788.
- Рихтер Г. Д. Физико-географическое районирование СССР // Физико-географический атлас мира. М.: Изд-во АН СССР и Главного управления геодезии и картографии СССР, 1964. С. 248–249.
- Флора СССР . М.; Л., 1934. Т. 1. 302 с.
- Efron B. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife // Annals of Statistics. 1979. Vol. 7. № 1. P. 1–26.
- Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Legalov A. A. Zoning of Northern Eurasia based on the fauna of pine flower, fungus and leaf-rolling weevils (Coleoptera: Nemonychidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Attelabidae) // Евразийский энтомологический журнал. 2015. № 14 (4). С. 367–373.
- Udvardy M. D. F. Classification of the Biogeographic Provinces of the World Occasional № 18 Int. Union for Conservation of Nature. Morges, Switzerland, 1975. P. 1–48.

Благодарности

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, выполнены по программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № ААААА-А16-116121410122-4, и частично в рамках «Программы повышения конкурентоспособности Томского государственного университета». Авторы искренне признательны Т. Н. Добрецовой, В. С. Жукову, В. Г. Ивлиеву и Е. С. Равкину за ценные советы при обсуждении статьи до ее публикации.

ASSESSMENT OF THE STABILITY OF BOUNDARIES IN FLORA-FAUNISTIC ZONING

RAVKIN Yuri Solomonovich	<i>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, zm.nsc@yandex.ru</i>
BOGOMOLOVA Irina Nikolaevna	<i>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, i3335907@mail.ru</i>
TSYBULIN Sergey Mihajlovich	<i>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, tcsn_tomsk@mail.ru</i>
CHESNOKOVA Svetlana Vital'evna	<i>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, tchsvet@mail.ru</i>

Key words:

flora
fauna
Northern Eurasia
zoning
cluster analysis
linear qualitative
approximation
factors
connection assessment
representations
informativeness

Summary: The publication has been prepared as a continuation of the previous article. The results of complex floro-faunistic zoning of Northern Eurasia have been described earlier. This region which covers the territory of the former USSR within the borders of 1991 was previously divided into 597 sections. For every section Jaccard coefficients of similarity were calculated separately for woody plants flora (1), for invertebrates' fauna (2) and vertebrates' fauna (3). The zoning was carried out on the basis of the analysis of the average matrix of similarity coefficients. To assess the representativeness of the used materials and stability of the boundaries, it was proposed to gradually increase the number of averaged matrices with additional attraction of the available data on other groups of organisms. This approach is realized by adding one more, the fourth matrix calculated from the flora of all vascular plants at a genus level to the three matrices of similarity coefficients mentioned above. The inclusion of additional matrix in the calculation of similarity increased the number of features from 2156 to 3799 and species and genii – two times. As a result, the previous classification representations changed ambiguously. Formally, the differences in the new classification covered 66 % of the sections. But in comparative assessing of the information content of the old and new classifications, the average deviation (in absolute value) did not exceed 0.8 % of the total variance of the similarity coefficients matrix. This indicates the reliability of the previously expressed judgments about the floro-faunistic heterogeneity of the region and enables to draw up several classifications that are different significantly in the composition of taxa, but equivalent in the proportion of the variance of the same similarity matrix. As in the previous work, in the course of the study we used non-traditional methods of applied statistics combining in one algorithm the approaches of cluster and factor analysis. The original method of linear qualitative approximation of the coupling matrices was also used, this allowed to take into account the nonlinearity of the coupling using the selected gradations of the factors revealed in the cluster-factor analysis.

Reviewer: V. A. Prelovskij

Received on: 26 March 2018

Published on: 30 June 2018

References

- Atlas of the USSR. M.: Glavnoe upravlenie geodezii i kartografii, 1983. 260 p.
Blinova T. K. Ravkin Yu. S. Ornithofaunistic zoning of Northern Eurasia, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2008. T. 15. No. 1. P. 101–121.
Efron B. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife, Annals of Statistics. 1979. Vol. 7. No. 1. P. 1–26.
Flora of USSR. M.; L., 1934. T. 1. 302 p.

- Kurnaev S. F. Forest-growing regionalization of USSR. M.: Nauka, 1973. 203 p.
- Moseev D. S. Sergienko L. A. To the flora of the Franz Josef Land archipelago islands and the northern part of the Novaya Zemlya archipelago (annotated list of species), *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2017. No. 4 (165). P. 48–64.
- Nuhimovskaya Yu. D. Gubanov I. A. Petrova L. P. Pron'kina G. A. The current state of the biological diversity within protected areas in Russia. 2nd issue: Vascular plants. M.: MSOP, 2003. 783 p.
- Ravkin Yu. S. Bogomolova I. N. Cybulin S. M. Legalov A. A. Zoning of Northern Eurasia in the Scolytidae fauna, *Evraziyskiy entomologicheskij zhurnal*. 2014. No. 13(3). P. 271–279.
- Ravkin Yu. S. Bogomolova I. N. Cybulin S. M. Comparative zoning of Northern Eurasia on woody plants and terrestrial vertebrates, *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 2015b. No. 5. P. 42–53.
- Ravkin Yu. S. Bogomolova I. N. Cybulin S. M. Ecological arrangement of floro-faunistic heterogeneity of Northern Eurasia, *Principy ekologii*. 2017. No. 1. P. 56–70.
- Ravkin Yu. S. Bogomolova I. N. Cybulin S. M. The faunistic zoning of Northern Eurasia, *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. 2015a. No. 3. P. 29–40.
- Ravkin Yu. S. Kupershtoh V. L. Trofimov V. A. Spatial organization of the bird population, *Pticy lesnoy zony Priob'ya*. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1978. P. 253–269.
- Ravkin Yu. S. Livanov S. G. Factor zoogeography. Novosibirsk: Nauka, 2008. 205 p.
- Ravkin Yu. S. Sedel'nikov V. P. Sergeev M. G. Titlyanova A. A. Bogomolova I. N. Cybulin S. M. Soobschenie V. Spatial-Typological Differentiation of the West Siberian Plain. Communication V: Terrestrial Ecosystems, *Sibirskiy ekologicheskij zhurnal*. 2011. T. 18. No. 6. P. 773–788.
- Ravkin Yu. S., Bogomolova I. N., Tsybulin S. M., Legalov A. A. Zoning of Northern Eurasia based on the fauna of pine flower, fungus and leaf-rolling weevils (Coleoptera: Nemonychidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Attelabidae), *Evraziyskiy entomologicheskij zhurnal*. 2015. No. 14 (4). P. 367–373.
- Rihter G. D. Physico-geographical zoning of the USSR, *Fiziko-geograficheskij atlas mira*. M.: Izd-vo AN SSSR i Glavnogo upravleniya geodezii i kartografii SSSR, 1964. P. 248–249.
- Udvardy M. D. F. Classification of the Biogeographic Provinces of the World Occasional No. 18 Int. Union for Conservation of Nature. Morges, Switzerland, 1975. P. 1–48.
- Voronov A. G. Kucheruk V. V. Biological diversity of the Palearctic: problems of study and protection, *Biosfernye zapovedniki: Trudy I sovetsko-amerikanskogo simpoziuma SSSR*, 5–17 maya 1976 g. L.: Gidrometeoizdat, 1977. P. 7–20.
- Wildlife and biodiversity. Areas of animals and plants. URL: <http://biodat.ru/db/areal/index.htm> (data obrascheniya: 15.12.2017).



УДК УДК 574.3.591

ЛЕЙКОЦИТАРНЫЙ СОСТАВ КРОВИ И МИКРОЯДРА В ЭРИТРОЦИТАХ АМФИБИЙ ЗАГРЯЗНЕННЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

РОМАНОВА

Елена Борисовна

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, romanova@ibbm.unn.ru

ШАПОВАЛОВА

Кристина Вадимовна

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, kristin.shapovalova@gmail.com

РЯБИНИНА

Елена Сергеевна

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, ryabinina.e.s@yandex.ru

Ключевые слова:

лейкоцитарная
формула крови
лейкоциты
эритроциты
микроядерный тест
микроядра
иммунный статус
амфибии

Аннотация: Аутэкологические исследования необходимы для получения характеристик популяций, обеспечивающих устойчивое существование животных в условиях антропогенного стресса, и имеют практическую значимость, связанную с оценкой качества среды путем биоиндикации. Цель работы – аутэкологическое исследование лейкоцитарного состава крови и формирование микроядер в эритроцитах крови амфибий. Объект исследования – озерные (70 особей) и прудовые (35 особей) лягушки водных объектов Нижегородской области в течение двух лет наблюдений. Основные методы: качественный и количественный анализ лейкоцитов и эритроцитов крови, гидрохимический анализ методом спектрофотометрии. Статистическую обработку проводили методами непараметрической статистики, корреляционным, дисперсионным анализом (R-studio, Statistica). Определены приоритетные загрязнители водных объектов и рассчитан удельный комбинаторный индекс загрязненности воды. Установлено снижение количества лейкоцитов и эритроцитов в крови амфибий. Выявлены межвидовые различия по содержанию миелоцитов, базофилов, эозинофилов и лимфоцитов. Параметры лейкоцитарной системы крови прудовых лягушек в специфических условиях среды обитания в большей степени обуславливались динамикой лимфоцитов. Лейкограммы озерных лягушек характеризовались возрастанием доли незрелых форм нейтрофильных гранулоцитов и изменением соотношения в крови доли больших и малых лимфоцитов. Показатели крови были скоррелированы с содержанием в водоеме железа ($r = 0.85$, $p = 0.029$) и хлоридов ($r = -0.87$, $p = 0.021$). Установлено, что при повышении уровня загрязнения водоема в период двухлетних наблюдений в крови амфибий возрастала доля эритроцитов с микроядрами прикрепленного и разрыхленного видов на фоне снижения доли оформленных микроядер. Впервые проведено измерение размера микроядер разного типа, встречающихся в эритроцитах амфибий. Показано, что площадь разрыхленных микроядер превосходила площадь оформленных и прикрепленных микроядер. Полученные результаты выявляли особенности лейкоцитарного состава крови и цитогенетического гомеостаза популяций озерных и прудовых лягушек в специфических биотопических условиях.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. Г. Бакиев

Рецензент: В. А. Илюха

Получена: 21 марта 2018 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

Исследование влияния абиотических факторов на живые организмы в современных условиях с целью оценки устойчивости организмов к внешним воздействиям – одна из важнейших задач факториальной экологии. У амфибий, постоянно обитающих в загрязненной водной среде, выявляются разнообразные адаптивные изменения, проявляющиеся в том числе и на уровне крови, ключевой гомеостатической структуры организма (Чернышова, Старостин, 1994; Пескова, 2004; Силс, 2008; Davis et al., 2008 и др.). Адаптивные реакции системы крови амфибий протекают неодинаково не только в различных систематических группах, но и у близких видов (Вершинин, 2004). В связи с этим исследования иммуногематологических показателей не только имеют практическую значимость, связанную с оценкой качества среды путем биоиндикации, но и способствуют получению характеристик популяционного гомеостаза, обеспечивающего выживание и существование животных в условиях антропогенного средового стресса.

Перспективным направлением в изучении влияния факторов окружающей среды на генетический аппарат клеток организма является цитогенетический анализ (микроядерный тест). Анализ основан на особенностях клеток пролиферирующей (в первую очередь эритроцитов разной степени созревания) ткани под воздействием мутагенов образовывать особые ядерные структуры, которые называются микроядрами (Жулева, Дубинин, 1994; Манских, 2006; Кузина, 2010; Luzhna et al., 2013; Mansi et al., 2014 и др.). Несмотря на относительную изученность механизмов возникновения микроядер (Квасов и др., 2000; Манских, 2006; Прошин, 2007; Ковалева, 2008; Woznicki et al., 2004; Koh-ichi et al., 2011), разные характеристики хромосомных нарушений, изменчивости генома и взаимосвязь их с факторами окружающей среды до сих пор остаются несистематизированными.

Цель работы – аутэкологическое исследование лейкоцитарного состава крови и формирование микроядер в эритроцитах озерных *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и прудовых лягушек *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882), обитающих в водных объектах Нижегородской области, в течение двух лет наблюдений.

Материалы

Материалом работы послужили озерные *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и прудовые *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) лягушки, собранные в течение полевых сезонов 2016–2017 гг. в трех водных объектах Нижегородской области, в разной степени подверженных прессу антропогенной нагрузки (табл. 1). Определение видового состава амфибий проводили по внешним морфологическим признакам при помощи определителя (Банников и др., 1977). Определение пола и возраста лягушек проводили по стандартной методике (Шляхтин, Голикова, 1986). Сравниваемые выборки подбирали из животных сходного размера, обоего пола, старше двух лет.

Методы

В исследованных водоемах в прибрежной зоне были отобраны пробы воды, в которых с помощью спектрофотометра Nach DR-2800 определены химические загрязнители: железо общее, марганец, медь, хром, нитрат-ионы (NO_3), нитрит-ионы (NO_2), свинец, никель, цинк, хлориды, сульфаты, сульфиды, нефтепродукты и водородный показатель (рН). По результатам анализа был произведен расчет удельного комбинаторного индекса загрязненности воды УКИЗВ (Смирнова и др., 2011; Гелашвили и др., 2016) по формуле:

$$S_j' = S_j / N_j$$

где S_j – комбинаторный индекс загрязненности воды в j -м створе; N_j – число учитываемых в оценке ингредиентов;

S_j' – удельный комбинаторный индекс загрязненности воды в j -створе.

У всех особей была взята кровь из сердца для определения количественного содержания эритроцитов (тыс./мм³), лейкоцитов (тыс./мм³), лейкоцитарной формулы крови и приготовления мазков для оценки микроядерного теста. Лейкоцитарную формулу определяли по окрашенным препаратам крови (по Романовскому – Гимзе) на 100 клеток и выражали в виде процентного соотношения отдельных видов лейкоцитов (Меньшиков и др., 1981). Подсчет микроядер (Жулева, Дубинин, 1994) осуществляли на микроскопе «Meiji Techno» с использованием иммерсионного объектива при об-

Таблица 1. Эколого-географическая характеристика исследуемых водоемов и объем собранного материала

№ п/п	Водоем	Характеристика водоема	Количество особей
Озерные лягушки <i>Pelophylax ridibundus</i>			
1	Торфокарьер Ситниковского заказника (Нижегородская обл., Борский р-н); географические координаты: широта 56°43'42.93'', долгота 44°07'17.99''	Искусственный водоем, созданный на месте торфодобычи. Находится рядом с территорией Ситниковского орнитологического заказника. Антропогенная нагрузка слабая	35
2	Оз. Силикатное (г. Н. Новгород, Сормовский р-н); географические координаты: широта 56°36'83.89'', долгота 43°78'12.47''	Искусственный водоем, антропогенная нагрузка значительная. Зона многоэтажной застройки, высокая рекреационная нагрузка, автотранспортное и хозяйственно-бытовое загрязнение	35
Прудовые лягушки <i>Pelophylax lessonae</i>			
3	Оз. Вторчермет (г. Н. Новгород, Канавинский р-н); географические координаты: широта 56°31'21.14'', долгота 43°84'89.36''	Искусственный водоем. Антропогенная нагрузка значительная, находится в зоне многоэтажной застройки, испытывает влияние ОАО «Вторчермет»	35

щем увеличении $\times 1500$, просматривая для каждой особи по 2 препарата и анализируя 1000 эритроцитов на препарат (40000 клеток на выборку). Дифференцировали четыре вида микроядер: 1 – оформленные; 2 – прикрепленные; 3 – палочковидные; 4 – разрыхленные (Романова и др., 2018). Окуляр-микрометром проводили измерение большой (2a) и малой (2b) оси каждого микроядра и рассчитывали его площадь (мкм^2) по формуле эллипса: $S = \pi ab$, где a – большая полуось эллипса, b – малая полуось эллипса, $\pi = 3.14$.

Статистическую обработку проводили непараметрическими методами в среде R-studio и программе STATISTICA 10.0 с расчетом критериев: Уилкоксона (W), Краскела м Уоллиса (H), Дана (D), критерия z – при сравнении долей, корреляционным и дисперсионным анализом. Критический уровень значимости (α) принимали равным 0.05. При проведении множественных сравнений производилась коррекция критического уровня значимости с помощью поправки Холма.

Результаты

Спектрофотометрический анализ химического состава вод исследованных водных объектов показал, что основными загрязнителями являлись: железо, марганец, медь, хром и нефтепродукты, содержание которых в наблюдаемый период времени варьировало. Качество воды, согласно удельному комбинаторному индексу загрязненности воды (УКИЗВ), ухудшилось во всех водоемах (табл. 2).

Так, в 2016 г. воды торфокарьера характеризовались как слабо загрязненные, II класс качества воды; воды оз. Силикатное и оз. Вторчермет относились к III классу качества, умеренно загрязненные. Результаты гидрохимического анализа в 2017 г. показали соответствие вод IV классу качества, очень грязная во всех водных объектах.

В течение двухлетних наблюдений изменялись и иммуногематологические показатели индикаторных видов. Так, у озерных (торфокарьер) и прудовых (оз. Вторчермет) лягушек в периферической крови происходило снижение количества лейкоцитов.

Таблица 2. Гидрохимический анализ загрязненности воды исследуемых водоемов

Водоем	Год	УКИЗВ, отн. ед.	Класс качества воды
Торфокарьер	2016	2.06	II, слабо загрязненная
	2017	9.5	IV, очень грязная
Оз. Силикатное	2016	4.87	III, умеренно загрязненная
	2017	7.2	IV, очень грязная
Оз. Вторчермет	2016	4.51	III, умеренно загрязненная
	2017	9.1	IV, очень грязная

Пониженное содержание лейкоцитов в крови озерных лягушек оз. Силикатное наблюдалось в течение всего периода исследований.

