научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru **http://petrsu.ru**

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

http://ecopri.ru

Т. 4. № 2(14). Июнь, 2015

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет
В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. К. Зильбер
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал

Службы поддержки
А. Г. Марахтанов
А. А. Кухарская
О. В. Обарчук
Н. Д. Чернышева
Т. В. Климюк
А. Б. Соболева

ISSN 2304-6465

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

12+

© ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет», 2012

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

Содержание Т. 4. № 2. 2015.

От редакции

	Продолжение следует	3

Аналитический обзор

Антонова Е. П., Илюха В. А., Сергина С. Н.	**Антиоксидантная защита у зимоспящих млекопитающих**	4 - 20

Методы экологических исследований

Шаров А. Н., Холодкевич С. В.	**О некоторых особенностях использования пресноводных двустворчатых моллюсков при проведении экотоксикологических исследований на основе мониторинга их кардиоритма волоконно-оптическим методом**	21 - 28

Оригинальные исследования

Толстогузова О. А., Лябзина С. Н., Болсун Н. В.	**Изменчивость рисунка надкрылий Nicrophorus investigator (Coleoptera, Silphidae)**	29 - 37
Калинкина Н. М.	**Распространение реликтовых ракообразных в глубоководных озерах Карелии в связи с геологическими особенностями региона**	38 - 54
Кищенко И. Т.	**Лиственница сибирская на западной границе ареала**	55 - 65
Филоненко И. В.	**Особенности проявления очагов туляремии на территории Вологодской области**	66 - 75

Синопсис

Макаров А. М.	**Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции**	76 - 79

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

Продолжение следует

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Номер сформирован, зарегистрирован в РИНЦ, ссылки DOI работают.
Ждем Ваши новые материалы!

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

References

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

УДК 591.1:599.323.4:591.543.42

Антиоксидантная защита у зимоспящих млекопитающих

АНТОНОВА Екатерина Петровна — *Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН, antoonkina@rambler.ru*

ИЛЮХА Виктор Александрович — *Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН, ilyukha@bio.krc.karelia.ru*

СЕРГИНА Светлана Николаевна — *Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН, cvetnick@yandex.ru*

Ключевые слова:
гибернация
антиоксидантная система
летучие мыши
грызуны
адаптация
гипоксия

Аннотация:
Гибернация является одним из наиболее ярких примеров фенотипической пластичности у млекопитающих, которая позволяет животным выживать в условиях низких температур, недостатка пищи и воды. При оцепенении наблюдается снижение температуры тела и уровня метаболизма, что сопровождается замедлением дыхания, значительным уменьшением потребления кислорода, а также снижением мозгового кровообращения и частоты сердцебиения. Несмотря на ряд физиологических адаптаций к условиям гибернации, период пробуждения сопровождается окислительным стрессом, ассоциированным с колоссальным повышением потребления кислорода. Особое значение в этих условиях приобретает система антиоксидантной защиты, которая обеспечивает «безболезненный», то есть без окислительных повреждений тканей, переход от оцепенения к пробуждению и обратно. Тем не менее вопрос об участии антиоксидантной системы в течение периодов естественной спячки изучен недостаточно, но, без сомнения, заслуживает самого пристального внимания. В настоящем обзоре собран материал об использовании разнообразных стратегий антиоксидантной защиты при гибернации у мелких млекопитающих.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 29 января 2015 года Опубликована: 13 апреля 2015 года

Введение

Адаптации организма к экстремальным факторам, в частности к недостатку кислорода, являются одной из актуальнейших медико-биологических проблем (Галанцев, 1977; Storey, 1996; Elsner et al., 1998; Kooyman, Ponganis, 1998; Toien et al., 2001; Hochachka, Somero, 2002; Wihelm Filho et al., 2002; Zenteno-Savín, Clayton-Hernandez, Elsner, 2002; Carey, Andrews, Martin, 2003). Зимоспящие и ныряющие млекопитающие являются природно-адаптированными к дефициту кислорода животными. В настоящем обзоре внимание уделено именно гибернации, так как данное явление менее изучено с точки зрения

антиоксидантных защитных механизмов и имеет ряд существенных отличий от ныряния. Известно, что гибернация является энергосберегающим состоянием, при котором происходит значительное снижение температуры тела (до -2 °C), позволяющее гетеротермным млекопитающим выживать в неблагоприятных условиях среды (Carey, Andrews, Martin, 2003; Drew et al., 2007; Storey, Storey, 2010; Dave et al., 2012). В то время как ныряние мелких млекопитающих даже в зимний период сопровождается лишь небольшим снижением температуры тела (до 30 °C) (MacArthur, 1984; McCulloch, 2012). Необходимо отметить, что длительные периоды оцепенения регулярно перемежаются короткими периодами разогрева, когда температура тела восстанавливается до нормального эутермического уровня на несколько часов (Hut et al., 2002), что тесно связано с серьезными колебаниями уровня кислорода. Несмотря на ряд физиологических адаптаций, период пробуждения сопровождается окислительным стрессом, ассоциированным с колоссальным повышением потребления кислорода, который необходим для поддержания термогенеза бурой жировой тканью (БЖТ) и скелетными мышцами (Allan, Storey, 2012). Механизмы устойчивости у впадающих в спячку животных до настоящего времени изучены недостаточно. При адаптации зимоспящих к низким температурам происходят существенные изменения большинства физиолого-биохимических показателей – частоты дыхания и сердечных сокращений, давления крови, экскреции мочи, кровоснабжения органов, насыщения кислородом, гемопоэза и других (Hochachka, Somero, 2002; Bouma et al., 2010a). Изменяются и такие показатели, как устойчивость к ишемической нагрузке и антиоксидантная защита, призванные предотвратить существенные повреждения органов при переходе от оцепенения к пробуждению и обратно (Carey, Frank, Seifert, 2000; Kurtz et al., 2006; Storey, 2010; Dave et al., 2012). Антиоксидантная система (АОС) обеспечивает длительное сохранение жизнеспособности клетки в течение гипометаболических периодов, когда степень деградации и ресинтеза окислительно поврежденных макромолекул минимальна (Allan, Storey, 2012).

Несмотря на невероятно низкий уровень метаболизма в течение оцепенения (торпора), экспрессия некоторых генов и синтез белков тем не менее усиливаются для обеспечения нужд организма в каждый конкретный момент (Eddy, Storey, 2007). В последнее десятилетие интерес исследователей к гибернации значительно вырос, и это не удивительно, так как механизмы, смягчающие снижение метаболизма, до сих пор до конца не установлены. Как свидетельствуют экспериментальные данные, у сусликов, выходящих из спячки, не наблюдается ни нейрональных патологий, ни клеточных повреждений, вызванных окислительным стрессом (Ma et al., 2005; Dave et al., 2012), а спящие особи не демонстрируют никаких признаков гипоксии, связанных с изменением метаболизма (Ma et al., 2005; Storey, Storey, 2010; Dave et al., 2012) и поэтому являются прекрасной моделью для изучения ишемических и реперфузных состояний.

В настоящем обзоре мы не рассматриваем крупных млекопитающих (медведи, барсуки, енотовидные собаки), которые также проводят зимний период в состоянии спячки, однако не испытывают столь значительного снижения температуры тела, как мелкие виды. Поскольку животные, впадающие в летнюю спячку, с анализируемой в обзоре позиции изучены фрагментарно, поэтому и упоминаются они только в случае, если необходимо пояснить роль антиоксидантов в адаптациях к гипоксии, а также для понимания общих закономерностей участия АОС в гипометаболических состояниях.