Супрессорное действие комплекса загрязнителей водной среды обитания проявлялось и в снижении количества эритроцитов в периферической крови амфибий. Так,

в 2017 г. у озерных лягушек торфокарьера выявлено снижение числа эритроцитов в 1.3 раза ($W = 2.59$; $p = 0.009$); у особей оз. Силикатное – в 1.25 раза ($W = 3.41$; $p = 0.0006$); у прудовых лягушек (оз. Вторчермет) – в 1.9 раза ($W = 3.4$; $p = 0.0006$) по сравнению с 2016 г. (табл. 3).

Таблица 3. Общее содержание лейкоцитов ($M \pm m$) и эритроцитов ($M \pm m$) в крови лягушек

№ п/п	Водоем	Год	Содержание лейкоцитов, тыс./мм ³	Содержание эритроцитов, тыс./мм ³
Озерные лягушки <i>Pelophylax ridibundus</i>				
1	Торфокарьер	2016	22.10 ± 1.22*	215.50 ± 4.67*
		2017	8.30 ± 3.48*	163.55 ± 2.99*
2	Оз. Силикатное	2016	15.40 ± 0.42	216.86 ± 1.79*
		2017	13.85 ± 4.48	172.22 ± 2.15*
Прудовые лягушки <i>Pelophylax lessonae</i>				
3	Оз. Вторчермет	2016	34.33 ± 2.51*	191.80 ± 3.66*
		2017	14.35 ± 6.25*	99.25 ± 2.81*

Примечание. M – среднее арифметическое; m – ошибка среднего арифметического. * – статистически значимые различия по критерию Уилкоксона (W).

Методом многомерного дисперсионного анализа с расчетом λ Уилкса ($\lambda_{\text{Wilks}} = 0.209$, $p < 0.001$) подтверждена значимость различий по совокупности показателей лейкоцитарного состава крови между выборками зеленых лягушек в 2016 и 2017 гг. Установлено, что на 79 % (коэффициент $\eta^2 = 0.791$) дисперсия зависимых переменных, показателей лейкоцитарной формулы крови, может быть объяснена межгодовой изменчивостью. Значение λ Уилкса ($\lambda_{\text{Wilks}} = 0.614$, $p < 0.001$) подтверждало и значимость межвидовых различий по совокупности показателей лейкоцитарного состава крови между выборками озерных и прудовых лягушек. Показано, что на 64 % (коэффициент $\eta^2 = 0.647$) дисперсия зависимых переменных, показателей лейкоцитарной формулы крови, может быть объяснена классом качества воды, определенного по удельному комбинаторному индексу загрязненности.

В течение двух лет наблюдений наиболее стабильные показатели лейкоцитарной формулы крови сохранялись у озерных лягушек торфокарьера. У этих особей наблюдалось снижение в крови доли палочкоядерных нейтрофилов, эозинофилов и повышение доли моноцитов при отсутствии статистически значимых различий в количестве других показателей. Следует отметить, что этот водный объект характеризовался слабым антропогенным влиянием и изменение комплексного индекса качества воды (слабо загрязненная, II класс, 2016; очень грязная, IV класс, 2017) определялось повышением фонового содержания элемента природного происхождения (марганца). У озерных лягушек оз. Силикатное изменились все значения лейкоцитарной формулы крови, кроме содержания миелоцитов, доля которых оставалась высокой в течение всего периода наблюдений. Прудовые лягушки характеризовались снижением в крови доли миелоцитов, больших лимфоцитов и возрастанием количества клеток гранулоцитарного ряда (табл. 4).

Лейкоцитарные формулы крови прудовых и озерных лягушек, усредненные по всем исследованным особям, анализировались как между выделенными группами с помощью множественного критерия Краскела – Уоллиса, так и внутри групп с применением критерия Дана. Сравнение лейкоцитарного состава крови озерных и прудовых лягушек по критерию Краскела – Уоллиса выявило межвидовые различия по содержанию миелоцитов, базофилов, эозинофилов и лим-

фоцитов. Изменчивость параметров лейкоцитарной системы крови прудовых лягушек в специфических условиях среды обитания затрагивала лимфоцитарные клетки, отвечающие за формирование адаптивного иммунитета. В крови прудовых лягушек преобладали некрупные лимфоциты ($H = 39.16$, $p < 0.001$, 2016; $H = 24.02$, $p < 0.001$, 2017). Доля крупных, зрелых лимфоцитов у прудовых лягушек, по сравнению с озерными, оказалась пониженной ($H = 36.62$, $p < 0.001$, 2016; $H = 24.94$, $p < 0.001$, 2017). При снижении в 2017 г. по сравнению с 2016 г. в крови прудовых лягушек количества лейкоцитов (лейкопении) такой характер лейкоцитарной формулы свидетельствовал об истощении костномозговых резервов организма. В отношении клеток гранулоцитарного ряда в 2016 г. выявлены значимые различия между озерными лягушками торфокарьера и прудовыми по всем показателям, кроме миелоцитов. В 2017 г. установлены различия между этими выборками по содержанию: миелоцитов ($Z = 3.68$, $p = 0.0006$), сумме нейтрофилов ($Z = 3.39$, $p = 0.002$) и эозинофилов ($Z = 4.10$, $p = 0.0001$). Лейкоцитарные формулы крови озерных лягушек оз. Силикатное отличались от прудовых повышенной долей базофилов ($Z = 2.54$, $p = 0.03$). Гидрохимические особенности среды обитания накладывали отпечаток и на физиологическое состояние озерных лягушек, что отражалось в повышенном содержании в крови незрелых форм нейтрофильных гранулоцитов и изменении соотношения доли больших и малых лимфоцитов. Повышенная доля в кровяном русле амфибий молодых, незрелых гранулоцитов, коррелировала с содержанием в водных объектах железа ($r = 0.85$, $p = 0.029$) и хлоридов ($r = -0.87$, $p = 0.021$).

На фоне снижения числа эритроцитов в крови озерных и прудовых лягушек в течение двухлетних наблюдений выявлены как количественные, так и качественные изменения цитогенетического гомеостаза. Вначале отметим возрастание доли эритроцитов с микроядрами в крови лягушек при повышении уровня загрязнения водоема (рис. 1). Так, у озерных лягушек оз. Силикатное доля микроядер возросла в 4.3 раза ($W = 3.82$; $p = 0.0001$), у прудовых лягушек оз. Вторчермет – в 2.3 раза ($W = 3.65$; $p = 0.00025$). Усредненный показатель доли эритроцитов с микроядрами озерных лягушек торфокарьера в течение двух лет оставался высоким (табл. 5). По-видимому, специфические условия обводненного торфокарьера с высо-

Таблица 4. Лейкоцитарные формулы крови зеленых лягушек

Показатель	Показатели лейкограммы, %								
	миелоциты	юные нейтрофилы	палочкоядерные нейтрофилы	сегментоядерные нейтрофилы	базофилы	эозинофилы	моноциты	лимфоциты большие	лимфоциты малые
Озерные лягушки (<i>Pelophylax ridibundus</i>), торфокарьер, 2016 г.									
<i>M</i>	8.0	2.2	3.27	4.27	3.33	4.26	1.6	23.93	49.13
<i>m</i>	0.2	0.14	0.15	0.23	0.25	0.18	0.13	0.5	0.39
Озерные лягушки (<i>Pelophylax ridibundus</i>), торфокарьер, 2017 г.									
<i>M</i>	9.40	3.26	2.60	5.05	2.90	3.00	2.90	25.00	45.40
<i>m</i>	0.89	0.76	0.54	1.07	0.33	0.35	0.37	1.68	2.24
<i>W</i>	1.82	1.42	2.41	0.36	0.50	2.62	2.48	1.73	1.82
<i>p</i>	0.07	0.15	0.02	0.72	0.62	0.01	0.01	0.08	0.07
Озерные лягушки (<i>Pelophylax ridibundus</i>), оз. Силикатное, 2016 г.									
<i>M</i>	8.00	0.87	0.6	0.6	1.93	4.73	1.4	63.2	19.33
<i>m</i>	0.81	0.24	0.16	0.16	0.21	0.5	0.21	1.27	1.38
Озерные лягушки (<i>Pelophylax ridibundus</i>), оз. Силикатное, 2017 г.									
<i>M</i>	6.00	3.7	1.85	3.60	6.75	7.30	2.65	19.25	48.70
<i>m</i>	0.74	0.87	0.40	0.70	0.74	0.84	0.34	1.02	1.22
<i>W</i>	1.39	3.13	2.22	3.23	3.40	2.22	2.20	3.41	3.41
<i>p</i>	0.16	0.001	0.002	0.001	0.0006	0.02	0.027	0.001	0.001
Прудовые лягушки (<i>Pelophylax lessonae</i>), оз. Вторчермет, 2016 г.									
<i>M</i>	8.4	0.73	0.8	1.07	2.53	6.73	2.47	17.53	60.13
<i>m</i>	1.1	0.18	0.28	0,3	0.22	0.37	0.26	1.0	1.43
Прудовые лягушки (<i>Pelophylax lessonae</i>), оз. Вторчермет, 2017 г.									
<i>M</i>	4.70	2.65	2.40	3.15	4.30	7.70	2.60	13.80	58.85
<i>m</i>	0.60	0.59	0.26	0.57	0.44	0.85	0.41	0.80	1.37
<i>W</i>	2.38	2.59	2.64	1.85	2.65	0.71	0.38	2.47	0.14
<i>p</i>	0.017	0.01	0.008	0.064	0.008	0.477	0.7	0.013	0.887

Примечание. *M* – среднее арифметическое; *m* – ошибка среднего арифметического; *W* – критерий Уилкоксона; *p* – уровень значимости. Жирным текстом выделены статистически значимые различия, $\alpha = 0.05$.

кой кислотностью, низкой минерализацией, значительным содержанием органических соединений (Муравьева и др., 2010), превышением ПДК^{рыб-хоз} по содержанию железа (18.3 ПДК, 2016; 14 ПДК, 2017), марганца (375 ПДК, 2017), нефтепродуктов (6 ПДК, 2016; 2.62 ПДК, 2017) и других загрязнителей способствовали формированию микроядер в эритроцитах крови озерных лягушек.

Результаты дисперсионного анализа

выявили влияние фактора (класс качества воды) ($\lambda_{Wilks} = 0.926$, $p = 0.009$) на индукцию микроядер в эритроцитах периферической крови лягушек и подтверждали значимость межвидовых ($\lambda_{Wilks} = 0.917$, $p = 0.003$) и межгодовых ($\lambda_{Wilks} = 0.850$, $p < 0.001$) различий по совокупности показателей микроядерного теста между озерными и прудовыми лягушками в 2016 и 2017 гг.

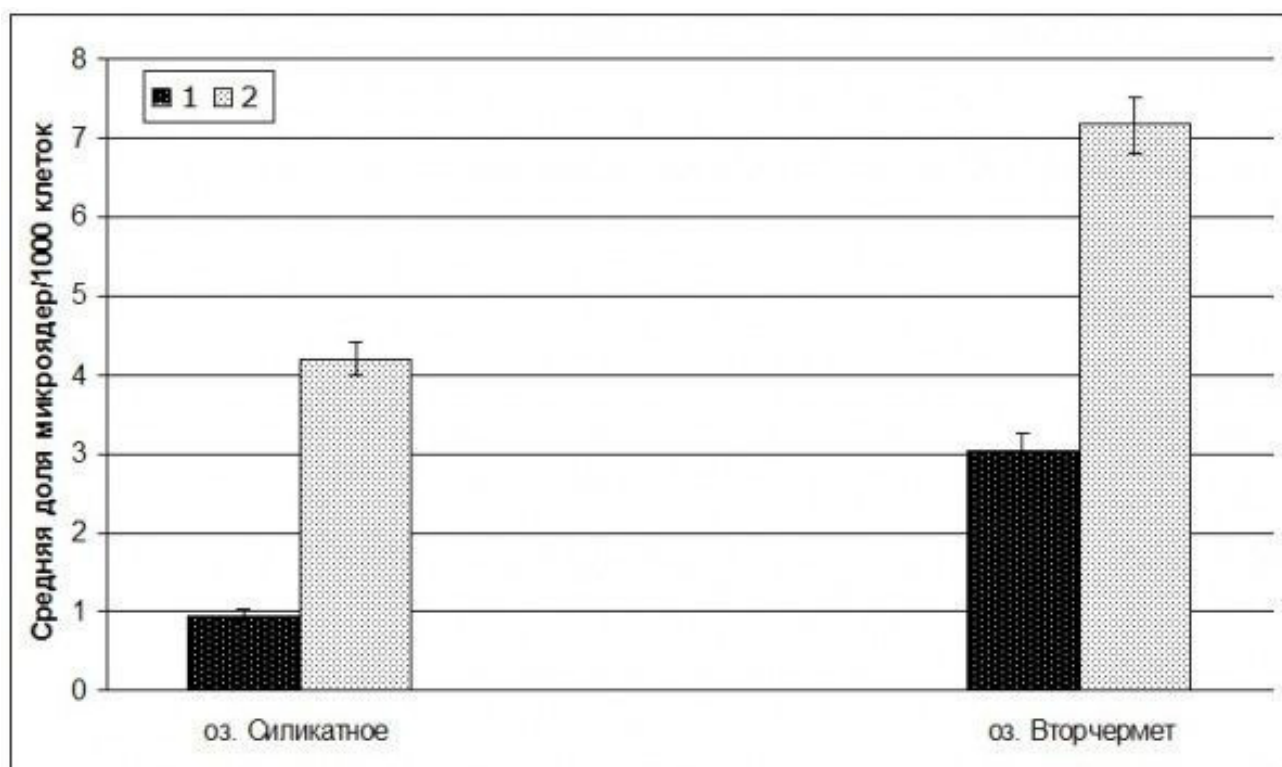


Рис. 1. Изменение доли эритроцитов с микроядрами в крови озерных (оз. Силикатное) и прудовых (оз. Вторчермет) лягушек в период с 2016 по 2017 г. 1 – 2016 г.; 2 – 2017 г. По оси абсцисс – исследованные водоемы; по оси ординат – средняя доля микроядер в эритроцитах крови/1000 клеток

Fig. 1. Change of the share of erythrocytes with micronuclei in the blood of lake frogs (lake. Silicate) and pond frogs (lake Vtorchermet) during the period from 2016 to 2017. 1 – 2016 year; 2 – 2017 year. x-axis – studied reservoirs; y-axis – average share of micronuclei in red blood cells/1000 cells

При этом во всех исследованных выборках не только возросло среднее содержание эритроцитов с микроядрами, но и изменялось соотношение видов микроядер в эритроцитах. Наиболее выраженные изменения отмечены в выборках озерных лягушек оз. Силикатное и прудовых лягушек оз. Вторчермет. Доля эритроцитов с оформленными микроядрами у этих особей уменьшалась, и возрастала доля эритроцитов с прикрепленными микроядрами (рис. 2).

Непараметрическим ранговым корреляционным анализом по Спирману (r) показано существование статистически значимой положительной умеренной взаимосвязи между индукцией микроядер разрыхленно-

го типа и содержанием в водоеме марганца ($r = 0.69$; $p = 0.01$); между микроядрами прикрепленного типа и содержанием в водоеме хлоридов ($r = 0.64$; $p = 0.02$). Таким образом, при повышении в водоеме концентрации марганца (мг/л) наблюдалось увеличение доли разрыхленных, а при повышении в водоеме концентрации хлоридов – доли прикрепленных микроядер в эритроцитах крови лягушек обоих видов.

Сравнительный анализ размеров микроядер показал, что площадь разрыхленных (6.99 ± 0.32 мкм²) превосходила площадь оформленных ($D = 3.10$, $p = 0.01$) и прикрепленных ($D = 24.19$, $p < 0.001$) микроядер в 2–3 раза (табл. 6).

Таблица 5. Сравнение выборок из популяций зеленых лягушек по содержанию микроядер

Показатель	Озерные лягушки				Прудовые лягушки	
	торфокарьер		оз. Силикатное		оз. Вторчермет	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017
Сумма микроядер в выборке	114	145	29	169	91	274
В том числе: оформленные микроядра	27/0.9	14/0.35	4/0.13*	1/0.02	29/0.97	3/0.07
	$W = 2.69, p = 0.0069$		$W = 1.82, p = 0.06789$		$W = 3.15, p = 0.0016$	
прикрепленные микроядра	32/1.07	49/1.22	4/0.13	132/3.3	24/0.80	213/5.32
	$W = 0.59, p = 0.5502$		$W = 4.07, p = 0.00005$		$W = 4.11, p = 0.00004$	
палочковидные микроядра	6/0.2	4/0.1	1/0.03	–	6/0.2	3/0.07
	$W = 0.94, p = 0.3454$		–		$W = 1.15, p = 0.2488$	
разрыхленные микроядра	49/1.63	82/2.05	20/0.67	36/0.9	32/1.06	68/1.7
	$W = 0.65, p = 0.5097$		$W = 0.51, p = 0.06051$		$W = 1.007, p = 0.3134$	
Средняя доля эритроцитов с микроядрами /1000 клеток	3.8 ± 0.69	3.7 ± 0.49	0.97 ± 0.18	4.2 ± 0.54	3.03 ± 0.53	7.17 ± 0.85
	$W = 0.28, p = 0.7759$		$W = 3.82, p = 0.0001$		$W = 3.65, p = 0.00025$	

Показатель	Озерные лягушки				Прудовые лягушки	
	торфокарьер		оз. Силикатное		оз. Вторчермет	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017
Сумма микроядер в выборке	114	145	29	169	91	274
В том числе: оформленные микроядра	27/0.9	14/0.35	4/0.13*	1/0.02	29/0.97	3/0.07
	$W = 2.69, p = 0.0069$		$W = 1.82, p = 0.06789$		$W = 3.15, p = 0.0016$	
прикрепленные микроядра	32/1.07	49/1.22	4/0.13	132/3.3	24/0.80	213/5.32
	$W = 0.59, p = 0.5502$		$W = 4.07, p = 0.00005$		$W = 4.11, p = 0.00004$	
палочковидные микроядра	6/0.2	4/0.1	1/0.03	–	6/0.2	3/0.07
	$W = 0.94, p = 0.3454$		–		$W = 1.15, p = 0.2488$	
разрыхленные микроядра	49/1.63	82/2.05	20/0.67	36/0.9	32/1.06	68/1.7
	$W = 0.65, p = 0.5097$		$W = 0.51, p = 0.06051$		$W = 1.007, p = 0.3134$	
Средняя доля эритроцитов с микроядрами /1000 клеток	3.8 ± 0.69	3.7 ± 0.49	0.97 ± 0.18	4.2 ± 0.54	3.03 ± 0.53	7.17 ± 0.85
	$W = 0.28, p = 0.7759$		$W = 3.82, p = 0.0001$		$W = 3.65, p = 0.00025$	

Примечание. W – критерий Уилкоксона, p – уровень значимости. * – в числителе: число эритроцитов с микроядрами в выборке, шт.; в знаменателе: доля клеток с микроядрами на 1000 эритроцитов.

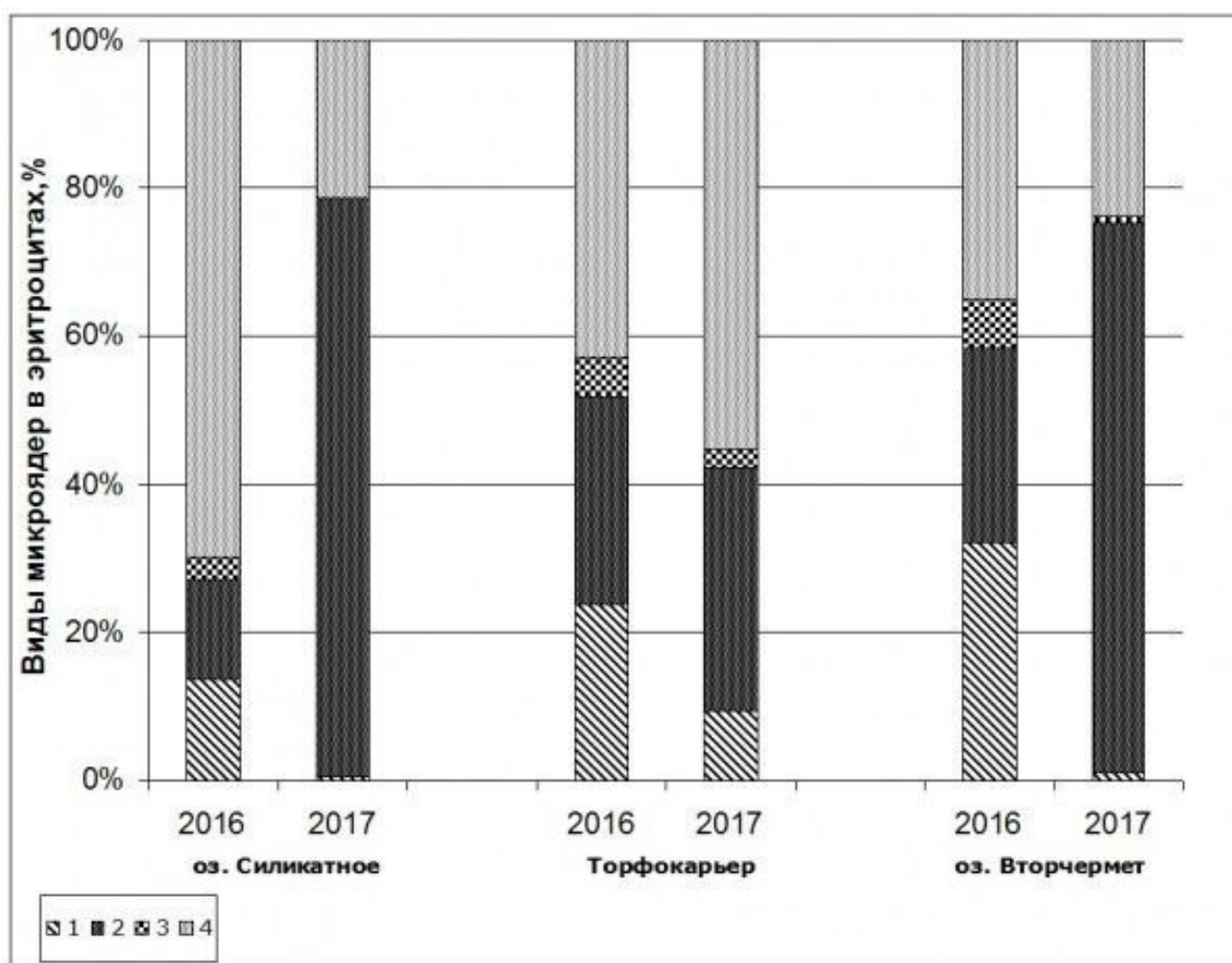


Рис. 2. Изменение соотношения видов микроядер в эритроцитах крови озерных (оз. Силикатное, торфокарьер) и прудовых (оз. Вторчермет) лягушек, обитающих в загрязненных водоемах. 1 – оформленные микроядра, 2 – прикрепленные микроядра, 3 – палочковидные микроядра, 4 – разрыхленные микроядра

Fig. 2. Change of the ratio of types of micronuclei in erythrocytes in the blood of marsh frogs (lake Silicate, a peat bog) and pool frogs (lake Vtorchermet) dwelling in polluted reservoirs. 1 – rounded micronuclei, 2 – attached micronuclei, 3 – rod-shaped micronuclei, 4 – disintegrated micronuclei

Таблица 6. Площадь разных видов микроядер (мкм^2) в эритроцитах зеленых лягушек урбанизированной территории

Показатель	Виды микроядер в эритроцитах			
	1. Оформленные	2. Прикрепленные	3. Палочковидные	4. Разрыхленные
<i>M</i>	3.06	1.48	3.80	6.99
<i>m</i>	0.34	0.03	0.79	0.32
<i>H, p</i>	$H = 620.22, p < 0.001$			
<i>D, p</i>	$D_{1-2} = 5.07, p < 0.001; D_{1-3} = 0.56, p = 1.00; D_{1-4} = 3.10, p = 0.01;$			
	$D_{2-3} = 3.18, p = 0.008; D_{2-4} = 24.19, p < 0.001; D_{3-4} = 0.98, p = 1.00$			

Примечание. *M* – среднее арифметическое; *m* – ошибка среднего арифметического; *H* – критерий Краскела – Уоллиса; *D* – критерий Дана; *p* – уровень значимости. Жирным текстом выделены статистически значимые различия, $\alpha = 0.05$.

Обсуждение

Амфибии являются связующим звеном между водными и наземными экосистемами, реагируют активными адаптивными и микроэволюционными преобразованиями на весь спектр экологических факторов, характерных для локального местообитания (Вершинин, 2004). Согласно данным литературы (Гелашвили и др., 2005, 2012), подавляющее большинство водоемов в городских округах Нижнего Новгорода характеризуется смешанным антропогенно-природным загрязнением, при этом присутствующие в водоеме микроэлементы – марганец и железо – имеют природное происхождение, а медь, цинк, хром, хлориды – техногенное.

Сетевое представление о законах функционирования организма и количественно-качественный принцип развития адаптаций в ответ на действие раздражителей позволяют заключить, что в зависимости от интенсивности стресс-факторов в организме происходят изменения гематологических параметров, направленные на обеспечение оптимального уровня жизнедеятельности (Чернышова, Старостин, 1998; Силс, 2008; Davis et al., 2008 и др.). Известно, что у земноводных выявлены разнообразные адаптивные изменения к условиям загрязненной водной среды пестицидами, тяжелыми металлами и нефтепродуктами (Пескова, 2004). Различные химические соединения меди, марганца и сульфаты приводят к развитию хронического стресса у лягушек и повышению индекса сдвига лейкоцитов (Минеева, Минеев, 2011). В наших исследованиях гематоксическое воздействие приоритетных загрязнителей водных объектов, таких как медь, нефтепродукты и др., подтверждалось лейкоцитозом и свидетельствовало о протекании воспалительных процессов в организме прудовых и озерных лягушек. Известно, что эритропоэтическая активность костного мозга амфибий коррелирует с содержанием в водоемах железа ($r = -0.81$, $p = 0.04$), нефтепродуктов ($r = 0.89$, $p = 0.015$) и других поллютантов (Романова и др. 2017). В условиях постоянного обитания в загрязненных водоемах (особенно нефтепродуктами) увеличение числа эритроцитов в крови является, по-видимому, компенсаторной реакцией, поскольку обеспечивает повышение кислородной емкости крови и способствует выживанию амфибий. При этом в смеси загрязнителей может происходить и усиление токсического действия отдельных поллютан-

тов на эритропоэз, что приведет, напротив, к снижению числа эритроцитов в периферической крови амфибий. Наблюдаемую при этом стимуляцию гранулоцитопоеза можно рассматривать как своеобразную защитную (антимикробную и антитоксическую) реакцию. Показано, что гиперэозинофилия и базофилия свидетельствуют о попытке организма амфибий справиться с высокими дозами токсических веществ (Чернышева, Старостин, 1994).

Хорошо известны иммунотоксические эффекты ртути (Neromusceno et al., 1997; Kour et al., 2016), хлорида кадмия (Kasuba et al., 2003), бензо(а)пирена (Woznicki et al., 2004), синергический эффект кадмия, хрома и меди (Zhu, Zhang, 1999). По всей видимости, присутствующие в исследованных водных объектах загрязнители природного (марганец) и техногенного (медь, хром, хлориды) происхождения, являясь гемотоксинами, приводили к возрастанию доли эритроцитов с микроядрами в крови амфибий.

Заключение

Анализ данных литературы и полученные результаты позволяют заключить, что обитание в загрязненной среде может приводить к появлению адаптационных и патологических изменений в организме амфибий. Формирование адаптивной реакции на популяционном уровне определялось разнокачественностью особей по основным физиологическим свойствам, поэтому их выборки по-разному реагировали на уровень и специфику загрязнения водной среды. В крови озерных и прудовых лягушек установлено снижение количества лейкоцитов и эритроцитов. Сравнение лейкоцитарных показателей крови амфибий загрязненных водоемов выявило межвидовые различия по содержанию миелоцитов, базофилов, эозинофилов и лимфоцитов. Лейкоцитарные формулы крови прудовых лягушек по сравнению с озерными характеризовались повышенным количеством малых лимфоцитов. Лейкограммы озерных лягушек отражали возрастание доли незрелых форм нейтрофильных гранулоцитов, скоррелированное с содержанием в водоеме железа ($r = 0.85$, $p = 0.029$), хлоридов ($r = -0.87$, $p = 0.021$), и изменение соотношения доли больших и малых лимфоцитов. Микроядерным тестом выявлено ухудшение состояния качества среды обитания, стимулирующее формирование микроядер прикрепленного и разрыхленного

вида на фоне снижения доли оформленных микроядер в эритроцитах крови амфибий. Индукция микроядер прикрепленного типа коррелировала с содержанием в водоеме хлоридов ($r = 0.64$; $p = 0.02$), разрыхленного типа – с содержанием в водоеме марганца ($r = 0.69$; $p = 0.01$). Определяющими факторами образования микроядер в эритроцитах особей разных выборок являлись как химическая природа конкретного загрязнителя, так, по-видимому, и их совокупное воздействие. Впервые проведен сравнительный анализ площади микроядер в крови индикаторных

видов амфибий. Показано, что площадь разрыхленных микроядер в эритроцитах крови амфибий превосходила площадь оформленных и прикрепленных микроядер.

Использованные в работе методы биологической индикации (гематологический подход и микроядерный тест), позволяющие дать интегральную оценку состояния окружающей среды, указывали на экологическое неблагополучие водных объектов и выявляли эколого-генетические особенности организмов-биоиндикаторов в условиях повышенного загрязнения.

Библиография

- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 414 с.
- Вершинин В. Л. Гемопоз бесхвостых амфибий – специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоологический журнал. 2004. № 11. С. 1367–1374.
- Гелашвили Д. Б., Безель В. С., Романова Е. Б., Безруков М. Е., Силкин А. А., Нижегородцев А. А. Принципы и методы экологической токсикологии / Под ред. проф. Д. Б. Гелашвили. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2016. 702 с.
- Гелашвили Д. Б., Копосов Е. В., Лаптев Л. А. Экология Нижнего Новгорода. Н. Новгород: ННГАСУ, 2012. 530 с.
- Гелашвили Д. Б., Охупкин А. Г., Доронина А. И., Колкутин В. И., Иванов Е. Ф. Экологическое состояние водных объектов Нижнего Новгорода: Монография. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2005. 414 с.
- Жулева Л. Ю., Дубинин Н. П. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика. 1994. Т. 30. № 7. С. 999–1004.
- Квасов И. Д., Парфенов В. Н., Цветков А. Г. Внутрядерные структуры, содержащие факторы созревания РНК, в ранних вителлогенных ооцитах травяной лягушки // Цитология. 2000. Т. 42. № 6. С. 536–549.
- Ковалева О. А. Цитогенетические аномалии в соматических клетках млекопитающих // Цитология и генетика. 2008. № 1. С. 58–72.
- Кузина Т. В. Изменение структуры ядра эритроцитов периферической крови промысловых рыб Волго-Каспийского канала // Вестник МГОУ. Сер. Естественные науки. 2010. № 2. С. 50–57. URL: <http://www.vestnik-mgou.ru/Articles/Doc/5785> (дата обращения: 29.05.2018).
- Манских В. Н. К вопросу о механизмах образования микроядер в соматических клетках бесхвостых амфибий в норме и при действии N-нитрозо-N-метилкарбамида // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2006. Т. 141. № 2. С. 217–220.
- Меньшиков В. В., Делекторская Л. Н., Золотницкая Р. П. и др. Лабораторные методы исследования в клинике. М.: Медицина, 1987. 368 с.
- Минеева О. В., Минеев А. К. Нарушения лейкоцитарной формулы крови озерной лягушки Саратовского водохранилища // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2011. № 2 (2). С. 94–97.
- Муравьева Л. В., Тихомиров О. А., Марков М. В. Формирование аквально-территориальных комплексов выработанных торфяных болот и их классификация // Ученые записки Казанского университета. Сер. Естественные науки. 2010. Т. 152. Кн. 4. С. 102–115.
- Пескова Т. Ю. Адаптационная изменчивость земноводных в антропогенно загрязненной среде: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2004. 36 с.
- Прошин С. Н. Нарушения морфологии интерфазных ядер в клеточных популяциях животных при оценке на геном дестабилизирующих факторов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.; Пушкин: ВНИИГРЖ, 2007. 33 с.
- Романова Е. Б., Шаповалова К. В., Марьин И. А. Миелограммы озерных (*Pelophylax ridibundus*) и прудовых (*Pelophylax lessonae*) (Amphibia: Ranidae) условно «фоновых» и антропогенно-трансформированных территорий Нижегородской области // Поволжский экологический журнал. 2017. № 3. С. 298–307. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=30565828> (дата обращения: 29.05.2018). DOI: 10.18500/1684–7318–2017–3–298–307.
- Романова Е. Б., Шаповалова К. В., Рябинина Е. С., Гелашвили Д. Б. Лейкоцитарные индексы и микроядра в эритроцитах как популяционные маркеры иммунного статуса *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Ranidae), обитающих в различных биотопических услови-

- ях // Поволжский экологический журнал. 2018. № 1. С. 60–75. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=32779299> (дата обращения: 29.05. 2018). DOI: 10.18500/1684-7318-2018-1-60-75.
- Силс Е. А. Сравнительный анализ гематологических показателей остромордой (*Rana arvalis*, Nilsson, 1842) и озерной (*Rana ridibunda*, Pallas, 1771) лягушек городских популяций // Вестник Оренбургского университета. 2008. № 10 (92). С. 230–235.
- Смирнова В. М., Макеев И. С., Благодаткин А. В. Метод комплексной оценки загрязненности поверхностных вод по гидрохимическим показателям. Определение удельного комбинаторного индекса загрязненности воды (УКИЗВ) и класса качества воды. Н. Новгород, 2011. 19 с.
- Чернышова Э. В., Старостин В. И. Периферическая кровь лягушек рода *Rana* как тест-система для оценки загрязнения окружающей среды // Известия РАН. 1994. Сер. биол. № 4. С. 656–660.
- Шляхтин Г. В., Голикова В. Л. Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1986. 78 с.
- Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // Functional Ecology. 2008. Vol. 22. P. 760–772.
- Nepomuceno J. C., Ferrari I., Spano M. A., Centeno A. J. Detection of micronuclei in peripheral erythrocytes of *Cyprinus carpio* exposed to metallic mercury // Environ and Mol. Mutagenes. 1997. Vol. 30. № 3. P. 293–297.
- Kasuba V., Rozgaj R., Trusic I. Genotoxic effects of cadmium chloride in V79 cell culture / 41 Congress of the European Societies of Toxicology "Eurotox 2003", Florence, Sept. 28 – Oct.1, 2003 // Toxicol. Lett. 2003. Vol. 144. P. 136.
- Koh-ichi U., Atsushi O., Noriaki S. Generation of Micronuclei during Interphase by coupling between cytoplasmic membrane blebbing and nuclear budding // PLoS ONE. 2011. Vol. 6. P. 11 URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0027233> (дата обращения: 29.05.2018).
- Kour P., Tripathi N., Poonam. Micronuclei introduction in different tissues of *Euphlyctis cyanophlyctis* (common skittering frog) exposed to sublethal concentration of mercuric chloride // International Journal of Current Research. 2016. Vol. 8. P. 35680–3568.
- Luzhna L., Kathiria P., Kovalchuk O. Mironuclei in genotoxicity assessment: from genetics to epigenetics and beyond // Frontiers in Genetic. 2013. Vol. 4. P. 17. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23874352> (дата обращения: 29.05.2018).
- Mansi A., Sunitha J. D., Geetanshu D., Neelakshi S. R. Micronuclei assay of exfoliated oral mucosal cells: review // Annals of Dental Specialty. 2014. Vol. 2. P. 47–50. URL: <https://pdfs.semanticscholar.org/e965/408168ba3699938d4062fd282a8eff66284e.pdf> (дата обращения: 29.05.2018).
- Woznicki P., Lewandowska R., Brzuzan P. The level of DNA damage and the frequency of micronuclei in haemolymph of freshwater mussels *Anodonta woodiana* exposed to benzo(a)pyrene // Acta toxicol. 2004. Vol. 12. № 1. P.41–45.
- Zhu Yi., Zhang Y. Formation of micronuclei in carp polychromatocytes under the influence of cadmium, chromium and copper: synergistic effect // J. Nanjing Norm. Univ. Nat. Sci. 1999. Vol. 22. № 3. P. 60–63.