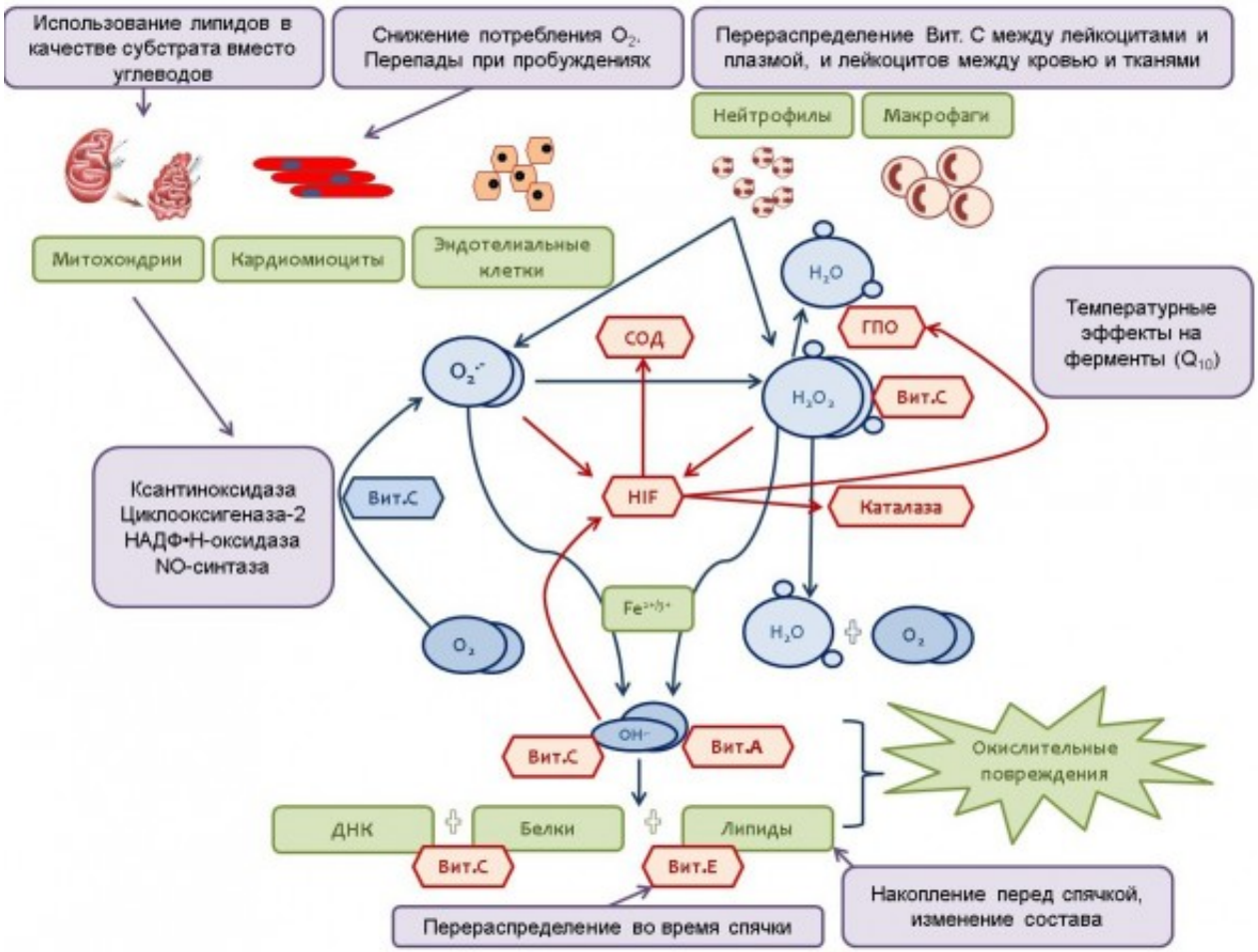
Аналитический обзор

Антиоксидантная система при гипоксических состояниях

По современным представлениям, наиболее опасными в плане активации перекисных процессов при гипоксии являются состояния, когда временное выраженное нарушение кровоснабжения сменяется его восстановлением – реперфузией (Allan, Storey, 2012). Так, например, данный процесс наблюдается при периодических пробуждениях и выходе из зимней спячки у гибернирующих млекопитающих. Считается, что усиление образования свободных радикалов и перекисных соединений, которое происходит сразу вслед за нарушениями кровообращения, является ведущим фактором в патогенезе ишемических поражений тканей и органов (Wilhelm Filho et al., 2007).

В последние годы становится все более ясным, что генерация умеренных количеств АФК является совершенно необходимым элементом клеток всех типов (Hulbert et al., 2007; Sanz, Stefanatos, 2008; Stuart et al., 2014). Наиболее известные классические представления о защитной роли АФК касаются их участия в неспецифическом иммунитете, в частности в процессах фагоцитоза (Коган, 1999), и в микросомальном окислении самых разнообразных химических соединений (детоксицирующая роль)

(Ozaki, Ohashi, Niva, 1986). Помимо этого известно, что H_2O_2 и ряд других АФК могут выступать в клетках в качестве «двойных агентов»: либо инициируя интенсивный окислительный стресс, что сопровождается повреждениями и гибелью клеток, либо действуя в качестве сигнальных молекул, индуцирующих ряд молекулярных, биохимических и физиологических реакций, которые способствуют формированию адаптивных механизмов и повышению устойчивости организма (Jaspers, Kangasjärvi, 2010; Stuart et al., 2014). Хотя механизмы избыточной генерации АФК при гипоксии – реперфузии до конца не ясны, установлено, что они имеют множественную природу. В этой связи весьма привлекательна гипотеза, высказанная В. П. Скулачевым (1998), согласно которой образование супероксидного радикала в клетках уже на ранней стадии гипоксии имеет для организма определенный биологический смысл. Образующийся из супероксидного аниона гидроксильный радикал может экстренно стимулировать вазодилатацию, т. е. способствовать укорочению периода гипоксии. Таким образом, клетки «заинтересованы» в как можно более ранней генерации АФК. Биологическое значение этого явления объясняется способностью АФК, в частности оксида азота (NO), обеспечивать расслабление гладкомышечных клеток сосудов и способствовать тем самым восстановлению кровоснабжения ткани (Скулачев, 1998). Тем не менее участие АФК в цепных свободнорадикальных реакциях, главным образом в перекисном окислении липидов (ПОЛ), приводит к химической модификации важных биологических структур (нуклеиновые кислоты, белки, липиды) (рисунок) и развитию патологических состояний (Harman, 1994; Hulbert et al., 2007).



Блок-схема участия системы антиоксидантной защиты в адаптационных процессах при гибернации (синие стрелки – образование активных форм кислорода, красные – реакции антиоксидантной защиты)

Scheme of the antioxidant defense system participation in adaptation processes during hibernation (blue arrows – the formation of reactive oxygen species, red arrows – the reaction of antioxidant protection)

Способность зимоспящих животных понижать температуру своего тела при сохранении

основных метаболических функций органов и тканей также связана со свойством липидов мембран клеток адаптироваться к экстремальным температурам. У животных в состоянии спячки, как и у пойкилотермных организмов, понижение температуры тела сопровождается повышением уровня ненасыщенных жирных кислот в составе липидов мембран (Серебрянникова, Векслер, 1977; Carey et al., 2003), таким образом, уменьшается вязкость мембран и обеспечивается нормальное функционирование мембраносвязанных белков при пониженной температуре. Однако данная стратегия имеет один недостаток – двойные связи жирных кислот являются прекрасной мишенью для АФК. Вероятно, поэтому у сусликов перед залеганием в зимнюю спячку параллельно с повышением ненасыщенности липидов происходит значительное увеличение содержания первичных продуктов ПОЛ) – диеновых конъюгатов (Carey et al., 2003).

В процессе эволюции в клетках для борьбы с АФК выработались специализированные системы антиоксидантной защиты (см. рисунок). Антиоксиданты определяются как вещества, ингибирующие или задерживающие окислительное повреждение субклеточных белков, углеводов, липидов и ДНК (Brune, Zhou, 2003; Kim, 2014). Антиоксидантные механизмы включают в себя редокс-активные низкомолекулярные клеточные соединения (глутатион (GSH), витамины Е и С), а также ферментативные системы метаболизма АФК (супероксиддисмутаза (СОД), каталаза и GSH-пероксидаза) (Зенков, Ланкин, Меньщикова, 2001; Didion, Kinzenbaw, 2004; Stuart et al., 2014). Считается, что основным фактором адаптации к гипоксии у толерантных к ней животных может быть усиление антиоксидантных механизмов (см. рисунок), защищающих клетки от АФК при реоксигенации (Selman et al., 2000; Wilhelm Filho, 2007).

Необходимо отметить, что имеющаяся в литературе информация о роли антиоксидантов в условиях гибернации касается, главным образом, лабораторных животных (Hudson, Scott, 1979; Barja et al., 1994; Ohta et al., 2006), в то время как исследования, проведенные на диких зимоспящих млекопитающих, малочисленны (Sohal, Orr, 1992; Sohal et al., 1993; Selman et al., 2000; Morin, Storey, 2007; Allan, Storey, 2012), и только в последнее десятилетие возрос интерес к таким объектам исследования, как летучие мыши (Wilhelm Filho et al., 2007; Conde-Pérezprina et al., 2012).

Поскольку различные компоненты АОС находятся в тесных взаимокомпенсаторных отношениях – ослабление одного, как правило, сопровождается усилением других (Зенков, Меньщикова, 1993; Владимиров, 1998), то при адаптации к какому-либо фактору среды преимущественно могут использоваться либо низкомолекулярные, либо ферментативные антиоксиданты. Что касается роли различных компонентов АОС при гибернации, то первооткрывателем в этой области является российский ученый Н. И. Калабухов. Уже в 1929 г. им было показано, что токоферол тормозит уровень обмена веществ в тканях и тем самым подавляет выведение и расход аскорбиновой кислоты, в связи с чем уровень токоферола служит важным регулятором физиологического состояния зимоспящих животных (Калабухов, 1929). Доказано, что изменение содержания обоих антиоксидантов (витаминов С и Е) при переходе от спячки к пробуждению происходит синхронно, но их кинетика имеет противоположную направленность (Okamoto et al., 2006). Предполагается, что аскорбат и GSH могут действовать как первая линия обороны от окислительного стресса при реперфузии, тогда как витамин Е включается в процесс позднее при его более тяжелой форме, что частично объясняет противоречивые результаты о витамине Е, полученные на различных животных и в клинических исследованиях (Dhalla, Elmoselhi, 2000). У сусликов при гибернации наблюдается увеличение содержания аскорбата (витамин С), одного из низкомолекулярных антиоксидантов, в плазме крови и спинномозговой жидкости (Drew et al., 2002; Drew et al., 2004). Во время пробуждения его уровень резко снижается, но в основном не из-за взаимодействия с АФК, а вследствие захвата лейкоцитами. Вероятно, летучие мыши используют другой механизм, т. к. известно, что они утратили в процессе эволюции способность к синтезу витамина С (Cui et al., 2011).

Весьма интересен вопрос об использовании антиоксидантных ферментов (АОФ) во время гибернации. Их уровень находится под генетическим контролем, принцип которого заключается в активации генов (см. рисунок), кодирующих ферменты, при повышении концентрации $O_2^{\bullet -}$ или H_2O_2 (Mongkolsuk, Helmann, 2002). Тем не менее энзиматическая активность, как правило, снижается во время спячки, так, например, значительно понижается трансляция белков, которая возвращается к норме в период пробуждения. Синтез белков у зимоспящих нарушается как на уровне инициации, так и на уровне элонгации. Сходное угнетение в период спячки и пробуждения отмечается и для окислительного фосфорилирования (Breukelen, Martin, 2002). Снижение метаболизма имеет определенные последствия для использования ферментов, так как для синтеза белков, во-первых, необходима энергия (при этом организм находится в состоянии максимального энергосбережения), во-вторых, нужно большое

количество аминокислот, которые также имеются в дефиците. Но гибернирующие виды нашли выход из данной ситуации – регуляция активности ферментов может осуществляться посредством изменения содержания его изоформ, что описано для разных ферментов (Carey et al., 2003; Storey, Storey, 2004; Eddy, Storey, 2007), а также в результате посттрансляционных модификаций фермента, таких как фосфорилирование (MacDonald, Storey, 1999) и глутатионилирование (Storey, 1997).