Благодарности

Авторы выражают благодарность д. б. н. В. Н. Якимову за конструктивные советы и помощь при интерпретации результатов многомерного дисперсионного анализа.

THE LEUKOCYTE BLOOD COMPOSITION AND MICRONUCLEI IN THE ERYTHROCYTES OF AMPHIBIANS IN THE POLLUTED RESERVOIRS OF NIZHNI NOVGOROD REGION

ROMANOVA
Elena Borisovna

Nizhny Novgorod's Lobachevsky State University, romanova@ibbm.unn.ru

SHAPOVALOVA
Kristina Vadimovna

*Nizhny Novgorod's Lobachevsky State University,
kristin.shapovalova@gmail.com*

RYABININA
Elena Sergeevna

Nizhny Novgorod's Lobachevsky State University, ryabinina.e.s@yandex.ru

Key words:

WBC (White blood cells)
leukocytes
erythrocytes
micronucleus test
micronuclei
immune status
amphibians

Summary: Autecological researches are necessary to obtain populations characteristics providing steady existence of animals in the conditions of an anthropogenic stress; they have practical significance connected with the assessment of the environment quality by bioindication. The purpose of this work was the autecological investigation of leukocyte composition and the micronucleation in red blood cells of amphibians. The object of the research was marsh frogs (70 specimens) and pool ones (35 specimens) in the water bodies of Nizhni Novgorod region. The duration of the observation was two years. The main methods were qualitative and quantitative analysis of leukocytes and red blood cells, hydrochemical analysis by spectrophotometry. Statistical processing was carried out by the methods of nonparametric statistics, correlation method, dispersive analysis (R-studio, Statistica). The main pollutants of water bodies were defined and the specific combinatory index of water impurity was calculated. It was established that the number of leukocytes and erythrocytes in the blood of amphibians was decreased. Interspecies distinctions were revealed in the content of myelocytes, basophiles, eosinophils and lymphocytes. The parameters of leukocytal blood system of pool frogs in specific conditions of their habitat were mostly caused by the dynamics of lymphocytes. WBCs of marsh frogs were characterized by the increase in the share of immature forms of neutrophilic granulocytes and the change of the ratio between the share of big and small lymphocytes. Indicators of blood correlated with the content of iron ($r = 0.85$, $p = 0.029$) and chlorides ($r = -0.87$, $p = 0.021$) in a reservoir. It was found that at higher levels of water pollution for two years, the shares of the erythrocytes containing the micronuclei of attached and disintegrated types increased. It occurred on the background of the decrease in the share of rounded micronuclei. For the first time the size of micronuclei of different types occurring in erythrocytes of amphibians was measured. It was shown that the area of the disintegrated micronuclei surpassed that of rounded and attached micronuclei. The results revealed the features of leukocytal blood composition and cytogenetic homeostasis in the populations of marsh and pool frogs in the specific biotopical conditions.

Reviewer: A. G. Bakiev

Reviewer: B. A. Ilyukha

Received on: 21 March 2018

Published on: 30 June 2018

References

- Bannikov A. G. Darevskiy I. S. Ischenko V. G. Rustamov A. K. Scherbak N. N. Identification guide of amphibian and reptile fauna of the USSR. M.: Prosveschenie, 1977. 414 p.
- Chernyshova E. V. Starostin V. I. Peripheral blood of frogs of the genus *Rana* as a test system for evaluation of environmental pollution, *Izvestiya RAN*. 1994. Ser. biol. No. 4. P. 656–660.
- Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists, *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22. P. 760–772.
- Gelashvili D. B. Bezel' V. S. Romanova E. B. Bezrukov M. E. Silkin A. A. Nizhegorodcev A. A. Principles and methods of ecological toxicology, Pod red. prof. D. B. Gelashvili. Nizhniy Novgorod: Izd-vo NNGU, 2016. 702 p.
- Gelashvili D. B. Kuposov E. V. Laptev L. A. Ecology of Nizhni Novgorod. N. Novgorod: NNGASU, 2012. 530 p.
- Gelashvili D. B. Ohapkin A. G. Doronina A. I. Kolkutin V. I. Ivanov E. F. The ecological status of water bodies of Nizhni Novgorod. N. Novgorod: Izd-vo NNGU, 2005. 414 p.
- Kasuba V., Rozgaj R., Trusic I. Genotoxic effects of cadmium chloride in V79 cell culture, 41 Congress of the European Societies of Toxicology «Eurotox 2003», Florence, Sept. 28 – Oct.1, 2003, *Toxicol. Lett.* 2003. Vol. 144. P. 136.
- Koh-ichi U., Atsushi O., Noriaki S. Generation of Micronuclei during Interphase by coupling between cytoplasmic membrane blebbing and nuclear budding, *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6. P. 11 URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0027233> (data obrascheniya: 29.05.2018).
- Kour P., Tripathi N., Poonam. Micronuclei introduction in different tissues of *Euphlyctis cyanophlyctis* (common skittering frog) exposed to sublethal concentration of mercuric chloride, *International Journal of Current Research*. 2016. Vol. 8. P. 35680–3568.
- Kovaleva O. A. Cytogenetic anomalies in mammalian somatic cells, *Citologiya i genetika*. 2008. No. 1. P. 58–72.
- Kuzina T. V. Changes in the structure of the erythrocytes nucleus in peripheral blood of fish species of Volga-Caspian channel, *Vestnik MGOU. Ser. Estestvennye nauki*. 2010. No. 2. P. 50–57. URL: <http://www.vestnik-mgou.ru/Articles/Doc/5785> (data obrascheniya: 29.05.2018).
- Kvasov I. D. Parfenov V. N. Cvetkov A. G. Intranuclear structures containing RNA maturation factors in the early vitellogenic oocytes of the grass frog, *Citologiya*. 2000. T. 42. No. 6. P. 536–549.
- Luzhna L., Kathiria P., Kovalchuk O. Mironuclei in genotoxicity assessment: from genetics to epigenetics and beyond, *Frontiers in Genetic*. 2013. Vol. 4. P. 17. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23874352> (data obrascheniya: 29.05.2018).
- Mansi A., Sunitha J. D., Geetanshu D., Neelakshi S. R. Micronuclei assay of exfoliated oral mucosal cells: review, *Annals of Dental Specialty*. 2014. Vol. 2. P. 47–50. URL: <https://pdfs.semanticscholar.org/e965/408168ba3699938d4062fd282a8eff66284e.pdf> (data obrascheniya: 29.05.2018).
- Manskih V. N. On the problem of the mechanisms of micronuclei formation in somatic cells of tailless amphibians normally and under the effect of N-nitroso-N-methylcarbamide, *Byulleten' ekperimental'noy biologii i mediciny*. 2006. T. 141. No. 2. P. 217–220.
- Men'shikov V. V. Delektorskaya L. N. Zolotnickaya R. P. Laboratory research methods in clinic. M.: Medicina, 1987. 368 p.
- Mineeva O. V. Mineev A. K. Disorders of blood leukocyte formula in the lake frog of the Saratov reservoir, *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo*. 2011. No. 2 (2). P. 94–97.
- Murav'eva L. V. Tihomirov O. A. Markov M. V. The formation of aquatic-terrestrial complexes of peat pits and their classification, *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki*. 2010. T. 152. Kn. 4. P. 102–115.
- Nepomuceno J. C., Ferrari I., Spano M. A., Centeno A. J. Detection of micronuclei in peripheral erythrocytes of *Cyprinus carpio* exposed to metallic mercury, *Environ and Mol. Mutagenes*. 1997. Vol. 30. No. 3. P. 293–297.
- Peskova T. Yu. Adaptive variability of amphibia in an anthropogenically polluted environment. *Tol'yatti*, 2004. 36 p.
- Proshin S. N. Violations of the morphology of interphase nuclei in cell populations of animals in the evaluation of the genome under destabilizing factors. SPb.; Pushkin: VNIIGRZh, 2007. 33 p.
- Romanova E. B. Shapovalova K. V. Mar'in I. A. Myelogram marsh (*Pelophylax ridibundus*) and pool frogs (*Pelophylax lessonae*) (Amphibia: Ranidae) of conventionally «background» and anthropogenously transformed territories of the Nizhny Novgorod region, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2017. No. 3. P. 298–307. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=30565828> (data obrascheniya: 29.05.2018). DOI: 10.18500/1684–7318–2017–3–298–307.
- Romanova E. B. Shapovalova K. V. Ryabinina E. S. Gelashvili D. B. Leukocytic indices and micronuclei in erythrocytes as population markers of the immune status of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

- (Amphibia: Ranidae) living in various biotopic conditions, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2018. No. 1. P. 60–75. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=32779299> (data obrascheniya: 29.05.2018). DOI: 10.18500/1684-7318-2018-1-60-75.
- Shlyahin G. V. Golikova V. L. Technique of field researches of ecology of amphibians and reptiles. Saratov: Izd-vo Saratovskogo un-ta, 1986. 78 p.
- Sils E. A. Comparative analysis of hematological indicators of moor (*Rana arvalis*, Nilsson, 1842) and marsh frogs (*Rana ridibunda*, Pallas, 1771) of city populations, *Vestnik Orenburgskogo universiteta*. 2008. No. 10 (92). P. 230–235.
- Smirnova V. M. Makeev I. S. Blagodatkin A. V. Method of complex assessment of contamination of surface water by hydrochemical indicators. Determination of the specific combinatorial index of water pollution (WCISW) and the class of water quality. N. Novgorod, 2011. 19 p.
- Vershinin V. L. Hematopoiesis of Anurans – specific features of adaptogenesis in species in resent ecosystems, *Zoologicheskiy zhurnal*. 2004. No. 11. P. 1367–1374.
- Woznicki P., Lewandowska R., Brzuzan P. The level of DNA damage and the frequency of micronuclei in haemolymph of freshwater mussels *Anodonta woodiana* exposed to benzo(a)pyrene, *Acta toxicol.* 2004. Vol. 12. No. 1. P.41–45.
- Zhu Yi., Zhang Y. Formation of micronuclei in carp polychromatocytes under the influence of cadmium, chromium and copper: synergistic effect, *J. Nanjing Norm. Univ. Nat. Sci.* 1999. Vol. 22. No. 3. P. 60–63.
- Zhuleva L. Yu. Dubinin N. P. Using the micronucleus test to assess the environmental conditions in the areas of Astrakhan region, *Genetika*. 1994. T. 30. No. 7. P. 999–1004.



УДК 631.468: 911.375:628.5

ПОЧВЕННЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ КРУПНОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЦЕНТРА

СУХОДОЛЬСКАЯ
Раиса Анатольевна

*Институт проблем экологии и недропользования Академии наук
Республики Татарстан, ra5suh@rambler.ru*

ГОРДИЕНКО
Татьяна Александровна

*Институт проблем экологии и недропользования Академии наук
Республики Татарстан, t_a_gordienko2015@mail.ru*

ВАВИЛОВ
Дмитрий Николаевич

*Институт проблем экологии и недропользования Академии наук
Республики Татарстан, sabantsev.ipen@gmail.com*

Ключевые слова:
мезофауна
урбанизация
промышленное
загрязнение среды
биоразнообразие
жужицы
дождевые черви
щелкуны

Аннотация: В работе приводятся результаты исследования почвообитающих беспозвоночных г. Нижнекамска, который является крупным промышленным центром (Республика Татарстан, Россия). Рядом с ним расположен Нижнекамский промышленный комплекс – конгломерат предприятий нефтехимической промышленности. Были изучены сообщества почвенной мезофауны в санитарно-защитной зоне этого комплекса (промышленная зона), окрестностях города (рекреационная зона) и в самом городе (селитебная зона). Животных отбирали на 16 участках, которые включали луга, сосняки, липняки и березняки. Всего взято 128 почвенно-зоологических проб, отловлено 1813 особей 24 таксонов мезофауны. Наибольшее таксономическое разнообразие педобионтов зарегистрировано в селитебной зоне (зарегистрирован 21 таксон), в промышленной и рекреационной зонах оно несколько меньше – соответственно 19 и 15 таксонов. Отмечены значительные колебания численности беспозвоночных в исследованных участках (от 52 до 518 особей/м²). Наибольшая численность мезофауны на открытых и лесных участках селитебной зоны (за счет доминирования насекомых на лугах и люмбрицид в лесах), в промышленной и рекреационной зонах она одинакова и ниже, чем в селитебной. Биомасса педобионтов также варьирует в широких пределах (от 4.4 до 149.3 г/м²) и также выше в селитебной зоне. Доминантами мезофауны были дождевые черви и жуки-щелкуны. Видовое богатство люмбрицид в лесных фитоценозах промышленной и рекреационной зон было наибольшим (по 6 видов). Биоразнообразие щелкунов выше на лугах промышленной и селитебной зон (по 3 вида). В целом обилие педобионтов в г. Нижнекамске выше средних показателей численности естественных сосновых и широколиственных лесов Республики Татарстан, что, видимо, связано с нехарактерными почвенными условиями для хвойных фитоценозов и с проявлением защитной реакции организмов на антропогенное воздействие. Это подтверждается также результатами дискриминантного анализа, показавшего, что структура сообществ педобионтов различается статистически значимо только между промышленной и селитебной зонами.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 января 2018 года

Подписана к печати: 25 июня 2018 года

Введение

В условиях меняющегося климата и антропогенного пресса актуально понимание путей предотвращения негативного влияния урбанизации на видовое разнообразие, численность и распределение животных и растений (Sassen, Dotan, 2011). Несмотря на свойственные им сложности, города и почвы под ними представляют собой полезные уже созданные лаборатории для расширения наших знаний о функционировании почвы, ее биоразнообразии и устойчивости к разнообразным стрессорам и практике землепользования (Ossola et al., 2016). Одной из индикаторных групп антропогенной трансформации считаются почвенные беспозвоночные – мезофауна (Cameron, Leather, 2012). Это очень разнообразная группа (дождевые черви, жуки, личинки других насекомых), по которой можно судить об общем биоразнообразии на исследуемой территории. Они быстро реагируют на кратковременные изменения антропогенного характера в почве или растительности в силу быстрой смены поколений, а также отличаются простотой сбора, что не выглядит необычным в глазах общественности. Большое количество работ по структуре почвенной мезофауны выполнено в агроценозах или лесонасаждениях, поскольку ее роль в поддержании плодородия почвы бесспорна (Santos et al., 2017; Pontégnie et al., 2005; Tantachasatid et al., 2017). Оценке почвенной мезофауны в городах посвящено гораздо меньшее количество работ (Beninde, 2015), хотя почвенная биота оказывает самое непосредственное действие на функционирование экосистем урбанизированных территорий. Более того, почвенные беспозвоночные служат пищевым ресурсом для представителей более высоких уровней в трофических цепях, и изменение их обилия может повлиять как на эти организмы, так и на растения (McIntyre et al., 2001).

Таким образом, целью работы была оценка состояния почвенных беспозвоночных в градиенте урбанизации в крупном промышленном городе.

Материалы

Исследования проводили во второй декаде июня 2015 г. на 16 участках в различных растительных ассоциациях: разнотравно-злаковые луга, сосняки, липняки и берез-

няк в санитарно-защитной зоне (СЗЗ) ОАО «Нижнекамскнефтехим» (промышленная зона), в г. Нижнекамске Республики Татарстан (селитебная зона) и его окрестностях (рекреационная или зеленая зона, вблизи пос. Красный Ключ и Корабельной рощи). Учеты численности педобионтов (почвенных беспозвоночных, или мезофауны) вели стандартным почвенно-зоологическим методом: почвенные пробы на площадках 25 x 25 см² глубиной 15 см (по 8 проб). Взято 128 почвенных проб, отловлено 1813 особей. Обработку данных проводили в ПП Excel и Statistica-7. При анализе данных использован многомерный дискриминантный анализ (Боровиков, 2001).

Результаты

Фауна почвенных беспозвоночных селитебной зоны г. Нижнекамска разнообразна и включает в себя представителей 3 типов, 7 классов и 13 отрядов: Haplotaxida, Pulmonata, Isopoda, Araneae, Opiliones, Julida, Polydesmida, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Diptera (21 таксон) (табл. 1). В промышленной зоне таксономическое разнообразие несколько меньше, отсутствуют мокрицы, клопы, жуки мертвоеды (Silphidae) и чернотелки (Tenebrionidae) (19 таксонов). В рекреационной зоне в таксономическом составе не обнаружены моллюски, клопы, мертвоеды, чернотелки, мягкотелки (Cantharidae), листоеды (Chrysomelidae), кожееды (Dermestidae) (15 таксонов) (табл. 2).

Численность почвенной мезофауны в г. Нижнекамске варьировала в довольно широких пределах, от 52 особей/м² на лугу рекреационной зоны до 518 особей/м² в липняке селитебной зоны. На лугах и в лесных биоценозах селитебной зоны отмечена наибольшая численность педобионтов (рис. 1, табл. 1). Однако она статистически значимо отличается только на открытых участках города, где доминируют насекомые (70.4 %), значительно им уступают многоножки (16.8 %) и дождевые черви (10.1 %). В лесах преобладают дождевые черви (71.1 %) и многоножки (22 %), среди которых многочисленны хищные землянки (12.3 %) и косянки (8.9 %). Высокая численность многоножек, отмеченная в селитебной зоне, и низкая в промышленной согласуется с литературными данными (Вершинина, 2011).

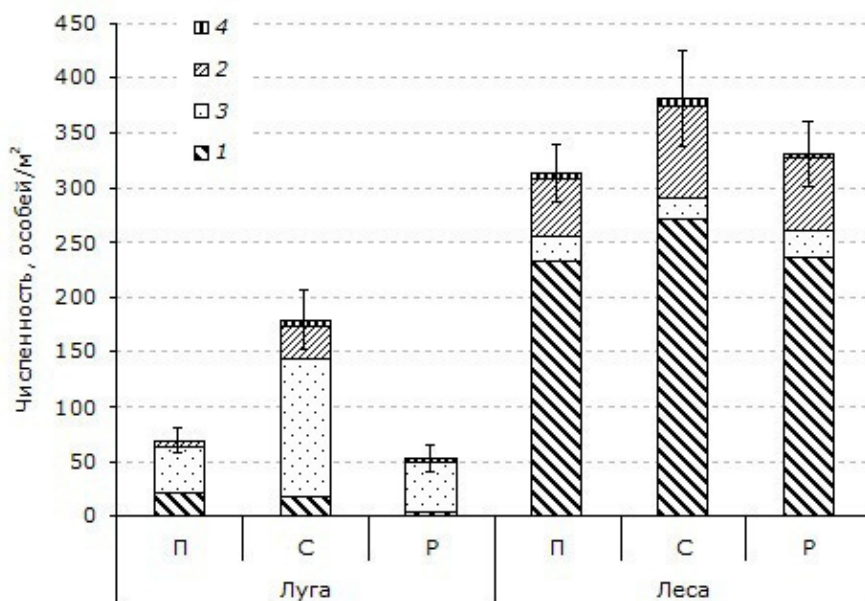


Рис. 1. Обилие мезофауны в луговых и лесных биоценозах промышленной (П), селитебной (С) и рекреационной (Р) зон: 1 – дождевые черви, 2 – многоножки (все), 3 – насекомые (все), 4 – прочие беспозвоночные

Fig. 1. Soil macrofauna abundance in meadow and forest biocenosis of industrial (П), residential (С) and recreational (Р) areas: 1 – Lumbricidae, 2 – Millipedes, 3 – Insecta, 4 – other invertebrates

В липняке селитебной зоны увеличивает-ся обилие дождевых червей, что свидетель-ствует о благоприятных условиях обитания. По-видимому, замусоренность террито-рии (бытовые и пищевые отходы, продукты жизнедеятельности человека) увеличивает количество потенциального пищевого суб-страта люмбрицид, особенно инвазивных видов. Тем самым снижается негативное воз-действие рекреации (уплотнение почвы, иссушение верхних ее слоев), а загрязнение лесных участков города не является крити-ческим. Увеличение обилия является рас-пространенной реакцией беспозвоночных на урбанизацию. Рекреация при этом игра-ет не самую значительную роль (Zolotarev, Belskaya, 2015).

Обилие педобионтов мезофауны в про-мышленной зоне в среднем ниже, чем в се-литебной, независимо от типа фитоценоза. В целом этот показатель на лугах в 5 раз ниже, чем в лесных ассоциациях. Несмотря на вы-сокое обилие проволочников по сравнению с лесами, в луговых ассоциациях обилие мезофауны снижалось в основном за счет уменьшения количества дождевых червей в почве.

Биомасса почвообитающих беспозво-ночных варьирует в больших пределах – от 4.4 г/м² на лугах до 149.3 г/м² в липняках.

Такие колебания обусловлены низкой чис-ленностью дождевых червей в открытых биотопах (0.7–5.1 г/м²), а на лесных участках они составляют основу всей биомассы мезо-фауны (96.5–98.7 %, или 46.6–144.3 г/м²). В луговых фитоценозах доминируют насе-комые (16.8–79.5 %). Биомасса педобионтов в селитебной зоне несколько выше, чем в про-мышленной и рекреационной зонах (рис. 2), т. е. наблюдается сходная тенденция с коле-баниями их обилия.

Определен видовой состав доминирую-щих групп мезофауны – дождевых червей и жуков-щелкунов. Разнообразие дождевых червей выше в лесных местообитаниях, в то время как число видов проволочников несколько возрастает в луговых ассоциаци-ях, где к луговым растительным видам присоединяются типичные лесные. В лесах промышленной зоны встречаемость дожде-вых червей не превышает 4 видов (всего от-мечено 6 видов), в рекреационной зоне – 6 видов. В лесных биотопах селитебной зоны города она уступает промышленной и рекре-ационной – 3 вида (всего 4 вида). На откры-тых участках г. Нижнекамска и его пригорода отмечен лишь один вид люмбрицид – па-шеный червь *Apporectodea caliginosa* Sav.

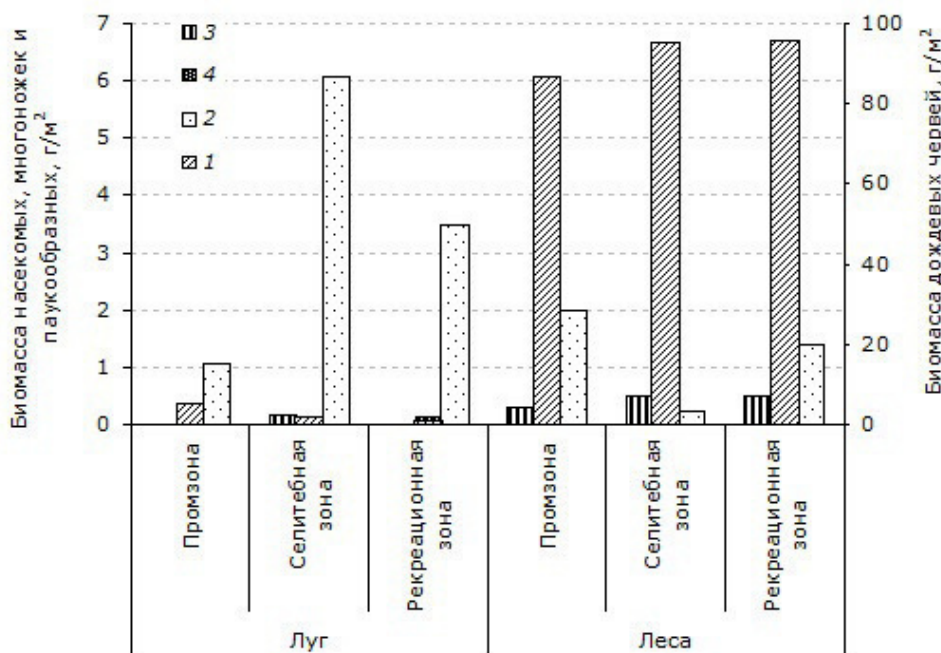


Рис. 2. Биомасса педобионтов открытых и лесных местообитаний по зонам: 1 – дождевые черви, 2 – насекомые (все), 3 – многоножки, 4 – паукообразные

Fig. 2. Biomass of pedobionts of opened and forest habitats by zones: 1 – Lumbricidae, 2 – Insecta, 3 – Chilopoda, 4 – Arachnida

Таблица 1. Обилие почвенных беспозвоночных мезофауны в промышленной и селитебной зонах по типам фитоценоза

Таксономические группы	Промышленная зона						Селитебная зона						Рекреационная зона					
	Луг		Сосняк		Липняк		Луг		Березняк		Липняк		Луг		Сосняк		Липняк	
	ос./м²	%	ос./м²	%	ос./м²	%	ос./м²	%	ос./м²	%	ос./м²	%	ос./м²	%	ос./м²	%	ос./м²	%
<i>Lumbricidae</i>	21.3	31.1	202.0	72.7	296.0	77.5	18.0	10.1	172.0	70.5	370.0	71.4	4.0	7.7	207.0	71.4	298.0	72.3
<i>Mollusca</i>	0.0	0.0	3.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Isopoda</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	1.4	2.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0	1.5
<i>Aranei</i>	0.7	1.0	4.0	1.4	0.0	0.0	2.5	1.4	0.0	0.0	4.0	0.8	4.0	7.7	1.0	0.3	0.0	0.0
<i>Opiliones</i>	0.0	0.0	1.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.4	0.0	0.0	1.0	0.3	0.0	0.0
<i>Diplopoda</i>	0.0	0.0	1.0	0.4	0.0	0.0	3.0	1.7	0.0	0.0	6.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0	14.0	3.4
<i>Geophilomorpha</i>	4.0	5.8	17.0	6.1	32.0	8.4	27.0	15.1	28.0	11.5	66.0	12.7	0.0	0.0	35.0	12.1	64.0	15.5
<i>Lithobiomorpha</i>	0.0	0.0	29.0	10.4	32.0	8.4	0.0	0.0	14.0	5.7	54.0	10.4	0.0	0.0	19.0	6.6	14.0	3.4
<i>Insecta (все)</i>	42.7	62.1	21.0	7.6	22.0	5.8	126.0	70.4	28.0	11.5	10.0	1.9	44.0	84.6	27.0	9.3	16.0	3.9
<i>Hemiptera</i>	2.7	3.9	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	1.7	12.0	4.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Carabidae</i>	6.7	9.7	8.0	2.9	10.0	2.6	13.0	7.3	0.0	0.0	6.0	1.2	4.0	7.7	15.0	5.2	0.0	0.0
<i>Silphidae</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Staphilinidae</i>	3.3	4.9	6.0	2.2	2.0	0.5	9.5	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	1.7	8.0	1.9

Таблица 1. Продолжение

Таксономические группы	Промышленная зона						Селитебная зона						Рекреационная зона					
	Луг		Сосняк		Липняк		Луг		Березняк		Липняк		Луг		Сосняк		Липняк	
	ос./м ²	%	ос./м ²	%	ос./м ²	%	ос./м ²	%	ос./м ²	%	ос./м ²	%	ос./м ²	%	ос./м ²	%	ос./м ²	%
<i>Tenebrionidae</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Melolonthidae</i>	1.3	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	10.5	5.9	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0	11.5	1.0	0.3	0.0	0.0
<i>Cantharidae</i>	1.3	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Elateridae</i>	13.3	19.4	4.0	1.4	4.0	1.0	67.5	37.7	8.0	3.3	4.0	0.8	20.0	38.5	2.0	0.7	0.0	0.0
<i>Chrysomelidae</i>	5.3	7.8	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Curculionidae</i>	4.0	5.8	0.0	0.0	2.0	0.5	8.0	4.5	4.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.7	2.0	0.5
<i>Dermestidae</i>	1.3	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
прочие жуки	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Lepidoptera</i>	0.7	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5	0.8	2.0	0.8	0.0	0.0	6.0	11.5	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Hymenoptera</i>	0.0	0.0	1.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Diptera</i>	1.3	1.9	1.0	0.4	2.0	0.5	2.5	1.4	2.0	0.8	0.0	0.0	4.0	7.7	1.0	0.3	2.0	0.5
Прочие <i>Insecta</i>	1.3	1.9	1.0	0.4	2.0	0.5	4.0	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	3.8	1.0	0.3	4.0	1.0
Всего беспозвоночных	68.7	100.0	278.0	100.0	382.0	100.0	179.0	100.0	244.0	100.0	518.0	100.0	52.0	100.0	290.0	100.0	412.0	100.0
Сапрофаги	24.0	35.0	204.0	73.4	298.0	78.0	28.0	15.6	176.0	72.1	376.0	72.6	8.0	15.4	208.0	71.7	320.0	77.7
Фитофаги	24.7	35.9	8.0	2.9	6.0	1.6	91.0	50.8	14.0	5.7	10.0	1.9	34.0	65.4	5.0	1.7	2.0	0.5
Хищники	16.0	23.3	65.0	23.4	76.0	19.9	52.5	29.3	42.0	17.2	132.0	25.5	8.0	15.4	76.0	26.2	86.0	20.9
Смешанная группа	4.0	5.8	1.0	0.4	2.0	0.5	7.5	4.2	12.0	4.9	0.0	0.0	2.0	3.8	1.0	0.3	4.0	1.0

В составе проволочников селитебной зоны города возрастает доля растительноядных видов и отсутствуют хищные виды, их небольшое количество есть на лугах рекреационной зоны. В лесных фитоценозах уменьшается количество видов элатерид за счет исчезновения луговых растительноядных. На газонах и луговых биотопах селитебной зоны доминируют щелкуны рода *Agriotes*. Сходные данные получены для зоны многоэтажной застройки г. Екатеринбурга (Вершинина, 2011; Воробейчик и др., 2012) и для г. Кемерово (Еремеева, 2011). В зональном аспекте видовое разнообразие щелкунов практически не меняется, немного уменьшается в рекреационной зоне.

Структуру сообществ педобионтов оценивали многомерным методом. Дискриминантный анализ показал, что мезофауна по зонам антропогенного воздействия статистически значимо различается (Wilks' Lambda: 0.55, approx. F (42.210) = 1.760471, p < 0.0052) (рис. 3). Однако когезивность распределения в пространстве слабая (табл. 3).

Расстояние Махаланобиса между центроидами выборок небольшое (рис. 3, табл. 3). Статистически значимые различия отмечены между сообществом педобионтов города и промышленной зоны, а структура и обилие мезофауны промышленной и зеленой зон не различаются.

Таблица 3. Описательная статистика результатов дискриминантного анализа при оценке влияния загрязнения среды на структуру сообществ педобионтов

Зоны	Квадрат расстояния Махаланобиса		
	Промзона	Город	Зеленая зона
Промзона	0	2.66*	1.5
Город	2.66*	0	2.2
Зеленая зона	1.5	2.2	0

Примечание. * – уровень значимости $p < 0.01$.

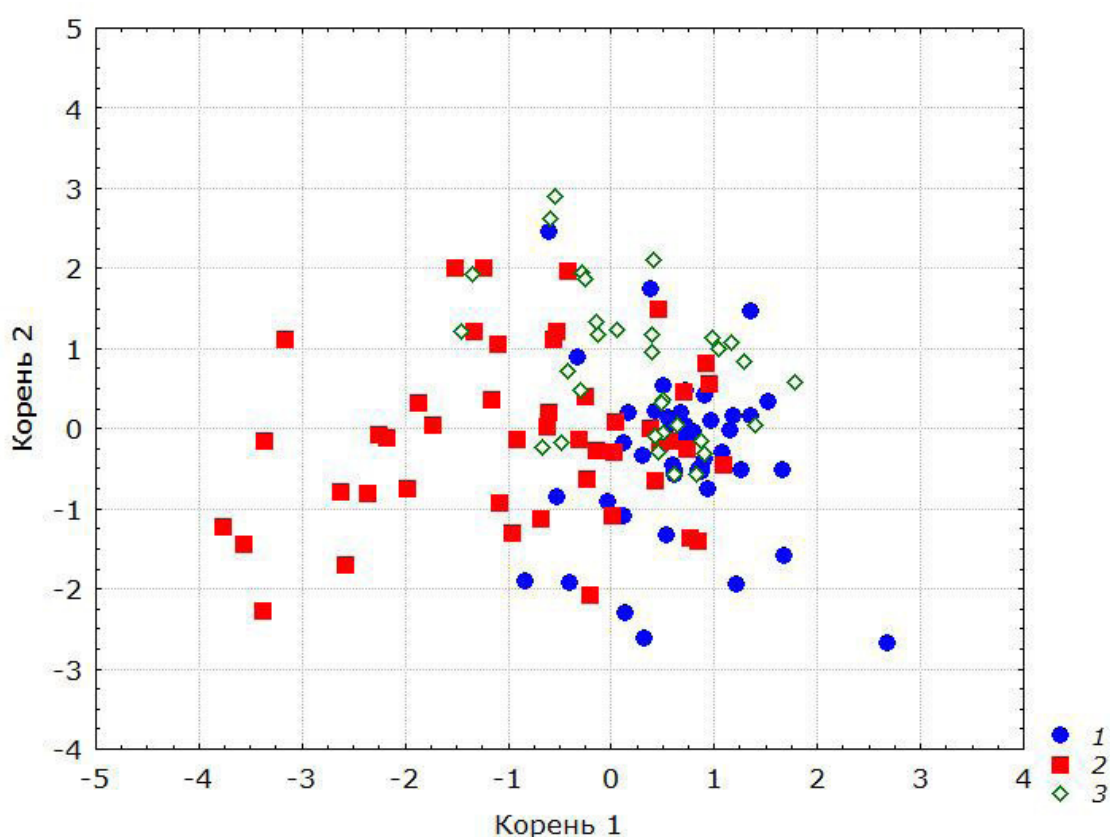


Рис. 3. Распределение выборок педобионтов в плоскости двух дискриминантных осей в зависимости от зональности города: 1 – промышленная зона, 2 – селитебная, 3 – рекреационная

Fig. 3. Discriminant analysis biplot showing relationship between mesofauna communities structure and city zoning: 1 – industrial zone, 2 – residential zone, 3 – recreational zone

Обсуждение

Согласно последним исследованиям, разные таксоны беспозвоночных реагируют на урбанизацию и рекреацию неодинаково (Воробейчик, Ермаков, 2013). Численность дождевых червей и пауков, к примеру, практически не меняется. Для некоторых групп отмечено перераспределение обилия из подстилки в минеральные почвенные горизонты. Трофическая структура педобионтов при урбанизации и рекреации заметно не меняется (Вершинина, 2011; Воробейчик, Ермаков, 2013; Гордиенко и др., 2016). При помощи многомерного анализа выявлены

различия видового состава кивсяков в градиенте урбанизации. В пригородной зоне обилие и разнообразие оказалось выше (Vogú et al., 2015).

По мнению других авторов, степень загрязнения участка является параметром, формирующим пространственную структуру сообществ почвенной мезофауны (Филимонова, Гонгальский, 2011; Воробейчик и др., 2012). Е. Л. Воробейчик с соавторами (Воробейчик и др., 2012) отмечает положительное влияние урбанизации на мезофауну (из-за роста эвтрофикации, снижения колебаний сезонных температур).