Гибернация как феномен

Гибернация – это самая эффективная энергосберегающая стратегия выживания, доступная млекопитающим, при которой существенно снижается потребность в ресурсах (Carey et al., 2003; Geiser, 2004; Storey, 2010). В зимний период мелкие млекопитающие впадают в оцепенение, при котором температура тела приближается к температуре окружающей среды (Heldmaier, Ortmann, Elvert, 2004). Спячка была зарегистрирована в восьми различных систематических группах млекопитающих: однопроходные, сумчатые, грызуны, летучие мыши, землеройки, насекомоядные, приматы (некоторые лемуры) и хищные (медведи) (Geiser, 2004). Она наиболее распространена среди видов отрядов Rodentia и Chiroptera, и поэтому не удивительно, что именно на эти группы обращено наиболее пристальное внимание исследователей (Ануфриев, 2008).

Основными характеристиками спячки мелких млекопитающих является значительное снижение метаболизма и потребления кислорода до 1/100 от «базального» уровня, более чем стократное уменьшение частоты сердечных сокращений (ЧСС) и экстремально низкая температура тела, которая колеблется у разных видов в пределах +2...+4 ºС (Breukelen, Martin, 2002; Storey, 2010), но может снижаться до -2 °С (Heldmaier, Ortmann, Elvert, 2004). Необходимо отметить, что у гибернирующих видов температура тела регулируется, если происходит снижение температуры окружающей среды до -6 ºС, – включаются механизмы для увеличения теплопродукции (Carey et al., 2003). Поддержание на определенном уровне температуры и кровообращения мозга необходимо для сохранения функций данного органа, т. к. сразу после выхода из спячки поведение животного должно оставаться в норме для обеспечения выживаемости вида. Возможно, подвешенное состояние вниз головой у летучих мышей в какой-то мере помогает сохранять кровообращение и снабжение головного мозга кислородом, а повышение уровня ненасыщенных жирных кислот в составе липидов мембран клеток головного мозга снижает вязкость мембран и функционирование мембрановстроенных ферментов при пониженной температуре. В зависимости от вида животного и температуры среды оцепенение длится от 4 до 40 дней и регулярно прерывается короткими эутермическими фазами пробуждения (Heldmaier, Ortmann, Elvert, 2004). В целом во время спячки мелкие млекопитающие могут сэкономить около 90 % энергии (Wang, Wolowyk, 1988). На самом деле экономия энергии была бы гораздо больше, если бы животные не подвергались периодическим выходам из спячки, поскольку эти процессы требуют значительных энергозатрат (для сократительного термогенеза скелетных мышц и дыхания специализированных митохондрий, найденных в БЖТ). Во время спячки у всех мелких млекопитающих наблюдаются периодические пробуждения, длящиеся до 24 часов, в период которых животные разогреваются до 37 ºС, в этот момент они вырабатывают большое количество энергии (Storey, 2010). Периодические пробуждения во время спячки необходимы для поддержания нормального функционирования иммунной и нервной систем, что требует значительных энергетических затрат, в том числе и усиленного потребления кислорода (Prendergast et al., 2002; Bouma et al., 2010a). Предполагается, что изменения иммунной системы при гибернации направлены на ограничение повреждений при повторяющихся переходах от спячки к пробуждению (Bouma et al., 2010a). У всех мелких млекопитающих, изученных к настоящему времени, при гибернации количество лейкоцитов падает, в частности у европейского суслика примерно на 90 %, и быстро возрастает после выхода из нее (Bouma et al., 2010b). Снижение при оцепенении содержания циркулирующих лейкоцитов и тромбоцитов и увеличение после пробуждения являются одним из наиболее поразительных явлений, наблюдаемых при адаптации зимоспящих к низким температурам (Reznik et al., 1975). Интересен и тот факт, что у млекопитающих, выходящих из спячки, не наблюдается ни нейрональных патологий, связанных с оксидативными модификациями, ни окислительных повреждений клеток из-за повышения потребления кислорода (Ma et al., 2005). В одном из исследований Dave и соавторов (2012) была выдвинута гипотеза, что гибернирующие животные в результате селективного отбора приобрели физиологические адаптации, связанные со входом в оцепенение и выходом из него. Авторы утверждают, что эти приспособления касаются устойчивости к ишемии головного мозга и увеличения синаптической пластичности. Генетические факторы и, возможно, стадии онтогенеза вносят вклад в способность переносить несколько пробуждений без когнитивных нарушений и клеточных повреждений. Быстрая регенерация

синапсов во время пробуждения предотвращает когнитивные нарушения и, вероятно, способствует улучшению процессов памяти уже через 24 часа после пробуждения. Снижение температуры тела в сочетании с подавлением метаболизма во время оцепенения экономит энергию, а сохранение клеточного гомеостаза во время пробуждения способствует как выживанию нейронов, так и устойчивости к ишемии гибернирующих видов (Dave et al., 2012).

Довольно интересным является вопрос о влиянии спячки на продолжительность жизни, хотя полученные результаты весьма противоречивы. В 1954 г. Д. Харман предложил гипотезу о том, что причиной старения организмов является свободнорадикальное окисление липидов, белков и других компонентов клеток (Harman, 1994). В механизмах старения, безусловно, важное значение имеют повреждения биомолекул внутренними и внешними факторами при окислительном метаболизме (Barja et al., 1994; Brunet-Rossinni, Austad, 2004). Возможно, что при сниженном метаболизме риск повреждения АФК также уменьшен. Однако межвидовые сравнения внутри систематических групп обычно приводят к выводу, что гибернация мало влияет на продолжительность жизни. Один из примеров – это продолжительность жизни представителей семейства беличьи: самым долгоживущим является не впадающий в спячку вид белок и некоторые из видов гибернантов этой группы (например, суслики, сурки, бурундуки) (Austad, 2005). В исследовании Lyman и соавторов (Lyman et al., 1981) была показана положительная корреляция между долей времени, проведенного в оцепенении, и долголетием хомяков Брандта (*Mesocricetus brandti*). Другая группа, летучие мыши, живут почти в 3,5 раза дольше, чем нелетающие млекопитающие того же размера. При этом зимоспящие летучие мыши живут в среднем на 5 лет больше негибернирующих летучих мышей (Brunet-Rossinni, Austad, 2004; Austad, 2005). Однако и для не впадающих в зимнюю спячку летучих мышей характерны оцепенение в дневное время, а также пусть и не столь значительное, но достоверное снижение температуры тела.

Существует мнение, что повышение уровня GSH и активности СОД и каталазы в крови летучих мышей, отмечаемые во время оцепенения, могут находиться под циркадным контролем (Wilhelm Filho et al., 2007). Эта антиоксидантная компенсация, вероятно, минимизирует окислительный стресс, происходящий при повседневном переходе летучих мышей от торпидного в активное состояние (Geiser, Budinette, 1990), что делает кровь первой линией обороны для противодействия окислительным повреждениям, которые высоко вероятны во время полета (Halliwell, Gutteridge, 1999). Ранее суточная модуляция антиоксидантов уже была описана в различных тканях позвоночных животных (Wilhelm Filho et al., 1994, 2000). Таким образом, относительно высокая антиоксидантная защита их тканей, возможно, является определяющим фактором их долговечности (Wilhelm Filho et al., 2007). В дополнение к указанным выше приспособлениям относительно низкая скорость продукции митохондриями АФК, обнаруженная у летучих мышей (Brunet-Rossini, 2004), других высокоспециализированных млекопитающих (Ku et al., 1993; Sohal et al., 1993) и птиц (Barja et al., 1994), а также некоторые важные аспекты их эволюции и генетики (Wilkinson, South, 2002; Brunet-Rossini, Austad, 2004) имеют существенное значение и, вероятно, действуют согласованно в отношении увеличения их продолжительности жизни (Wilhelm Filho et al., 2007).

Особенности АОС зимоспящих грызунов и летучих мышей

Выявление специфических особенностей хода зимней спячки позволяет предположить наличие различных адаптивных механизмов у гибернирующих животных. Так, например, у грызунов в период глубокой спячки продолжительность теплокровного состояния составляет 4–6 % их общего бюджета времени, у рукокрылых – только 1–2 % (Ануфриев, Ревин, 2006).