Структура и население почвенной мезофауны находятся в тесной зависимости от целого ряда как растительных, так и почвенных показателей (Вершинина, 2011; Воробейчик, Ермаков, 2013; Ge et al., 2005). Недавними исследованиями установлено, что размер коридора и участков растительности в городе оказывает самый сильный эффект на биоразнообразие почвенных беспозвоночных (Beninde et al., 2015). В парках разнообразие членистоногих выше, чем в аллеях. Видовой состав и тип биотопов имеют большее индикаторное значение (Youngsteadt et al., 2015). Редкоземельные элементы оказывают негативное влияние на почвенную мезофауну. Наиболее чувствительны к редкоземельным элементам жужелицы и уховертки (Jinxia et al., 2010).

Наиболее глубоким дифференцирующим признаком сообществ почвенных беспозвоночных является тип растительности. Тип и степень антропогенной нагрузки являются менее значимыми факторами и влияют опосредованно через изменение биогеохимических показателей (Дегтярева, 2011). Эти данные согласуются с нашими результатами многомерного анализа – наблюдается четкое различие структуры и населения мезофауны по типу растительности и значительно меньшее по зонам антропогенного воздействия (Суходольская и др., 2015).

По данным Н. И. Еремеевой (Еремеева, 2006), в условиях крупного промышленного центра Сибири происходит снижение обилия педобионтов мезофауны по сравнению с естественными биоценозами в основном

за счет представителей герпетобия. Численность педобионтов в г. Нижнекамске значительно выше, чем в среднем по физико-географической провинции (Суходольская и др., 2015). Данный показатель в сосняках как промышленной, так и рекреационной зон значительно превышает средние ее показатели для естественных сосновых лесов лесостепи Республики Татарстан. Это обусловлено, по-видимому, нехарактерным для сосняков типом почвы (серая лесная) и произрастающей в подросте и подлеске растительностью (липа обыкновенная, клен остролистный, клен ясенелистный). В связи с этим обилие сапротрофного компонента в хвойных лесах высокое и сопоставимо с широколиственными лесами. Кроме того, нашими исследованиями на территории г. Казани подтверждены значительные колебания численности мезофауны почвы из года в год (Гордиенко и др., 2016).

Заключение

Таким образом, урбанизация и промышленное загрязнение Нижнекамским промышленным комплексом не оказывают существенного негативного влияния на структуру и население сообщества почвообитающих беспозвоночных г. Нижнекамска. Защитная реакция организмов на антропогенное воздействие проявляется в увеличении численности почвообитающих беспозвоночных мезофауны. При этом лесные фитоценозы играют роль буфера, где сохраняется биоразнообразие почвенных животных и их обилие.

Библиография

- Боровиков Б. STATISTICA: Искусство анализа данных на компьютере. СПб., 2001. 656 с.
- Вершинина С. Д. Структура почвенной мезофауны в градиенте урбанизации // Вестник Удмуртского университета. 2011. Вып. 2. С. 84–89.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Золотарев М. П., Тунева Т. К. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Русский энтомологический журнал. 2012. Т. 21. Вып. 2. С. 203–218.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И. Почвенная мезофауна лесных экосистем в условиях крупного промышленного города // Евразийский энтомологический журнал. 2013. Т. 12. № 6. С. 519–528.
- Гордиенко Т. А., Вавилов Д. Н., Суходольская Р. А. Влияние рекреации на сообщества почвенной мезофауны лесопарковой зоны г. Казани // Поволжский экологический журнал. 2016. № 2. С. 144–154.
- Дегтярева Т. В. Состояние почвенной мезофауны в урбанизированной среде города Ставрополя // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 345–349.
- Еремеева Н. И. Структура и экологические механизмы формирования мезофауны членистоногих урбанизированных территорий: на примере г. Кемерово: Дис. ... д-ра биол. наук. Кемерово, 2006. 306 с.

- Еремеева Н. И. Формирование мезофауны членистоногих в условиях урбанизации // Известия ЮФУ. Технические науки. 2011. № 9 (122). С. 186–191.
- Суходольская Р. А., Гордиенко Т. А., Сабанцев Д. Н. Оценка состояния почвенной биоты в зоне влияния Нижнекамского промышленного комплекса // Охрана природной среды и эколого-биологическое образование: Материалы междунар. научно-практ. конф. Елабуга, 2015. С. 268–275.
- Филимонова Ж. В., Гонгальский К. Б. Сообщества крупных почвенных животных на границе участков слабого и сильного загрязнения от Косогорского металлургического комбината (Тульская область) // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 472–477.
- Beninde J., Veith M., Hochkirch A. Biodiversity in cities needs space: A meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation // Ecology letters. 2015. Vol. 18 (6). P. 581–592.
- Bogyó D., Magura T., Simon E., Tóthmérész B. Millipede (Diplopoda) assemblages alter drastically by urbanization // Landscape and Urban Planning. 2015. Vol. 133. P. 118–126.
- Cameron K. H., Leather S. R. How good are carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of invertebrate abundance and order richness? // Biodiv. Conserv. 2012. Vol. 21. P. 763–779.
- Ge B., Cheng H., Zheng X., Kong J., & Bao Y. Community structure and diversity of soil macrofauna from different urban greenbelts in Jinhua City, Zhejiang Province // Chinese Biodiversity. 2005. Vol. 13 (3). P. 197–203.
- Jinxia L., Mei H., Xiuqin Y. I. N., Jiliang L. I. U. Effects of the accumulation of the rare earth elements on soil macrofauna community // Journal of Rare Earths. 2010. Vol. 28 (6). P. 957–964.
- McIntyre N. E., Rango J., Fagan W. F., Faeth S. H. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment // Landsc. Urban Planning. 2001. Vol. 52. P. 257–274.
- Ossola A., Hahs A. K., Nash M. A., Livesley S. J. Habitat complexity enhances comminution and decomposition processes in urban ecosystems // Ecosystems. 2016. Vol. 19 (5). P. 927–941.
- Pontégnie M., de Warnaffe G. D. B., Lebrun P. Impacts of silvicultural practices on the structure of hemiedaphic macrofauna community // Pedobiologia. 2005. Vol. 49 (3). P. 199–210.
- Santos D. P., Schossler T. R., Santos I. L. D., Melo N. B., Santos G. G. Soil macrofauna in a Cerrado / Caatinga ecotone under different crops in Southwestern Piauí State, Brazil // Ciência Rural. 2017. Vol. 47 (10). P. 1–9.
- Sassen S., Dotan N. Delegating, not returning, to the biosphere: How to use the multi-scalar and ecological properties of cities // Global Environmental Change. 2011. Vol. 21. P. 823–834.
- Tantachasatid P., Boyer J., Thanisawanyankura S., Séguéy L., & Sajjaphan K. Soil macrofauna communities under plant cover in a no-till system in Thailand // Agriculture and Natural Resources. 2017. Vol. 51 (1). P. 1–6.
- Youngsteadt E., Henderson R. C., Savage A. M., Ernst A. F., Dunn R. R., Frank S. D. Habitat and species identity, not diversity, predict the extent of refuse consumption by urban arthropods // Global change biology. 2015. Vol. 21 (3). P. 1103–1115.
- Zolotarev M. P., Belskaya E. A. Ground-dwelling invertebrates in a large industrial city: Differentiation of recreation and urbanization effects // Contemporary problems of ecology. 2015. Vol. 8 (1). P. 83–90.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке договора «Оценка и прогноз негативного техногенного воздействия Нижнекамского промышленного узла на состояние окружающей среды и здоровье населения с целью управления экологическими рисками в условиях интенсификации промышленного производства».

SOIL INVERTEBRATES OF A LARGE INDUSTRIAL CENTER

SUHODOL'SKAYA
Raisa Anatol'evna

Institute of Ecology Tatarstan AS, ra5suh@rambler.ru

GORDIENKO
Tatyana Aleksandrovna

Institute of Ecology Tatarstan AS, t_a_gordienko2015@mail.ru

VAVILOV
Dmitriy Nikolaevich

Institute of Ecology Tatarstan AS, sabantsev.ipen@gmail.com

Key words:

mesofauna
urbanization
industrial
pollution
biodiversity
ground beetles
earthworms
click beetles

Summary: We studied soil-dwelling invertebrates in Nizhnekamsk city, which is a large industrial center (Tatarstan Republic, Russia). The Industrial Complex of Nizhnekamsk is situated nearby – petrochemical industry enterprises aggregation. We investigated soil macrofauna in three zones: sanitary-protective (impact), suburbs of the city (recreational) and in the city itself (residential zone). We sampled animals at 16 plots (meadows, pineries, limes and birch-woods). Samples included 128 soil-zoological ones, 1813 individuals of 24 taxones were caught. The highest taxonomical biodiversity in pedobionts was in residential zone (21 taxones were recorded), it was lower in impact and recreational zones – 19 and 25 taxones, respectively. The invertebrate number varied considerably (from 52 till 518 individuals/m²). The highest macrofauna number occurred at the open and forested plots of residential zones (a. o. insects domination in the meadows and earthworms – in the forests). Macrofauna numbers in impact and recreational zones were similar and lower, than in residential one. Pedobionts biomass varied considerably as well (from 4.4 till 149.3 g/m²) and was also larger in residential zone. Earthworms and click-beetles dominated in macrofauna. Lumbricids biodiversity was the highest in forest phytocenoses of impact and recreational zones (6 species in each). Click-beetles biodiversity was higher in the meadows of impact and residential zones. In general, the abundance of pedobionts in Nizhnekamsk was higher than in the natural pine and deciduous forests of the Republic of Tatarstan. That was apparently due to non-distinctive soil conditions in coniferous biotopes and the manifestation of the protective reaction of organisms to anthropogenic impact. The latter was confirmed by multivariate analysis results. It showed that macrofauna structure significantly differed only between impact and residential zones.

Received on: 11 January 2018

Published on: 25 June 2018

References

- Beninde J., Veith M., Hochkirch A. Biodiversity in cities needs space: A meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation, *Ecology letters*. 2015. Vol. 18 (6). P. 581–592.
- Bogyó D., Magura T., Simon E., Tóthmérész B. Millipede (Diplopoda) assemblages alter drastically by urbanization, *Landscape and Urban Planning*. 2015. Vol. 133. P. 118–126.
- Borovikov B. STATISTICA: The art of analyzing data on computer. SPb., 2001. 656 p.
- Cameron K. H., Leather S. R. How good are carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of invertebrate abundance and order richness?, *Biodiv. Conserv.* 2012. Vol. 21. P. 763–779.
- Degtyareva T. V. State of soil macrofauna in urban environment of Stavropol city, *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo*. 2011. No. 25. P. 345–349.
- Eremeeva N. I. Athropodes macrofauna formation in conditions of urbanization, *Izvestiya YuFU. Tehnicheskie nauki*. 2011. No. 9 (122). P. 186–191.
- Eremeeva N. I. Structure and ecological mechanisms of formation of the arthropods mesofauna in urbanized territories: by the example of Kemerovo. Kemerovo, 2006. 306 p.
- Filimonova Zh. V. Gongal'skiy K. B. Assemblages of soil invertebrates on the border of areas with low and

- high pollution by Kosogorsky melting factory (Tula region), *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V. G. Belinskogo*. 2011. No. 25. P. 472–477.
- Ge B., Cheng H., Zheng X., Kong J., & Bao Y. Community structure and diversity of soil macrofauna from different urban greenbelts in Jinhua City, Zhejiang Province, *Chinese Biodiversity*. 2005. Vol. 13 (3). P. 197–203.
- Gordienko T. A. Vavilov D. N. Sukhodol'skaya R. A. influence of recreation on communities of soil mesofauna in forest park zone of Kazan, *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2016. No. 2. P. 144–154.
- Jinxia L., Mei H., Xiuqin Y. I. N., Jiliang L. I. U. Effects of the accumulation of the rare earth elements on soil macrofauna community, *Journal of Rare Earths*. 2010. Vol. 28 (6). P. 957–964.
- McIntyre N. E., Rango J., Fagan W. F., Faeth S. H. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment, *Landsc. Urban Planning*. 2001. Vol. 52. P. 257–274.
- Ossola A., Hahs A. K., Nash M. A., Livesley S. J. Habitat complexity enhances comminution and decomposition processes in urban ecosystems, *Ecosystems*. 2016. Vol. 19 (5). P. 927–941.
- Pontégnie M., de Warnaffe G. D. B., Lebrun P. Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community, *Pedobiologia*. 2005. Vol. 49 (3). P. 199–210.
- Santos D. P., Schossler T. R., Santos I. L. D., Melo N. B., Santos G. G. Soil macrofauna in a Cerrado, Caatinga ecotone under different crops in Southwestern Piauí State, Brazil, *Ciência Rural*. 2017. Vol. 47 (10). P. 1–9.
- Sassen S., Dotan N. Delegating, not returning, to the biosphere: How to use the multi-scalar and ecological properties of cities, *Global Environmental Change*. 2011. Vol. 21. P. 823–834.
- Sukhodol'skaya R. A. Gordienko T. A. Sabancev D. N. Assessment of state of soil biota in catchment area of Nizhnekamsk industrial complex, *Ohrana prirodnoy sredy i ekologo-biologicheskoe obrazovanie: Materialy mezhdunar. nauchno-prakt. konf. Elabuga*, 2015. P. 268–275.
- Tantachasatid P., Boyer J., Thanisawanyankura S., Séguy L., & Sajjaphan K. Soil macrofauna communities under plant cover in a no-till system in Thailand, *Agriculture and Natural Resources*. 2017. Vol. 51 (1). P. 1–6.
- Vershinina S. D. Soil macrofauna structure in gradient of urbanization, *Vestnik Udmurtskogo universiteta*. 2011. Vyp. 2. P. 84–89.
- Vorobeychik E. L. Ermakov A. I. Zolotarev M. P. Tuneva T. K. Alteration of diversity of soil macrofauna in gradient of industrial pollution, *Russkiy entomologicheskiy zhurnal*. 2012. T. 21. Vyp. 2. P. 203–218.
- Vorobeychik E. L. Ermakov A. I. Soil macrofauna in forest ecosystems in conditions of big industrial city, *Evrasiyskiy entomologicheskiy zhurnal*. 2013. T. 12. No. 6. P. 519–528.
- Youngsteadt E., Henderson R. C., Savage A. M., Ernst A. F., Dunn R. R., Frank S. D. Habitat and species identity, not diversity, predict the extent of refuse consumption by urban arthropods, *Global change biology*. 2015. Vol. 21 (3). P. 1103–1115.
- Zolotarev M. P., Belskaya E. A. Ground-dwelling invertebrates in a large industrial city: Differentiation of recreation and urbanization effects, *Contemporary problems of ecology*. 2015. Vol. 8 (1). P. 83–90.



УДК 574:615.9

МОДЕЛИ «ДОЗА-ЭФФЕКТ» СО СМЕШАННЫМИ ПАРАМЕТРАМИ НА ПРИМЕРЕ ОЦЕНКИ ТОКСИЧНОСТИ ЯДА ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ *VIPERA BERUS*

ШИТИКОВ

Владимир Кириллович

Институт экологии Волжского бассейна РАН, stok1946@gmail.com

МАЛЕНЁВ

Андрей Львович

Институт экологии Волжского бассейна РАН, malenyov@mail.ru

ГОРЕЛОВ

Роман Андреевич

Институт экологии Волжского бассейна РАН, gorelov.roman@mail.ru

БАКИЕВ

Андрей Геннадьевич

Институт экологии Волжского бассейна РАН, herpetology@list.ru

Ключевые слова:

ядовитый секрет гадюки
обыкновенной *Vipera
berus*

подвиды *V. b. berus* и
V. b. nikolskii

среднесмертельная доза
ЛД50

лабораторные мыши
пробит-зависимости

доза-эффект

обобщенные линейные
модели со смешанными

эффектами (GLMEM)

информационные
критерии

Аннотация: Выполнен анализ токсичности образцов ядовитого секрета обыкновенных гадюк *Vipera berus*, отловленных в разных регионах европейской части России из популяций со смешанными признаками номинативного подвида *V. b. berus* и гадюки Никольского *V. b. nikolskii*. Тремя различными методами определены величины среднесмертельных доз (ЛД50) ядов для белых лабораторных мышей при внутрибрюшинном введении. В приложении приведены функции на алгоритмическом языке R, оценивающие значения изоэффективных доз для заданного набора вероятностей смерти животных. С использованием обобщенных линейных моделей со случайными эффектами GLMEM (general linear mixed-effects model) построены зависимости «доза-эффект» для различных сочетаний сопутствующих факторов, потенциально влияющих на результат токсикометрического эксперимента (пол подопытных животных, преобладающие подвидовые признаки обыкновенной гадюки, район отлова гадюк, цвет яда и т. д.). Оптимальная модель, которой соответствовал минимум информационного AIC-критерия, включала одновременно подвид гадюк и их местообитание. В зоне интерградации *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* установлено наличие географического градиента с ориентировочным направлением от Пермского края к Липецкой области, на котором в смешанных признаках популяций усиливаются диагностические признаки *V. b. nikolskii* и возрастает токсичность ядовитого секрета для мышей. Выявленный тренд соответствует современным представлениям об истории расселения двух форм гадюк и их гибридизации. Отмечена необходимость переописания формы «nikolskii», типовая территория которой находится в зоне контакта с *V. b. berus*. При переописании токсичность яда для мышей может быть использована в качестве одного из диагностических признаков таксона.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 27 февраля 2018 года

Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Введение

Модели «доза-эффект» на основе логит-или пробит-функций связи имеют более чем полувековую историю (Finney, 1947, 1971; Бельский, 1963). Развитие этой методологии от использования полуэмпирических закономерностей до полноценных регрессионных моделей на основе принципа максимального правдоподобия не столько увеличило точность оценки токсикометрических показателей, сколько создало предпосылки для использования мощных и эффективных способов контроля за воздействием случайных факторов.

При решении задач экотоксикологии невозможно провести «стерильный» эксперимент с химически стандартным токсическим веществом. Трудно также оценить уровень опасного воздействия в условиях видовой, возрастной или гендерной специфичности популяций, неоднородности природной среды, влияния сезонно-климатических изменений и прочих сопутствующих факторов. Современный подход к решению этих проблем связан с использованием регрессионных моделей со смешанными параметрами (*mixed effects model* – Pinheiro, Bates, 2000; Demidenko, 2013; Четвериков, 2015), которые создают предпосылки к существенному повышению уровня обобщения целевых результатов исследования и их распространению на другие пространственные, временные или биологические уровни организации. Интерес к смешанным моделям постоянно растет: по данным Google Scholar, только в 2017 г. было опубликовано 68 000 статей, в том числе по экологии – 17 800 статей (из них на русском языке – не более 3).