Необходимо отметить, что зимоспящие грызуны существенно отличаются от летучих мышей по ряду других показателей. Во-первых, это размеры животных – масса тела гладконосых летучих мышей в среднем до спячки составляет 5–76 г, а сусликов 150–300 г (Eddy, Storey, 2007; McMullen, Hallenbeck, 2010). Известно, что мелкому животному необходимо затрачивать больше энергии для поддержания жизненно важных функций, а это, в свою очередь, ведет к увеличению интенсивности удельного метаболизма и потребления кислорода (Шмидт-Ниельсен, 1987). Поэтому летучие мыши, в отличие от сусликов, должны иметь ряд трудностей, связанных с поддержанием на стационарном уровне АФК при гибернации. У летучих мышей уровень метаболизма может составлять 0.2–0.4 % от этого показателя в активном состоянии (Ануфриев, Ревин, 2006), при этом у сусликов метаболизм при спячке снижается до 1 % от «базального» уровня (Buck, Barnes, 2000). Использование различных субстратов является главным изменением метаболизма при вхождении в состояние оцепенения (Storey, Storey, 2010). Гликолиз тормозится при гибернации и суточном оцепенении (Brooks, Storey, 1992; Storey, 1997), и метаболизм переключается на окисление жирных кислот (Breukelen, Martin, 2002). Жировые запасы

имеют значение не только как источник энергии, т. к. накопление жира перед спячкой сочетается с аккумуляцией в организме витамина Е, являющегося ингибитором обменных процессов и одновременно низкомолекулярным антиоксидантом. Размеры тела и способность к полету летучих мышей ограничивают накопление липидов и жирорастворимых витаминов. На протяжении зимней спячки происходит постепенная подготовка организма, и в первую очередь половой системы животных, к размножению. Известно, что европейские виды летучих мышей в естественных условиях спариваются как весной, так и осенью. Физиологической особенностью летучих мышей является обратимое торможение гестационной доминанты, которое имеет место у некоторых видов млекопитающих. Хорошо известно, что дефицит витамина Е в организме вызывает нарушения функции размножения, поэтому достаточный уровень токоферола и его высвобождение из жировых и других депо является существенным условием не только для перенесения млекопитающими зимней спячки, но и их благополучного размножения. Особенно это важно для самок летучих мышей, имеющих продолжительный латентный период беременности. Во-вторых, это условия гибернации, представители отряда грызуны спят зимой в подземных норах, где уровень кислорода является естественно низким, при этом некоторые виды запасают корм (Drew et al., 2004). По сравнению с ними летучие мыши зимуют в хорошо аэрируемых укрытиях и не заготавливают корм (Maistrovski, Biggar, Storey, 2012). В-третьих, грызуны эффективно используют такой низкомолекулярный антиоксидант, как витамин С. Во время пробуждения от зимней спячки у сусликов происходит его перераспределение между тканями и накопление в селезенке, печени и лимфоцитах, а другого низкомолекулярного антиоксиданта – мочевины – практически во всех органах. Наблюдения показывают, что перераспределение аскорбата из плазмы в метаболически активные ткани в периоды пробуждения защищает эти ткани от окислительных модификаций (Toien et al., 2001). Летучие мыши утратили в процессе эволюции способность к синтезу данного витамина (Cui et al., 2011) и, вероятно, должны использовать другие защитные механизмы. Это подтверждают некоторые исследования, свидетельствующие, что концентрация α-токоферола у летучих мышей была более чем на порядок выше, чем у крыс и мышей (Wilhelm Filho et al., 2007; Ilyina et al., 2014).

Другой метаболит с антиоксидантными свойствами – это мелатонин, который также, возможно, играет важную роль при гипоксии – реоксигенации (ныряние, гибернация и рождение) (Tan et al., 2005; Aarseth, Froiland, Jorgensen, 2010). Обнаруженные кратковременные высокие уровни мелатонина у сусликов во время пробуждения от зимней спячки, очевидно, образуются благодаря синтетическим процессам во многих тканях, а не только шишковидной железе.

Внутриклеточные механизмы антиоксидантной защиты у гибернирующих видов включают в себя как метаболиты (GSH) (Carey et al., 2003), так и ферменты. Действительно, скрининг ДНК сусликов и летучих мышей показал увеличение в 2 раза регуляции супероксиддисмутазы, глутатионпероксидазы и глутатион-S-трансферазы в почках (Carey et al., 2003). Во время пробуждения в плазме сирийских хомячков выявлено 3-кратное увеличение активности СОД и каталазы, необходимых для нейтрализации АФК (Ohta et al., 2006; Okamoto et al., 2006).

Снижение метаболизма в организме млекопитающих в течение торпора предполагает обратимое подавление уровня дыхания митохондрий. Так, у сусликов в печени и скелетной мышце оно достигает 70 и 30 % соответственно (Brown et al., 2012). Метаболические приспособления, необходимые организму во время гибернации, включают в себя активацию одной из транскрипционных мишеней фактора HIF-1, киназы пируватдегидрогеназы 4 (PDK-4), как это показано в скелетной мышце (Buck, Squire, Andrews, 2002).

Поддержание размера и активности скелетной мышечной ткани в течение периодов естественной спячки является необходимым условием для успешной двигательной активности в течение последующего после гибернации периода пробуждения. В клинических и экспериментальных моделях мышечный покой млекопитающих, такой, например, как иммобилизация конечностей, ведет к атрофии мышц и снижению их сократительной способности (Musacchia, Steffen, Fell, 1988; Powers, Kavazis, McClung, 2007; Clark, 2009). В течение баутов торпора гибернанты не показывают заметных движений, хотя при этом отмечается относительно низкий уровень мышечной дистрофии по сравнению с неестественными моделями мышечного покоя (Musacchia, Steffen, Fell, 1988; Hudson, Franklin, 2002; Shavlakadze, Grounds, 2006). Целый ряд механизмов вносит вклад в устойчивость гибернантов к мышечной атрофии, включая повышенный уровень антиоксидантов (Hudson, Franklin, 2002; Allan, Storey, 2012), пониженный уровень миостатина (Braulke et al., 2010; Brooks, Myburgh, Storey, 2011; Nowell et al., 2011) и регуляция транскрипционных факторов, связанных с мышечной активностью (Tessier, Storey, 2010). Так, выявлено повышение активности Mn-SOD в начале оцепенения в скелетной мышце у

сусликов (Allan, Storey, 2012). Также на сусликах показано, что общая антиоксидантная мощность икроножной мышцы была на 156 % выше у животных во время торпора по сравнению с летними особями (James et al., 2013).

Заключение

Гипоксические состояния являются основными или сопровождающими патогенез многих заболеваний факторами. В разработку методов их профилактики и коррекции определенный вклад вносит изучение адаптаций млекопитающих к дефициту кислорода, в частности при гибернации, отличительной особенностью которой от других гипоксических состояний является то, что она сопровождается значительным снижением температуры тела. Однако существенное снижение метаболизма приводит к невозможности получения энергии с помощью гликолиза, что, в свою очередь, изменяет энергетический баланс клетки, модифицирует работу АТФ-зависимых ионных каналов и связанных с ними путей внутриклеточной сигнализации, а также активирует редокс-сигнализацию, опосредованную изменением уровня кислорода и его активных форм.

В процессе эволюции возникли различные стратегии защиты от АФК, так, например, одни виды используют низкомолекулярные антиоксиданты, другие – ферментативные, но всех гибернантов объединяет то, что перед спячкой они накапливают необходимое количество антиоксидантов, что, вероятно, является своеобразной преадаптацией.

Возросший интерес к гибернации в последнее десятилетие подтверждает актуальность данной проблемы, поскольку млекопитающие, способные впадать в спячку, представляют собой пример устойчивости к ишемии головного мозга и являются прекрасной моделью для изучения гипоксии и реоксигенации. Еще многое предстоит узнать о клеточных, молекулярных и общесистемных механизмах, которые защищают гибернирующих млекопитающих от гипоксии – реоксигенации и способствуют синаптической пластичности при пробуждении. Использование разнообразных стратегий антиоксидантной защиты, по-видимому, является одним из факторов выживания различных групп гибернантов в зимний период.

Библиография

Ануфриев А. И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии [Mechanisms of hibernation of Yakutia small mammals]. Новосибирск: СО РАН, 2008. 158 с.

Ануфриев А. И., Ревин Ю. В. Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) в Якутии [Bioenergetics of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernation in Yakutia] // Plecotus et al. 2006. № 9. С. 8–17.

Владимиров Ю. А. Свободные радикалы [Free radicals] // Вестн. Рос. АМН. 1998. № 7. С. 43–51.

Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты [Evolution of diving animals adaptations. Ecological and morphological aspects]. Л.: Наука, 1977. 191 с.

Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньщикова Е. Б. Окислительный стресс: Биохимический и патофизиологический аспекты [Oxidative stress: biochemical and pathophysiological aspects]. М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 2001. 343 с.

Зенков Н. К., Меньщикова Е. Б. Активированные кислородные метаболиты в биологических системах [Reactive oxygen species in biological systems] // Усп. соврем. биол. 1993. Т. 113, № 3. С. 286–296.

Калабухов Н. И. Летняя спячка сусликов (*C. fulvus* и *C. pygmaeus*) [Estivation of ground squirrels (*C. fulvus* и *C. pygmaeus*)] // Тр. лаб. эксперимент. биологии Моск. Зоопарка. 1929. Т. 5. С. 163–176.

Коган А. Х. Фагоцитзависимые кислородные свободнорадикальные механизмы аутоагрессии в патогенезе внутренних болезней [Phagocyte-dependent oxygen free radical mechanisms of autoaggression in the internal diseases’ pathogenesis] // Вестник РАМН. 1999. № 2. С. 3–10.

Серебрянникова Э. Т., Векслер Я. И. Влияние адаптации к переохлаждению на жирно-кислотный состав липидов тканей крыс [Influence of the adaptation to hypothermia on the fatty acid composition of lipids in rats tissues] // Укр. биохим. журн. 1977. Т. 49, № 2. С. 16–21.

Скулачев В. П. Альтернативные функции клеточного дыхания [Alternative functions of cellular respiration] // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 8. С. 2–7.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? [Scaling. Why is animal size so important?]: Пер. с англ. М.: Мир, 1987. 259 с.

Aarseth J. J., Froiland E., Jorgensen E. H. Melatonin implantation during spring and summer does not affect the seasonal rhythm of feeding in anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Polar Biol. 2010. Vol. 33. P. 379–388.

Allan M. E., Storey K. B. Expression of NF-kB and downstream antioxidant genes in skeletal muscle of hibernating ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus* // Cell. Biochem. Funct. 2012. Vol. 30. P. 166–174.

Austad S. N. Diverse aging rates in metazoans: targets for functional genomics // Mech. Ageing Dev. 2005. Vol. 126. P. 43–49.

Barja G., Cadenas S., Rojas C., Pérez-Campo R. et al. Low mitochondrial free radical production per unit O 2 consumption can explain the simultaneous presence of high longevity and high metabolic rate in birds // Free Radic. Res. 1994. Vol. 21. P. 317–328.

Bouma H. R., Carey H. V., Kroese F. G. M. Hibernation: the immune system at rest? // J. Leukoc. Biology. 2010a. Vol. 88. P. 619–624.

Bouma H. R., Strijkstra F. M., Boerema A. S., Deelman L. E. et al. Bllod cell dynamics during hibernation in the Europian Ground Squirrel // Vet. Immunol. Immunopathol. 2010b. Vol. 136. P. 319–323.

Braulke L. J., Heldmaier G., Berriel Diaz M., Rozman J. et al. Seasonal changes of myostatin expression and its relation to body mass acclimation in the *Djungarian hamster, Phodopus sungorus* // J. Exp. Zool. 2010. Vol. 313. P. 548–556.

Breukelen F., Martin S. L. Invited Review: Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses? // J. Appl. Physiol. 2002. Vol. 92. P. 2640–2647.

Brooks N. E., Myburgh K. H., Storey K. B. Myostatin levels in skeletal muscle of hibernating ground squirrels // J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 2522–2527.

Brooks S. P., Storey K. B. Mechanisms of glycolytic control during hibernation in the ground squirrel *Spermophilus lateralis* // J. Comp. Physiol. 1992. Vol. 162. P. 23–28.

Brown J. C., Chung D. J., Belgrave K. R., Staples J. F. Mitochondrial metabolic suppression and reactive oxygen species production in liver and skeletal muscle of hibernating thirteen-lined ground squirrels // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2012. Vol. 302. № 1. P. 15–28.

Brune B., Zhou J. Nitric oxide, oxidative stress, and apoptosis // Kidney Int. 2003. Vol. 84. P. 22–24.

Brunet-Rossini A. K. Reduced free-radical production and extreme longevity in the little brown bat (*Myotis lucifugus*) versus two non-flying mammals // Mech. Ageing Dev. 2004. Vol. 125. P. 11–20.

Brunet-Rossinni A. K., Austad S. N. Ageing studies on bats: a review // Biogerontology. 2004. Vol. 5. P. 211–222.

Buck C. L., Barnes B. M. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator // Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2000. Vol. 279. P. 255–262.

Buck M. J., Squire T. L., Andrews M. T. Coordinate expression of the PDK4 gene: a means of regulating fuel selection in a hibernating mammal // Physiol. Genomics. 2002. Vol. 8. P. 5–13.

Carey H. V., Andrews M. T., Martin S. L. Mammalian hibernation: cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature // Physiol. Rev. 2003. Vol. 83. P. 1153–1181.

Carey H. V., Frank C. L., Seifert J. Hibernation induces oxidative stress and activation of NF-κB in ground squirrel intestine // J. Comp. Physiol. 2000. Vol. 170B. P. 551–559.

Clark B. C. In vivo alterations in skeletal muscle form and function after disuse atrophy // Med. Sci. Sports Exerc. 2009. Vol. 41. P. 1869–1875.

Conde-Perezprina J. C., Luna-Lopez A., Gonzalez-Puertos V. Y., Zenteno-Savın T. et al. DNA MMR systems, microsatellite instability and antioxidant activity variations in two species of wild bats: *Myotis velifer* and *Desmodus rotundus*, as possible factors associated with longevity // Age. 2012. Vol. 34. № 6. P. 1473–1492.

Cui J., Pan Y. H., Zhang Y., Jones G. et al. Progressive pseudogenization: vitamin C synthesis and its loss in bats // Mol. Biol. Evol. 2011. Vol. 28. P. 1025–1031.

Dave K. R., Christian S. L., Perez-Pinzon M. A., Drew K. L. Neuroprotection: lessons from hibernators // Comp. Biochem. Physiol. 2012. Vol. 162. P. 1–9.

Dhalla N. S., Elmoselhi A. B., Hata T., Makino N. Status of myocardial antioxidants in ischemia-reperfusion injury // Cardiovascular Research. 2000. Vol. 47. P. 446–456.

Didion S. P., Kinzenbaw D. A., Fegan P. E., Didion L. A. et al. Overexpression of CuZn-SOD prevents lipopolysaccharide-induced endothelial dysfunction // Stroke. 2004. Vol. 35. № 8. P. 1963–1967.

Drew K. L., Buck C. L., Barnes B. M., Christian S. L. et al. Central nervous system regulation of mammalian hibernation: implications for metabolic suppression and ischemia tolerance // J. Neurochem. 2007. Vol. 102. P. 1713–1726.

Drew K. L., Harris M. B., Lamanna J. C. et al. Hypoxia tolerance in mammalian heterotherms // Am J. Exp. Biol. 2004. Vol. 207. P. 3155–3162.

Drew K. L., Toien O., Rivera P. M., Smith M. A. et al. Role of the antioxidant ascorbate in hibernation and warming from hibernation // Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133. P. 483–492.

Eddy S. F., Storey K. B. p38 ^{MAPK} regulation of transcription factor targets in muscle and heart of hibernating bats, *Myotis lucifugus* // Cell. Biochem. Function. 2007. Vol. 25. P. 759–765.

Elsner R., Oyaseter S., Almaas R., Saugstad O. D. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals // Comp. Biochem. Physiol. 1998. Vol. 119A. № 4. P. 975–980.

Geiser F. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor // Annu. Rev. Physiol. 2004. Vol. 66. P. 239–274.

Geiser F., Budinette R. V. The relationship between body mass and rate of rewarming from hibernation and daily torpor in mammals // J. Exp. Biol. 1990. Vol. 151. P. 349–359.

Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Free radicals in biology and medicine. 3rd ed. Oxford: Oxford Univ. Press, 1999. 888 p.

Harman D. Free-radical theory of aging. Increasing the functional life span // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1994. Vol. 717. P. 1–15.

Heldmaier G., Ortmann S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals // Respir. Physiol. Neurobiol. 2004. Vol. 141. P. 317–329.

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Hudson N. J., Franklin C. E. Maintaining muscle mass during extended disuse: aestivating frogs as a model species // J. Exp. Biol. 2002. Vol. 205. P. 2297–2303.

Hudson J. W., Scott J. M. Daily torpor in the laboratory mouse // Physiol. Zool. 1979. Vol. 52. № 2. P. 219–220.

Hulbert A. J., Pamplona R., Buffenstein R. et al. Life and Death: Metabolic Rate, Membrane Composition, and Life Span of Animals // Physiol. Rev. 2007. Vol. 87. P. 1175–1213.

Hut R. A., Barnes B. M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel // Journal of Comparative Physiology. 2002. Vol. 172B. P. 47–58.

Ilyina T., Baishnikova I., Belkin V., Ruokolaynen T. Vitamins A and E in physiological adaptation of mammals with different ecogenesis // Acta Biol. Univ. Dagavp. 2014. Vol. 14. № 1. P. 45–50.

James R. S., Staples J. F., Brown J. C. L., Tessier S. T. et al. The effects of hibernation on the contractile and biochemical properties of skeletal muscles in the thirteen-lined ground squirrel, *Ictidomys tridecemlineatus* // The Journal of Experimental Biology. 2013. Vol. 216. P. 2587–2594.

Jaspers P., Kangasjärvi J. Reactive Oxygen Species in Abiotic Stress Signaling // Physiol. Plant. 2010. Vol. 138. P. 405–413.

Kim A. A. Panoramic Overview of Mitochondria and Mitochondrial Redox Biology // Toxicol. Res. Dec. 2014. Vol. 30. № 4. P. 221–234.

Kooyman G. L., Ponganis P. J. The physiological basis of diving to depth: birds and mammals // Annu. Rev. Physiol. 1998. Vol. 60. P. 19–32.

Ku H. H., Sohal R. S. Comparison of mitochobdrial pro-oxidant generation and anti-oxidant defenses between rat and pigeon: possible basis of variation in longevity and metabolic potential // Mech. Ageing. Dev. 1993. Vol. 72. № 1. P. 67–76.

Kurtz C. C., Lindell S. L., Mangino M. J., Carey H. V. Hibernation confers resistance to intestinal ischemia-reperfusion injury // Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver. Physiol. 2006. Vol. 291. P. 895–901.

Lyman C. P., O’Brien R. C., Greene G. C., Papafrangos E. D. Hibernation and longevity in the Turkish hamster *Mesocricetus brandti* // Science. 1981. Vol. 212. P. 668–670.

Ma Y. L., Xiongwei Z., Rivera P. M., Toien O. et al. Absence of cellular stress in brain after hypoxia induced by arousal from hibernation in Arctic ground squirrels // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2005. Vol. 289. P. 1297–1306.

MacArthur R. A. Aquatic thermoregulation in the muskrat (*Ondatra zibethicus*): energy demands of swimming and diving // Can. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 241–248.

MacDonald J. A., Storey K. B. Regulation of ground squirrel Na+ K+ -ATPase activity by reversible phosphorylation during hibernation // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1999. Vol. 254. P. 424–429.

Maistrovski Y., Biggar K. K., Storey K. B. HIF-1 alpha regulation in mammalian hibernators: role of non-coding RNA in HIF-1 alpha control during torpor in ground squirrels and bats // J. Comp. Physiol. 2012. Vol. 182. P. 849–859.

McCulloch P. F. Animal models for investigating the central control of the mammalian diving response // Front. Physiol. 2012. Vol. 3. P. 1–16.

McMullen D. C., Hallenbeck J. M. Regulation of Akt during torpor in the hibernating ground squirrel, *Ictidomys tridecemlineatus* // J. Comp. Physiol. 2010. Vol. 180B. № 6. P. 927–934.