Сущность данного метода заключается в том, что эффекты (факторы), оказывающие влияние на зависимую переменную, условно разделяются на два типа: фиксированные и случайные. Здесь фиксированные эффекты – это то, что обычно является предметом интереса исследователя, то есть те независимые переменные, уровни которых он устанавливает или контролирует (в нашем случае – доза яда гадюки). Для случайных эффектов обычно затруднительно заранее составить в исследовании план варьирования уровней факторов, и они могут принимать случайные значения из числа возможных в генеральной совокупности. Философско-методологические аспекты раз-

деления эффектов на типы весьма неоднозначны (Gelman, 2005), поэтому ниже мы будем интерпретировать как случайные все сопутствующие факторы, в той или иной степени влияющие на процесс интоксикации и гибели подопытных животных (их пол, подвид и район отлова гадюк, цвет яда и т. д.).

Цель работы – оценить результаты применения моделей со смешанными параметрами на конкретных выборках экотоксикологических данных. Основные задачи исследования: во-первых, показать стратегию анализа отдельных вариантов моделей и возможности их интерпретации; во-вторых, проверить надежность и полезность метода для решения отдельных вопросов токсикологии. Содержательные экологические выводы, относящиеся к пространственному распределению отдельных популяций гадюк и их систематическому статусу, мы выносим за рамки настоящей публикации.

Материалы

Образцы ядовитого секрета были получены от обыкновенных гадюк *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), отловленных в 12 разных географических регионах (далее – переменная местооб) европейской части РФ. Подвидовую принадлежность (переменная подвид) гадюк изучаемых популяций – *V. b. berus* (Linnaeus, 1758) и *V. b. nikolskii* Vedmederja et al., 1986 – устанавливали по морфологическим признакам и цвету яда (Bakiev et al., 2005; Milto, Zinenko, 2005). Разделение на два подвида следует воспринимать как условное, поскольку часть популяций находится в зоне интерградации этих подвидов и обладает смешанными признаками. Так, в Пензенском районе Пензенской области выявлена популяция, в которой одна часть гадюк имеет желтый яд (образец 8), характерный для номинативной формы *V. b. berus*, другая – бесцветный яд (образец 7), характерный для лесостепной формы *V. b. nikolskii*.

Препараты ядовитого секрета вводили внутрибрюшинно белым лабораторным мышам, самцам и самкам (переменная пол) массой 20.0 ± 1.0 г. Для каждого образца яда гадюк, отловленных в разных регионах, было проверено 5 эффективных доз по 5 мышей в каждой группе, в том числе 86 групп для яда *V. b. berus* в диапазоне доз от 0.5 до 2.5 мкг/г и 40 групп для яда *V. b. nikolskii* – от 0.3 до 1.5 мкг/г.

Методы

Предварительно силу воздействия яда оценивали по показателю среднесмертельной токсичности LD_{50} , рассчитанному с использованием статистических моделей «доза-эффект» в трех вариантах:

Вариант А использует линейную зависимость, установленную в середине XX в.:

$$Y = b_0 + b_1 X \quad (\text{Беленький, 1963}),$$

где Y – так называемые рабочие пробиты Блисса (Bliss, 1935), X – натуральное или прологарифмированное значение воздействующей дозы.

Значение LD_{50} и его ошибку рассчитывали как

$$LD_{50} = (5 - b_0)/b_1;$$

$$SD_{LD_{50}} = (LD_{86} - LD_{16})/(2N)^{0.5}$$

(Бабиц и др., 2003).

Вариант В основан на стандартной обобщенной модели регрессии с пробит-функцией связи (Мастицкий, Шитиков, 2015):

$$P = \Phi(b_0 + b_1 X) \text{ или } \Phi^{-1}(P) = b_0 + b_1 X,$$

где P – вероятность гибели животных, $\Phi()$ – интегральная функция плотности стандартного нормального распределения $N(\mu, \sigma)$; $b_0 = -\mu / \sigma$; $b_1 = 1 / \sigma$; $\Phi^{-1}(P)$ – обратная функция от Φ , или пробит. В отличие от варианта **А**, коэффициенты b_0 и b_1 оценивали методом нахождения максимума правдоподобия относительно непосредственно целевого отклика (т. е. вероятности эффекта P) в предположении о биномиальном распределении данных.

Ошибку изозффективной дозы LD_p для произвольно заданного значения P (т. е. $P = 0.5$ при нахождении LD_{50}) оценивали дельта-методом:

$$SD_{LD_{50}} = (J^T V J)^{0.5},$$

где J – вектор производных функции регрессии относительно вектора параметров b ; для рассматриваемой модели $J = [1/b_1; X/b_1]$; V – дисперсионно-ковариационная матрица коэффициентов логистической модели.

Доверительные интервалы LD_{50} рассчитывали по обычной формуле

$$CI_{LD_{50}} = LD_{50} \pm t_{\alpha/2, f} SD_{LD_{50}},$$

где $t_{\alpha/2, f}$ – квантиль t -распределения при $\alpha/2$ и f степенях свободы.

Вариант С также основан на модели логистической регрессии, но доверительные ин-

тервалы $CI_{LD_{50}}$ оценивались с использованием процедуры, описанной Д. Финни (Finney, 1971, р. 76–79; Robertson et al., 2003).

В приложении представлены скрипты на языке R для всех трех вариантов функций расчета LD_{50} , оснащенные подробными комментариями. Отметим, что в отличие от функции `Probit_Bel()`, выполняющей расчеты по Н. Л. Беленькому, на вход остальных двух функций можно подать вектор с любым набором задаваемых вероятностей эффекта, что удобно для построения графиков. Так при $p = \text{seq}(1, 99, 1)$ функции `LD_glm()` и `LD_Rob()` могут выполнить расчет таблицы из 99 изозффективных доз от 1 до 99 %.

Для простой схемы группировки по уровням линейную модель LMEM (*linear mixed-effects model*) со смешанными эффектами можно представить в матричной форме как:

$$y = Xb + Zb + \epsilon, \quad b \sim N(0, \Psi), \quad \epsilon \sim N(0, \Lambda\sigma^2),$$

где y – N -мерный вектор зависимой переменной, X – матрица фиксированных переменных; b – вектор параметров модели для фиксированных эффектов; Z – матрица, состоящая из нулей и единиц и описывающая группировку случайных факторов по уровням в соответствии с планом эксперимента, b – коэффициенты модели, относящиеся к случайным эффектам. Оценка значимости параметров модели и ранжирование случайных эффектов по степени их выраженности выполнялись с использованием традиционных показателей качества подгонки обобщенных моделей – информационного критерия Акаике AIC и девиансы (*deviance*) D , которая является обобщением остаточной суммы квадратов при использовании метода максимального правдоподобия.

Построение моделей со случайными эффектами выполнялось с использованием пакетов `lme4` и `MuMIn` статистической среды R вер. 3.03. Представленный скрипт содержит функции на алгоритмическом языке R для расчета LD_{50} , других изозффективных доз и их доверительных интервалов тремя различными методами.

Результаты

Расчет значений LD_{50} , представленных в табл. 1 отдельно по *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* для всех групп местообитаний, показал наличие существенных различий в силе действия ядовитого секрета по подвидам. При этом значения норматива, полученные различными вариантами расчета, практически совпадали.

Таблица 1. Значения LD_{50} , полученные различными способами расчета для двух подвидов гадюк (SE – стандартная ошибка LD_{50} , LCL и UCL – нижняя и верхняя границы 95 % доверительного интервала)

Подвид	Вариант	LD_{50}	SE	LCL	UCL
<i>Vipera berus berus</i>	A	1.540	0.0832	1.38	1.70
	B	1.576	0.0542	1.47	1.68
	C	1.576		1.47	1.69
<i>Vipera berus nikolskii</i>	A	0.967	0.0588	0.85	1.08
	B	0.972	0.0451	0.88	1.06
	C	0.972		0.88	1.07

На основании такого точечного показателя, как LD_{50} , нельзя получить достаточно полное представление о сравнительной силе действия ядов, поскольку важно учитывать также скорость развития эффекта при увеличении дозы. На рис. 1 показаны сигмоидаль-

ные кривые «доза-эффект», где видно, что на уровне 16 % смертности различия между ядовитыми секретами обоих подвидов минимальны, тогда как 84 % изодозные дозы отличаются весьма значительно.

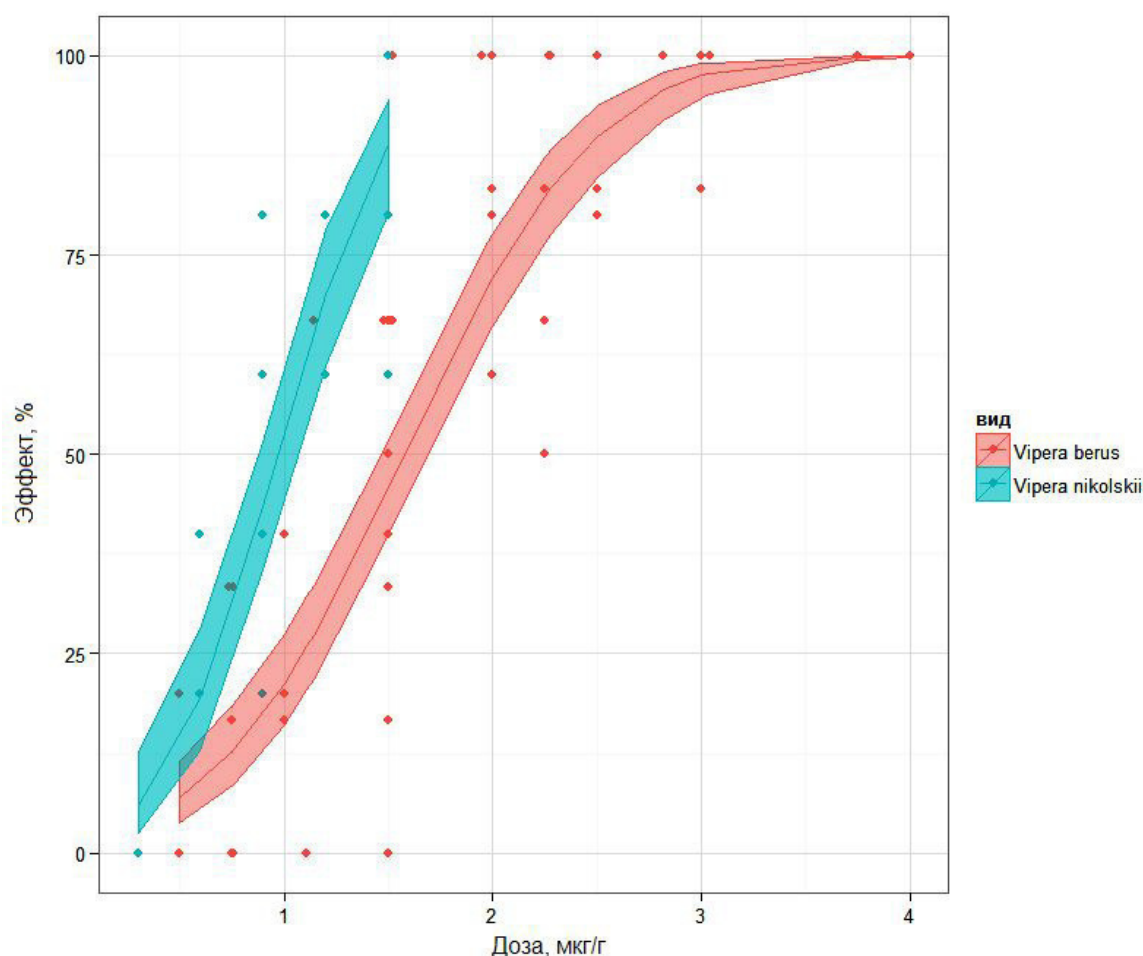


Рис. 1. Кривые «доза-эффект» и их 95 % доверительные интервалы для популяций с преобладанием диагностических признаков *V. b. berus* или *V. b. nikolskii*, построенные с использованием логистической регрессии

Fig. 1. "Dose-response" curves and their 95 % confidence intervals for populations with a predominance of diagnostic features of *V. b. berus* or *V. b. nikolskii*, built using logistic regression

Далее были рассмотрены вопросы о том, являются ли статистически значимыми полученные зависимости «доза-эффект» и насколько сильно сопутствующие факторы могут влиять на их характер. В табл. 2 приведены результаты сравнительного статистического анализа четырех основных моделей по

возрастанию их параметричности. Как принято в R, структура регрессионных моделей задавалась в виде «формулы», в которой зависимая переменная (pd – доля погибших животных) отделяется от правой части знаком $\sim$, а предикторы разделяются знаком $+$.

Таблица 2. Оценка статистической значимости включения в модель случайных эффектов

Модель	Формула	AIC	Девианса D	χ^2	$P(>\chi^2)$
m0	$pd \sim 1$	587.08	437.84	–	–
m1	$pd \sim \text{доза}$	312.58	161.35	276.49	≈ 0
m2a	$pd \sim \text{доза} + \text{подвид}$	272.14	118.9	42.45	≈ 0
m2b	$pd \sim \text{подвид} + \text{подвид:доза} - 1$	264.17	108.93	9.97	0.0016

В представленном ряду значения AIC-критерия постоянно уменьшаются, что свидетельствует о поэтапном улучшении модели. Статистическую значимость p включения каждого нового члена (вначале доза, а затем вид) оценивали по разности остаточных девианс ($D_{i-1} - D_i$). Последняя имеет распределение χ^2 и, если она достаточно велика ($p < 0.05$), то доля вариации, объясняемая новым членом модели, считалась достоверно существенной. На рис. 2 показано, как случайный эффект вид проявляется как статистически значимый параллельный сдвиг линий «доза-эффект» за счет коррекции свободного члена в модели **m2a**. Модель **m2b** дополнительно учитывает различия в скорости развития эффекта при увеличении дозы за счет коррекции коэффициента угла наклона. Сравнение моделей **m1** и **m2a** проверяет гипотезу «параллельности», а **m1** и **m2b** – гипотезу «эквивалентности» токсических процессов (Robertson et al., 2003).

Смешанную модель оптимальной структуры получили методом «всех возможных регрессий», выполнив полный перебор комбинаций случайных факторов. Модели-претенденты ранжировали по уменьшению скорректированного AICс-критерия (табл. 3). Относительное правдоподобие (*strength of evidence* (Burnham, Anderson, 2002)) каждой модели m_i по отношению к лучшей модели оценивали как $I_i = \exp(-0.5 \Delta_i)$, где $\Delta_i = (AICc_i - AICc_{min})$. На основании этого можно сделать вывод, что модель **mm1**, учитывающая эффекты вид и местооб, в 2.2 раза лучше объ-

ясняет результаты эксперимента, чем модель **mm2**, и в 7×10^6 раза более обоснована (с точки зрения соотношения вероятностей соответствующих гипотез), чем продемонстрированная на рис. 2 модель **mm7**.

Интерпретация модели со смешанными эффектами основана на том, что для каждого уровня случайного фактора, отмеченного знаком $+$ в табл. 3, подбирается система коэффициентов, осуществляющих коррекцию модели с фиксированными параметрами. Например, фиксированная часть модели **mm1** имеет вид $\Phi^{-1}(P) = -2.39 + 1.964 \cdot \text{доза}$. Если использовали яд *V. b. berus*, то к этому уравнению добавлялся член $(-0.132 - 0.313 \cdot \text{доза})$, а если *V. b. nikolskii*, то $(0.129 + 0.305 \cdot \text{доза})$. Аналогично, для уровня Актарск фактора местооб – образец 2 – добавляется член $(-0.1 \cdot \text{доза})$, для Самара – образец 10 – $(+0.32 \cdot \text{доза})$ и т. д. И тогда полное уравнение регрессии с учетом случайных параметров для комбинации «вероятность смерти от яда гадюк *V. b. nikolskii*, отловленных в Актарске» приобретает вид

$$\Phi^{-1}(P) = (0.129 - 2.39) + (1.964 + 0.305 - 0.1) \cdot \text{доза}.$$

Семейство таких зависимостей «доза-эффект» по результатам проведенного эксперимента представлено на рис. 3.

Пол подопытных животных статистически значимого влияния на развитие токсического процесса не оказывает и в окончательно отобранные модели не включается.

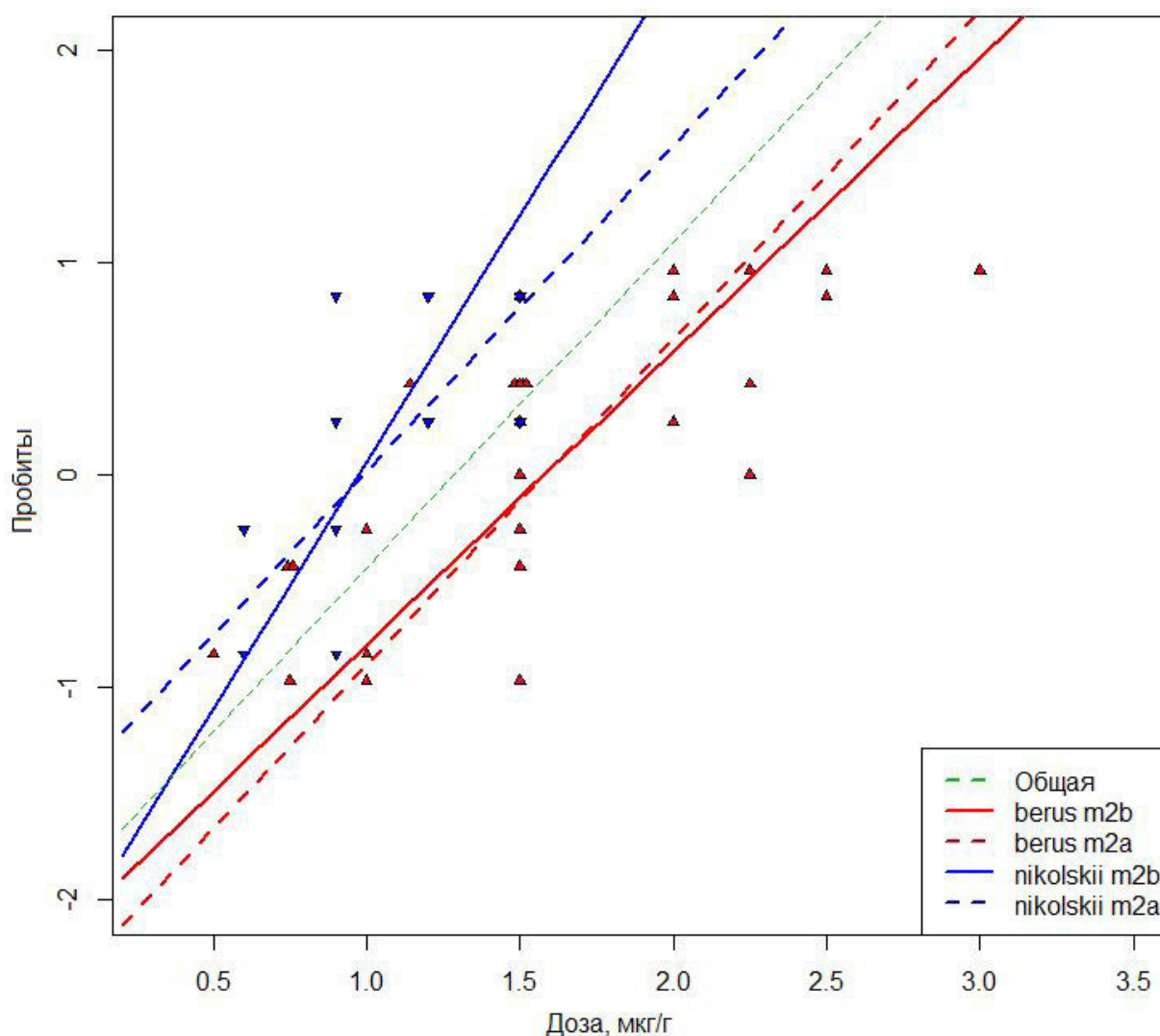


Рис. 2. Графики зависимости пробит-значений вероятности смерти мышей при действии яда гадюк *V. b. berus* или *V. b. nikolskii*. Пунктиром показаны зависимости, построенные в предположении m2a, что подвидовые различия сводятся к параллельному сдвигу на величину разности LD50. Сплошные линии соответствуют модели m2b, учитывающей дополнительно различия в угле наклона

Fig. 2. Graphs of dependence of probit values of the mice death probability under the action of *V. b. berus* or *V. b. nikolskii* venoms. The dotted line shows the dependencies constructed under the m2a supposition that the subspecies differences are reduced to parallel shift by the magnitude of the LD50 difference. The solid lines correspond to the m2b model additionally considering the differences in the slope angle

Обсуждение

Анализ закономерностей, полученных с помощью модели **mm1**, позволяет подтвердить ряд содержательных гипотез по пространственному распределению отдельных популяций гадюк и их систематическому статусу. В табл. 1 показано статистически значимое различие величин LD50 для подвидов гадюк *V. b. berus* и *V. b. nikolskii*. Однако на самом деле анализируемые выборки частично сделаны из обширной зоны интерградации этих двух форм, и определить систематический статус отдельных популяций можно было в значительной мере условно. В усилении токсичности ядовитого

секрета по отношению к мышам выявляется географический тренд (см. рис. 3), имеющий направление от Пермского края к Липецкой области. Он хорошо отражает современные представления об истории расселения и гибридизации более древней гадюки Никольского с относительно молодой номинативной формой обыкновенной гадюки, отличающейся менее токсичным для мышей ядом.

Таксономическую принадлежность форм со смешанными признаками *berus* и *nikolskii* предстоит еще уточнить для многих местообитаний, поскольку сами диагностические признаки последней формы нуждаются в уточнении. В частности, к настоящему

Таблица 3. Ранжирование вариантов моделей со смешанными эффектами по уменьшению информационного критерия Акаике AICc

Модель	Св. член	доза	Случайные эффекты			Степеней свободы <i>df</i>	Критерий AICc	Δ
			подвид	местооб	пол			
mm1	-2.39	1.964	+	+		8	262.7	0
mm2	-2.407	1.863		+		5	263.5	0.78
mm3	-2.576		+	+		7	266.9	4.16
mm4	-2.412	1.825		+	+	8	268.6	5.85
mm5	-2.391	1.959	+	+	+	11	269.7	6.97
mm6	-2.429		+	+	+	10	273.9	11.16
mm7	-2.195	1.825	+			5	276.2	13.46

времени стали известны популяции *V. b. nikolskii* без меланистов (Zinenko et al., 2010); значит, черная окраска взрослых особей не может являться диагностическим признаком гадюки Никольского. Кроме того, ее типовые экземпляры добыты в зоне контакта *V. b. berus* и *V. b. nikolskii* (Bakiev et al., 2005; Milto, Zinenko, 2005). В связи с возможной перспективой выявления более «чистых» популяций лесостепной формы к западу от типовой территории гадюки Никольского (Zinenko et al., 2010) следует обратить внимание на ст. 23.8 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004), где указывается, что название видовой группы, впоследствии оказавшейся гибридом, не должно употребляться как валидное название ни для одного из родительских видов. Поэтому, если форма «*nikolskii*» будет переописана с новой территории, то должны измениться ее название и диагностические признаки. Токсичность яда для мышей может быть использована в качестве нового диагностического признака.

Заключение

1. Расчет точечных показателей токсикометрии (LD_{50} яда обыкновенных

гадюк для мышей) по М. Л. Беленькому (1963) и с использованием современных версий пробит-регрессии не выявил существенных различий в конечных результатах.

2. Использование обобщенных моделей, полученных методом максимального правдоподобия, позволяет изучать токсический процесс на всем диапазоне уровней воздействия, оценивать доверительные интервалы, анализировать различия в силе ядов на основе аппарата проверки статистических гипотез.
3. Обобщенные линейные модели со смешанными эффектами (GLMEM) позволяют количественно оценить влияние комплекса сопутствующих случайных факторов на изучаемые процессы и выполнить прогноз изменения отклика в различных условиях воздействия.
4. Токсичность яда может быть использована в качестве диагностического признака при переописании лесостепной формы обыкновенной гадюки.

Библиография

Бабич П. Н., Чубенко А. В., Лапач С. Н. Применение пробит-анализа в токсикологии и фармакологии с использованием программы Microsoft Excel для оценки фармакологической активности при альтернативной форме учета реакций // Современные проблемы токсикологии. 2003.

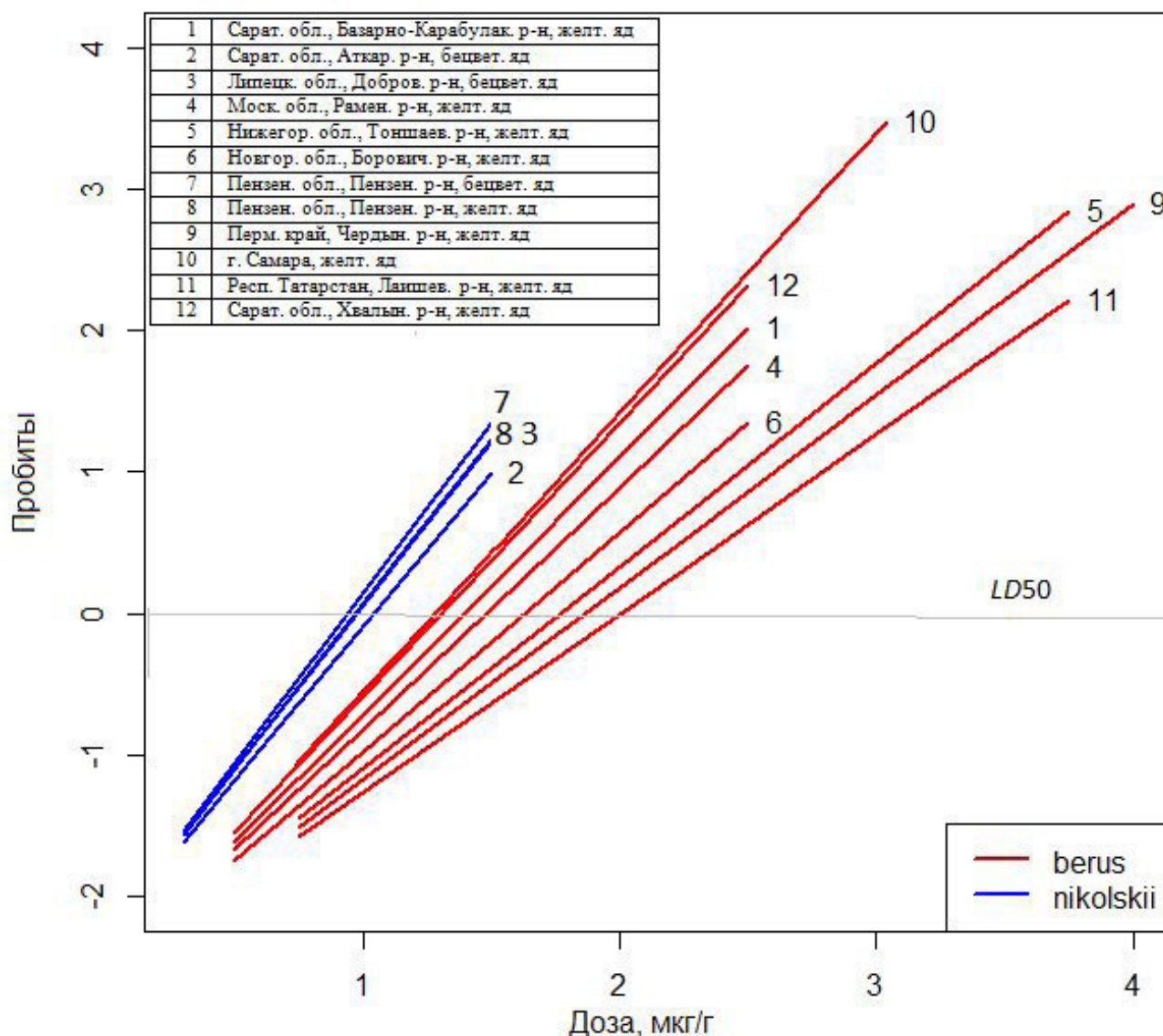


Рис. 3. Зависимости «доза-эффект» для яда обыкновенных гадюк из популяций, условно отнесенных к подвидам *V. b. berus* или *V. b. nikolskii*

Fig. 3. «Dose-response» dependences for the adder venom from populations conventionally related to *V. b. berus* or *V. b. nikolskii* subspecies

№ 4. С. 80–88.

Беленький М. Л. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л.: Медгиз, 1963. 152 с.

Мастыцкий С. Э., Шитиков В. К. Статистический анализ и визуализация данных с помощью R. М.: ДМК Пресс, 2015. 496 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 223 с.

Четвериков А. А. Линейные модели со смешанными эффектами в когнитивных исследованиях // Российский журнал когнитивной науки. 2015. Т. 2 (1). С. 41–51

Bakiev A. G., Böhme W., Joger U. *Vipera (Pelias) berus nikolskii* Vedmederya, Grubant und Rudaeva, 1986 – Waldsteppenotter // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIb: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. S. 293–309.

Bliss C. I. The calculation of the dosage-mortality curve // Annals of Applied Biology. 1935. Vol. 22. Issue 1. P. 134–167.

Burnham K. P., Anderson D. R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer, 2002. 448 p.

Demidenko E. Mixed Models: Theory and Applications with R. 2nd ed. Wiley, 2013. 754 p.

Finney D. J. Probit Analysis. A statistical treatment of the sigmoid response curve. Cambridge: Cambridge

- University Press, 1947. 256 p.
- Finney D. J. Probit Analysis. Cambridge: Cambridge University Press, 1971. 333 p.
- Gelman A. Analysis of variance: Why it is more important than ever // The Annals of Statistics. 2005. Vol. 33. No 1. P. 1–53.
- Milto K. D., Zinenko O. I. Distribution and Morphological Variability of *Vipera berus* in Eastern Europe // Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. St. Petersburg, 2005. P. 64–73.
- Pinheiro J. C., Bates D. M. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Springer, 2000. 530 p.
- Robertson J. L., Savin N. E., Preisler H. K., Russell R. M. Bioassays with arthropods. Boca Raton: CRC Press, 2007. 224 p.
- Zinenko O., Turcanu V., Stugariu A. Distribution and morphological variation of *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 in Western Ukraine, The Republic of Moldova and Romania // Amphibia-Reptilia. 2010. Vol. 31. P. 51–67.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Г. В. Еплановой, А. В. Павлову, М. В. Пестову, В. Г. Старкову и М. В. Ушакову за помощь в сборе образцов яда гадюк.

«DOSE-RESPONSE» MODELS WITH MIXED PARAMETERS BY THE EXAMPLE OF VENOM TOXICITY ESTIMATION OF THE COMMON EUROPEAN ADDER *VIPERA BERUS*

SHITIKOV *Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, stok1946@gmail.com*
Vladimir Kirillovich

MALENYOV *Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, malenyov@mail.ru*
Andrey Lvovich

GORELOV *Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, gorelov.roman@mail.ru*
Roman Andreevich

BAKIEV *Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Science, herpetology@list.ru*
Andrey Gennadyevich

Key words:

venom of the common European adder *Vipera berus*
V. b. berus and *V. b. nikolskii* subspecies
 average lethal dose (DL50)
 laboratory white mice
 probit dependence "dose-response"
 general linear mixed-effects models (GLMEM)
 informational criteria

Summary: The toxicity analysis of samples of the common European adder *Vipera berus* venom was made. The adders were captured in different regions of the European part of Russia from populations with mixed features of nominative subspecies of *V. b. berus* and Nikolsky's adder *V. b. nikolskii*. The values of the average lethal doses (DL50) for white laboratory mice with the intraperitoneal injections were defined by three different methods. The appendix contains functions in the algorithmic language R which assess the values of isoeffective doses for a given set of animal lethal probabilities. "Dose-response" dependences were constructed with the use of GLMEM – general linear mixed-effects models – for various combinations of concomitant factors potentially affecting the result of toxicometric experiment (e.g. sex of experimental animals, subspecies signs of the common adder, capture area, venom color etc.). The optimal model, which corresponded to the minimum of the information AIC-criterion, included both adder subspecies and their habitat. The presence of geographical gradient with an approximate direction from Perm region to Lipetsk region was found in the zone of *V. b. berus* and *V. b. nikolskii* intergradation. In this direction in the adder populations with mixed signs the diagnostic features of *V. b. nikolskii* are intensified and the venom toxicity for mice increases. This identified trend corresponds to the modern notion about the history of the resettlement of the two forms of vipers and their hybridization. The necessity of redescription of "nikolskii" form is noted, because its typical territory is situated in the contact zone with *V. b. berus*. The toxicity of the venom to mice can be used as a diagnostic sign for the redescription of taxon.

Received on: 27 February 2018

Published on: 30 June 2018

References

- Babich P. N. Chubenko A. V. Lapach S. N. Application of the probit-analysis in toxicology and pharmacology using Microsoft Excel program for the estimation of pharmacological activity in an alternative form of reactions registration, *Sovremennye problemy toksikologii*. 2003. No. 4. P. 80–88.
- Bakiev A. G., Böhme W., Joger U. *Vipera (Pelias) berus nikolskii* Vedmederya, Grubant und Rudaeva, 1986 – Waldsteppenotter, Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 3/IIB: Schlangen (Serpentes) III. Viperidae. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. S. 293–309.
- Belen'kiy M. L. Quantitative estimation elements of the pharmacological effect. L.: Medgiz, 1963. 152 p.
- Bliss C. I. The calculation of the dosage-mortality curve, *Annals of Applied Biology*. 1935. Vol. 22. Issue 1.

P. 134–167.

- Burnham K. P., Anderson D. R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer, 2002. 448 r.
- Chetverikov A. A. General linear mixed-effects models in cognitive research, *Rossiyskiy zhurnal kognitivnoy nauki*. 2015. T. 2 (1). P. 41–51
- Demidenko E. Mixed Models: Theory and Applications with R. 2nd ed. Wiley, 2013. 754 p.
- Finney D. J. Probit Analysis. A statistical treatment of the sigmoid response curve. Cambridge: Cambridge University Press, 1947. 256 r.
- Finney D. J. Probit Analysis. Cambridge: Cambridge University Press, 1971. 333 r.
- Gelman A. Analysis of variance: Why it is more important than ever, *The Annals of Statistics*. 2005. Vol. 33. No 1. P. 1–53.
- International code of zoological nomenclature. Fourth edition. M.: T-vo nauch. izdaniy KMK, 2004. 223 p.
- Mastickiy S. E. Shitikov V. K. Statistical analysis and data visualization using R. M.: DMK Press, 2015. 496 p.
- Milto K. D., Zinenko O. I. Distribution and Morphological Variability of *Vipera berus* in Eastern Europe, *Herpetologia Petropolitana: Proceedings of the 12th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. St. Petersburg, 2005. P. 64–73.
- Pinheiro J. C., Bates D. M. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Springer, 2000. 530 p.
- Robertson J. L., Savin N. E., Preisler H. K., Russell R. M. Bioassays with arthropods. Boca Raton: CRC Press, 2007. 224 p.
- Zinenko O., Turcanu V., Stugariu A. Distribution and morphological variation of *Vipera berus nikolskii* Vedmederja, Grubant et Rudaeva, 1986 in Western Ukraine, The Republic of Moldova and Romania, *Amphibia-Reptilia*. 2010. Vol. 31. P. 51–67.