Mongkolsuk S., Helmann J. D. Regulation of inducible peroxide stress responses // Mol. Microbiol. 2002. Vol. 45. P. 9–15.

Morin P., Storey K. B. Antioxidant defense in hibernation: cloning and expression of peroxiredoxins from hibernating ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus* // Arch. Biochem. Biophys. 2007. Vol. 461. P. 59–65.

Musacchia X. J., Steffen J. M., Fell R. D. Disuse atrophy of skeletal muscle: animal models // Exerc. Sport Sci. Rev. 1988. Vol. 16. P. 61–87.

Nowell M. M., Choi H., Rourke B. C. Muscle plasticity in hibernating ground squirrels (*Spermophilus lateralis*) is induced by seasonal, but not lowtemperature, mechanisms // J. Comp. Physiol. 2011. Vol. 181. P. 147–164.

Ohta H., Okamoto I., Hanaya T., Arai S. et al. Enhanced antioxidant defense due to extracellular catalase activity in Syrian hamster during arousal from hibernation // Comp. Biochem. Physiol. 2006. Vol. 143C. P. 484–491.

Okamoto I., Kayano T., Hanaya T., Arai S. et al. Up-regulation of an extracellular superoxide dismutase-like activity in hibernating hamsters subjected to oxidative stress in mid- to late arousal from torpor // Comp. Biochem. Physiol. 2006. Vol. 144C. P. 47–56.

Ozaki Y., Ohashi T., Niwa Y. Oxygen radical production by neutrophils from patients with bacterial infection and rheumatoid arthritis // Inflammation. 1986. Vol. 10. P. 119–130.

Powers S. K., Kavazis A. N., McClung J. M. Oxidative stress and disuse muscle atrophy // J. Appl. Physiol. 2007. Vol. 102. P. 2389–2397.

Prendergast B. J., Freeman D. A., Zucker I. et al. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels // Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2002. Vol. 282. P. 1054–1062.

Reznik G., Reznik-Schüller H., Emminger A., Mohr U. Comparative studies of blood from hibernating and nonhibernating European hamsters (*Cricetus cricetus*) // Laboratory animal science. 1975. Vol. 25. № 2. P. 210–215.

Sanz A., Stefanatos R. K. The mitochondrial free radical theory of aging: a critical view // Curr. Aging Sci. 2008. Vol. 1. № 1. P. 10–21.

Selman C., McLaren J. S., Himanka M. J., Speakman J. R. Effect of long-term cold exposure on antioxidant enzyme activities in a small mammal // Free Radic. Biol. Med. 2000. Vol. 28. P. 1279–1285.

Sohal R. S., Orr W. C. Relationship between antioxidants, prooxidants, and the aging process // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1992. Vol. 663. P. 74–84.

Sohal R. S., Ku H. H., Agarwal S. Biochemical correlates of longevity in two closely related rodent species // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1993. Vol. 196. P. 7–11.

Shavlakadze T., Grounds M. D. Of bears, frogs, meat, mice and men: insight into the complexity of factors affecting skeletal muscle atrophy/hypertrophy and myogenesis/adipogenesis // Bio Essays. 2006. Vol. 28. № 10. P. 994–1009.

Storey K. B. Oxidative stress: animal adaptations in nature // Braz. J. Med. Biol. Res. 1996. Vol. 29. P. 1715–1733.

Storey K. B. Metabolic regulation in mammalian hibernation: enzyme and protein adaptations // Comp Biochem Physiol. 1997. Vol. 118. P. 1115–1124.

Storey K. B. Out cold: biochemical regulation of mammalian hibernation – a mini-review // Gerontology. 2010. Vol. 56. P. 220–230.

Storey K. B., Storey J. M. Metabolic rate depression in animals: transcriptional and translational controls // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2004. Vol. 79. P. 207–233.

Storey K. B., Storey J. M. Metabolic rate depression: the biochemistry of mammalian hibernation // G. S Makowski (ed.). Advances in clinical chemistry. Elsevier Inc., 2010. P. 77–108.

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. Vol. 3. P. 4.

Tan D. X., Manchester L. C., Sainz R. M., Mayo J. C. et al. Physiological ischemia/reperfusion phenomena and their relation to endogenous melatonin production: a hypothesis // Endocrine. 2005. Vol. 27. P. 149–158.

Tessier S. N., Storey K. B. Expression of myocyte enhancer factor-2 and downstream genes in ground squirrel skeletal muscle during hibernation // Mol. Cell. Biochem. 2010. Vol. 344. P. 151–162.

Toien O., Drew K. L., Chao M. L. et al. Ascorbate dynamics and oxygen consumption during arousal from hibernation in Arctic ground squirrels // Am. J. Physiol. Reg. Integr. Comp. Physiol. 2001. Vol. 281. P. 572–583.

Wang L. C. H., Wolowyk M. W. Torpor in mammals and birds // Can. J. Zool. 1988. Vol. 66. P. 133–137.

Wilhelm Filho D., Althoff S. L., Dafre A. L., Boveris A. Antioxidant defenses, longevity and ecophysiology of South American bats // Comparative Biochemistry and Physiology. 2007. Vol. 146C. P. 214–220.

Wilhelm Filho D., González-Flecha B., Bredeston L., Boveris A. Gill diffusion as a physiological mechanism for hydrogen peroxide elimination by fish // Braz. J. Med. Biol. Res. 1994. Vol. 27. P. 2879–2882.

Wilhelm Filho D., Marcon J. L., Fraga C. G., Boveris A. Antioxidant defenses in vertebrates: emphasis on fish and mammals // Trends Comp. Biochem. Physiol. 2000. Vol. 7. P. 33–45.

Wilhelm Filho D., Sell F., Ribeiro L. et al. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals // Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133. № 3. P. 885–892.

Wilkinson G. S., South J. M. Life history, ecology and longevity in bats // Aging Cell. 2002. Vol. 1. P. 124–131.

Zenteno-Savín T., Clayton-Hernandez E., Elsner R. Diving seals: are they a model for coping with oxidative stress? // Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133C. № 4. P. 527–536.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ для ведущих научных школ НШ-1410.2014.4, средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (темы № 50.1, № г. р. 01201358732) с использованием оборудования центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН.

Antonova E., Ilyukha V., Sergina S. Antioxidant defense system in hibernating mammals // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 2. P. 4–20.

Antioxidant defense system in hibernating mammals

ANTONOVA Ekaterina — *Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, antoonkina@rambler.ru*

ILYUKHA Viktor — *Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, ilyukha@bio.krc.karelia.ru*

SERGINA Svetlana — *Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, cvetnick@yandex.ru*

Keywords:
hibernation
antioxidant system
bats
rodents
adaptation
hypoxia

Summary:
Hibernation is one of the most striking examples of mammals' phenotypic flexibility, allowing them to survive at low temperatures and in the conditions of insufficient food and water. During the torpor there is a decrease in both body temperature and metabolic rate that is accompanied by slowing respiration, significant drop of oxygen consumption as well as by the reduction of cerebral blood circulation and heart rate. In spite of a number of physiological adaptations to hibernation, the arousal from torpor is accompanied by the oxidative stress caused by the enormous rise of oxygen consumption. In these conditions, the antioxidant defense system which provides harmless transfer from torpor to arousal and vice versa, i.e., without any tissues' oxidative damage, becomes especially important. Up to date, it is not fully elucidated how the antioxidant system acts during the periods of hibernation, but it deserves careful attention. In the review the information about the use of different strategies of antioxidant protection during hibernation in small mammals was collected

References

Anufriev A. I. Mechanisms of hibernation of Yakutia small mammals. Novosibirsk: SO RAN, 2008. 158 p.

Anufriev A. I. Revin Yu. V. Bioenergetics of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernation in Yakutia, Plecotus et al. 2006. No. 9. P. 8–17.

Vladimirov Yu. A. Free radicals, Vestn. Rop. AMN. 1998. No. 7. P. 43–51.

Galancev V. P. Evolution of diving animals adaptations. Ecological and morphological aspects. L.: Nauka, 1977. 191 p.

Zenkov N. K. Lankin V. Z. Men'schikova E. B. Oxidative stress: biochemical and pathophysiological aspects. M.: MAIK «Nauka/Interperiodika», 2001. 343 p.

Zenkov N. K. Men'schikova E. B. Reactive oxygen species in biological systems, Usp. sovrem. biol. 1993. T. 113, No. 3. P. 286–296.

Kalabuhov N. I. Estivation of ground squirrels (C. fulvus и C. pygmaeus), Tr. lab. eksperiment. biologii Mosk. Zooparka. 1929. T. 5. P. 163–176.

Kogan A. X. Phagocyte-dependent oxygen free radical mechanisms of autoaggression in the internal diseases' pathogenesis, Vestnik RAMN. 1999. No. 2. P. 3–10.

Serebryannikova E. T. Veksler Ya. I. Influence of the adaptation to hypothermia on the fatty acid composition of lipids in rats tissues, Ukr. biohim. zhurn. 1977. T. 49, No. 2. P. 16–21.

Skulachev V. P. Alternative functions of cellular respiration, Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal. 1998. No. 8. P. 2–7.

Niel'sen K. Scaling. Why is animal size so important?: Per. s angl. M.: Mir, 1987. 259 p.

Aarseth J. J., Froiland E., Jorgensen E. H. Melatonin implantation during spring and summer does not affect the seasonal rhythm of feeding in anadromous Arctic charr (Salvelinus alpinus), Polar Biol. 2010. Vol. 33. P. 379–388.

Allan M. E., Storey K. B. Expression of NF-kB and downstream antioxidant genes in skeletal muscle of hibernating ground squirrels, Spermophilus tridecemlineatus, Cell. Biochem. Funct. 2012. Vol. 30. P. 166–174.

Austad S. N. Diverse aging rates in metazoans: targets for functional genomics, Mech. Ageing Dev. 2005. Vol. 126. P. 43–49.

Barja G., Cadenas S., Rojas C., Pérez-Campo R. et al. Low mitochondrial free radical production per unit O 2 consumption can explain the simultaneous presence of high longevity and high metabolic rate in birds, Free Radic. Res. 1994. Vol. 21. P. 317–328.

Bouma H. R., Carey H. V., Kroese F. G. M. Hibernation: the immune system at rest?, J. Leukoc. Biology. 2010a. Vol. 88. P. 619–624.

Bouma N. R., Strijkstra F. M., Boerema A. S., Deelman L. E. et al. Bllod cell dynamics during hibernation in the Europian Ground Squirrel, Vet. Immunol. Immunopathol. 2010b. Vol. 136. P. 319–323.

Braulke L. J., Heldmaier G., Berriel Diaz M., Rozman J. et al. Seasonal changes of myostatin expression and its relation to body mass acclimation in the Djungarian hamster, Phodopus sungorus, J. Exp. Zool. 2010. Vol. 313. P. 548–556.

Breukelen F., Martin S. L. Invited Review: Molecular adaptations in mammalian hibernators: unique adaptations or generalized responses?, J. Appl. Physiol. 2002. Vol. 92. R. 2640–2647.

Brooks N. E., Myburgh K. H., Storey K. B. Myostatin levels in skeletal muscle of hibernating ground squirrels, J. Exp. Biol. 2011. Vol. 214. P. 2522–2527.

Brooks S. P., Storey K. B. Mechanisms of glycolytic control during hibernation in the ground squirrel Spermophilus lateralis, J. Comp. Physiol. 1992. Vol. 162. P. 23–28.

Brown J. C., Chung D. J., Belgrave K. R., Staples J. F. Mitochondrial metabolic suppression and reactive oxygen species production in liver and skeletal muscle of hibernating thirteen-lined ground squirrels, Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2012. Vol. 302. No. 1. R. 15–28.

Brune B., Zhou J. Nitric oxide, oxidative stress, and apoptosis, Kidney Int. 2003. Vol. 84. P. 22–24.

Brunet-Rossini A. K. Reduced free-radical production and extreme longevity in the little brown bat (Myotis lucifugus) versus two non-flying mammals, Mech. Ageing Dev. 2004. Vol. 125. P. 11–20.

Brunet-Rossinni A. K., Austad S. N. Ageing studies on bats: a review, Biogerontology. 2004. Vol. 5. P. 211–222.

Buck C. L., Barnes B. M. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator, Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2000. Vol. 279. P. 255–262.

Buck M. J., Squire T. L., Andrews M. T. Coordinate expression of the PDK4 gene: a means of regulating fuel

selection in a hibernating mammal, Physiol. Genomics. 2002. Vol. 8. P. 5–13.

Carey H. V., Andrews M. T., Martin S. L. Mammalian hibernation: cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature, Physiol. Rev. 2003. Vol. 83. P. 1153–1181.

Carey H. V., Frank C. L., Seifert J. Hibernation induces oxidative stress and activation of NF-κB in ground squirrel intestine, J. Comp. Physiol. 2000. Vol. 170B. P. 551–559.

Clark B. C. In vivo alterations in skeletal muscle form and function after disuse atrophy, Med. Sci. Sports Exerc. 2009. Vol. 41. P. 1869–1875.

Conde-Perezprina J. C., Luna-Lopez A., Gonzalez-Puertos V. Y., Zenteno-Savın T. et al. DNA MMR systems, microsatellite instability and antioxidant activity variations in two species of wild bats: Myotis velifer and Desmodus rotundus, as possible factors associated with longevity, Age. 2012. Vol. 34. No. 6. P. 1473–1492.

Cui J., Pan Y. H., Zhang Y., Jones G. et al. Progressive pseudogenization: vitamin C synthesis and its loss in bats, Mol. Biol. Evol. 2011. Vol. 28. P. 1025–1031.

Dave K. R., Christian S. L., Perez-Pinzon M. A., Drew K. L. Neuroprotection: lessons from hibernators, Comp. Biochem. Physiol. 2012. Vol. 162. P. 1–9.

Dhalla N. S., Elmoselhi A. B., Hata T., Makino N. Status of myocardial antioxidants in ischemia-reperfusion injury, Cardiovascular Research. 2000. Vol. 47. P. 446–456.

Didion S. P., Kinzenbaw D. A., Fegan P. E., Didion L. A. et al. Overexpression of CuZn-SOD prevents lipopolysaccharide-induced endothelial dysfunction, Stroke. 2004. Vol. 35. No. 8. P. 1963–1967.

Drew K. L., Buck C. L., Barnes B. M., Christian S. L. et al. Central nervous system regulation of mammalian hibernation: implications for metabolic suppression and ischemia tolerance, J. Neurochem. 2007. Vol. 102. P. 1713–1726.

Drew K. L., Harris M. B., Lamanna J. C. et al. Hypoxia tolerance in mammalian heterotherms, Am J. Exp. Biol. 2004. Vol. 207. R. 3155–3162.

Drew K. L., Toien O., Rivera P. M., Smith M. A. et al. Role of the antioxidant ascorbate in hibernation and warming from hibernation, Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133. P. 483–492.

Eddy S. F., Storey K. B. p38 MAPK regulation of transcription factor targets in muscle and heart of hibernating bats, Myotis lucifugus, Cell. Biochem. Function. 2007. Vol. 25. P. 759–765.

Elsner R., Oyaseter S., Almaas R., Saugstad O. D. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals, Comp. Biochem. Physiol. 1998. Vol. 119A. No. 4. P. 975–980.

Geiser F. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor, Annu. Rev. Physiol. 2004. Vol. 66. P. 239–274.

Geiser F., Budinette R. V. The relationship between body mass and rate of rewarming from hibernation and daily torpor in mammals, J. Exp. Biol. 1990. Vol. 151. P. 349–359.

Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Free radicals in biology and medicine. 3rd ed. Oxford: Oxford Univ. Press, 1999. 888 p.

Harman D. Free-radical theory of aging. Increasing the functional life span, Ann. N. Y. Acad. Sci. 1994. Vol. 717. P. 1–15.

Heldmaier G., Ortmann S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals,

Respir. Physiol. Neurobiol. 2004. Vol. 141. P. 317–329.

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. New York: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Hudson N. J., Franklin C. E. Maintaining muscle mass during extended disuse: aestivating frogs as a model species, J. Exp. Biol. 2002. Vol. 205. P. 2297–2303.

Hudson J. W., Scott J. M. Daily torpor in the laboratory mouse, Physiol. Zool. 1979. Vol. 52. No. 2. P. 219–220.

Hulbert A. J., Pamplona R., Buffenstein R. et al. Life and Death: Metabolic Rate, Membrane Composition, and Life Span of Animals, Physiol. Rev. 2007. Vol. 87. P. 1175–1213.

Hut R. A., Barnes B. M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel, Journal of Comparative Physiology. 2002. Vol. 172B. P. 47–58.

Ilyina T., Baishnikova I., Belkin V., Ruokolaynen T. Vitamins A and E in physiological adaptation of mammals with different ecogenesis, Acta Biol. Univ. Dagavp. 2014. Vol. 14. No. 1. P. 45–50.

James R. S., Staples J. F., Brown J. C. L., Tessier S. T. et al. The effects of hibernation on the contractile and biochemical properties of skeletal muscles in the thirteen-lined ground squirrel, Ictidomys tridecemlineatus, The Journal of Experimental Biology. 2013. Vol. 216. P. 2587–2594.

Jaspers P., Kangasjärvi J. Reactive Oxygen Species in Abiotic Stress Signaling, Physiol. Plant. 2010. Vol. 138. P. 405–413.

Kim A. A. Panoramic Overview of Mitochondria and Mitochondrial Redox Biology, Toxicol. Res. Dec. 2014. Vol. 30. No. 4. P. 221–234.

Kooyman G. L., Ponganis P. J. The physiological basis of diving to depth: birds and mammals, Annu. Rev. Physiol. 1998. Vol. 60. P. 19–32.

Ku H. H., Sohal R. S. Comparison of mitochobdrial pro-oxidant generation and anti-oxidant defenses between rat and pigeon: possible basis of variation in longevity and metabolic potential, Mech. Ageing. Dev. 1993. Vol. 72. No. 1. P. 67–76.

Kurtz C. C., Lindell S. L., Mangino M. J., Carey H. V. Hibernation confers resistance to intestinal ischemia-reperfusion injury, Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver. Physiol. 2006. Vol. 291. P. 895–901.

Lyman C. P., O’Brien R. C., Greene G. C., Papafrangos E. D. Hibernation and longevity in the Turkish hamster Mesocricetus brandti, Science. 1981. Vol. 212. P. 668–670.

Ma Y. L., Xiongwei Z., Rivera P. M., Toien O. et al. Absence of cellular stress in brain after hypoxia induced by arousal from hibernation in Arctic ground squirrels, Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2005. Vol. 289. P. 1297–1306.

MacArthur R. A. Aquatic thermoregulation in the muskrat (Ondatra zibethicus): energy demands of swimming and diving, Can. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 241–248.

MacDonald J. A., Storey K. B. Regulation of ground squirrel Na+ K+ -ATPase activity by reversible phosphorylation during hibernation, Biochem. Biophys. Res. Commun. 1999. Vol. 254. P. 424–429.

Maistrovski Y., Biggar K. K., Storey K. B. HIF-1 alpha regulation in mammalian hibernators: role of non-coding RNA in HIF-1 alpha control during torpor in ground squirrels and bats, J. Comp. Physiol. 2012. Vol. 182. P. 849–859.

McCulloch P. F. Animal models for investigating the central control of the mammalian diving response, Front. Physiol. 2012. Vol. 3. P. 1–16.

McMullen D. C., Hallenbeck J. M. Regulation of Akt during torpor in the hibernating ground squirrel, Ictidomys tridecemlineatus, J. Comp. Physiol. 2010. Vol. 180B. No. 6. P. 927–934.

Mongkolsuk S., Helmann J. D. Regulation of inducible peroxide stress responses, Mol. Microbiol. 2002. Vol. 45. P. 9–15.

Morin P., Storey K. B. Antioxidant defense in hibernation: cloning and expression of peroxiredoxins from hibernating ground squirrels, Spermophilus tridecemlineatus, Arch. Biochem. Biophys. 2007. Vol. 461. P. 59–65.

Musacchia X. J., Steffen J. M., Fell R. D. Disuse atrophy of skeletal muscle: animal models, Exerc. Sport Sci. Rev. 1988. Vol. 16. P. 61–87.

Nowell M. M., Choi H., Rourke B. C. Muscle plasticity in hibernating ground squirrels (Spermophilus lateralis) is induced by seasonal, but not lowtemperature, mechanisms, J. Comp. Physiol. 2011. Vol. 181. P. 147–164.

Ohta H., Okamoto I., Hanaya T., Arai S. et al. Enhanced antioxidant defense due to extracellular catalase activity in Syrian hamster during arousal from hibernation, Comp. Biochem. Physiol. 2006. Vol. 143C. P. 484–491.

Okamoto I., Kayano T., Hanaya T., Arai S. et al. Up-regulation of an extracellular superoxide dismutase-like activity in hibernating hamsters subjected to oxidative stress in mid- to late arousal from torpor, Comp. Biochem. Physiol. 2006. Vol. 144C. P. 47–56.

Ozaki Y., Ohashi T., Niwa Y. Oxygen radical production by neutrophils from patients with bacterial infection and rheumatoid arthritis, Inflammation. 1986. Vol. 10. P. 119–130.

Powers S. K., Kavazis A. N., McClung J. M. Oxidative stress and disuse muscle atrophy, J. Appl. Physiol. 2007. Vol. 102. P. 2389–2397.

Prendergast B. J., Freeman D. A., Zucker I. et al. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels, Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2002. Vol. 282. P. 1054–1062.

Reznik G., Reznik-Schüller H., Emminger A., Mohr U. Comparative studies of blood from hibernating and nonhibernating European hamsters (Cricetus sricetus), Laboratory animal science. 1975. Vol. 25. No. 2. P. 210–215.

Sanz A., Stefanatos R. K. The mitochondrial free radical theory of aging: a critical view, Curr. Aging Sci. 2008. Vol. 1. No. 1. P. 10–21.

Selman C., McLaren J. S., Himanka M. J., Speakman J. R. Effect of long-term cold exposure on antioxidant enzyme activities in a small mammal, Free Radic. Biol. Med. 2000. Vol. 28. P. 1279–1285.

Sohal R. S., Orr W. C. Relationship between antioxidants, prooxidants, and the aging process, Ann. N. Y. Acad. Sci. 1992. Vol. 663. P. 74–84.

Sohal R. S., Ku H. H., Agarwal S. Biochemical correlates of longevity in two closely related rodent species, Biochem. Biophys. Res. Commun. 1993. Vol. 196. P. 7–11.

Shavlakadze T., Grounds M. D. Of bears, frogs, meat, mice and men: insight into the complexity of factors affecting skeletal muscle atrophy/hypertrophy and myogenesis/adipogenesis, Bio Essays. 2006. Vol. 28. No. 10. P. 994–1009.

Storey K. B. Oxidative stress: animal adaptations in nature, Braz. J. Med. Biol. Res. 1996. Vol. 29. P. 1715–1733.

Storey K. B. Metabolic regulation in mammalian hibernation: enzyme and protein adaptations, Comp Biochem Physiol. 1997. Vol. 118. P. 1115–1124.

Storey K. B. Out cold: biochemical regulation of mammalian hibernation – a mini-review, Gerontology. 2010. Vol. 56. P. 220–230.

Storey K. B., Storey J. M. Metabolic rate depression in animals: transcriptional and translational controls, Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2004. Vol. 79. P. 207–233.

Storey K. B., Storey J. M. Metabolic rate depression: the biochemistry of mammalian hibernation, G. S Makowski (ed.). Advances in clinical chemistry. Elsevier Inc., 2010. P. 77–108.

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. Vol. 3. P. 4.

Tan D. X., Manchester L. C., Sainz R. M., Mayo J. C. et al. Physiological ischemia/reperfusion phenomena and their relation to endogenous melatonin production: a hypothesis, Endocrine. 2005. Vol. 27. P. 149–158.

Tessier S. N., Storey K. B. Expression of myocyte enhancer factor-2 and downstream genes in ground squirrel skeletal muscle during hibernation, Mol. Cell. Biochem. 2010. Vol. 344. P. 151–162.

Toien O., Drew K. L., Chao M. L. et al. Ascorbate dynamics and oxygen consumption during arousal from hibernation in Arctic ground squirrels, Am. J. Physiol. Reg. Integr. Comp. Physiol. 2001. Vol. 281. P. 572–583.

Wang L. C. H., Wolowyk M. W. Torpor in mammals and birds, Can. J. Zool. 1988. Vol. 66. P. 133–137.

Wilhelm Filho D., Althoff S. L., Dafre A. L., Boveris A. Antioxidant defenses, longevity and ecophysiology of South American bats, Comparative Biochemistry and Physiology. 2007. Vol. 146C. P. 214–220.

Wilhelm Filho D., González-Flecha B., Bredeston L., Boveris A. Gill diffusion as a physiological mechanism for hydrogen peroxide elimination by fish, Braz. J. Med. Biol. Res. 1994. Vol. 27. P. 2879–2882.

Wilhelm Filho D., Marcon J. L., Fraga C. G., Boveris A. Antioxidant defenses in vertebrates: emphasis on fish and mammals, Trends Comp. Biochem. Physiol. 2000. Vol. 7. P. 33–45.

Wilhelm Filho D., Sell F., Ribeiro L. et al. Comparison between the antioxidant status of terrestrial and diving mammals, Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133. No. 3. P. 885–892.

Wilkinson G. S., South J. M. Life history, ecology and longevity in bats, Aging Cell. 2002. Vol. 1. P. 124–131.

Zenteno-Savín T., Clayton-Hernandez E., Elsner R. Diving seals: are they a model for coping with oxidative stress?, Comp. Biochem. Physiol. 2002. Vol. 133C. No. 4. P. 527–536.

Шаров А. Н. , Холодкевич С. В. О некоторых особенностях использования пресноводных двустворчатых моллюсков при проведении экотоксикологических исследований на основе мониторинга их кардиоритма волоконно-оптическим методом // Принципы экологии. 2015. № 2. С. 21–28. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4021

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

УДК 57.084

О некоторых особенностях использования пресноводных двустворчатых моллюсков при проведении экотоксикологических исследований на основе мониторинга их кардиоритма волоконно-оптическим методом

ШАРОВ Андрей Николаевич — *Санкт-Петербургский научно-исследовательский Центр экологической безопасности РАН, sharov_an@mail.ru*

ХОЛОДКЕВИЧ Сергей Викторович — *Институт наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет, kholodkevich@mail.ru*

Ключевые слова:
пресноводные двустворчатые моллюски
сердечный ритм
состояние моллюсков
Anodonta anatina
Unio pictorum
Dreissena polymorpha

Аннотация:
Использован неинвазивный волоконно-оптический метод измерения характеристик сердечного ритма пресноводных двустворчатых моллюсков Anodonta anatina, Unio pictorum и Dreissena polymorpha. Рассчитана достоверная логарифмическая зависимость сердечного ритма от температуры воды (R = 0.92, p = 0.00) и обратная (R = –0.90, p = 0.00) от размера раковин беззубки. Повышение содержания соли NaCl в воде до 3 г/л сопровождалось повышением частоты сердечных сокращений (ЧСС) моллюсков, а концентрации более 5 г/л приводили к снижению ЧСС. Низкая температура воды снижает чувствительность моллюсков к химическому составу воды. Достоверные изменения ЧСС после добавления 3–8 г/л NaCl не обнаруживались при температуре воды менее 7 ºС.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. А. Илюха

Получена: 12 февраля 2015 года Опубликована: 09 июня 2015 года

Введение

Реакция кардиосистемы может рассматриваться как интегральный ответ организма на изменение факторов среды обитания (Depledge et al., 1996). Частота сердечных сокращений (ЧСС) отражает интенсивность физиологических процессов, а также во многих случаях позволяет судить о функциональном состоянии организма в целом. В результате развития в последние годы неинвазивных методов регистрации кардиоактивности (Depledge, Andersen, 1990; Depledge et al., 1996; Kholodkevich et al., 2008; Nicholas et al., 2013) появились достаточно удобные инструменты измерения сердечного ритма ракообразных и моллюсков в природных и лабораторных условиях.

Настоящая работа посвящена изучению некоторых особенностей использования пресноводных двустворчатых моллюсков *Unio pictorum*, *Anodonta anatina* и *Dreissena polymorpha* в экотоксикологических исследованиях в качестве тест-организмов на основе мониторинга их кардиоритма волоконно-оптическим методом.

Материалы

Отбор и содержание моллюсков. Двустворчатые моллюски отбирались из среды обитания для проведения тестов в лабораторных условиях, после чего все животные возвращались в природную среду. В 2011–2014 гг. были проведены эксперименты на двустворчатых пресноводных моллюсках *Anodonta anatina* (L., 1758), *Unio pictorum* (L., 1758) и *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771, отобранных летом в прибрежной зоне северного побережья восточной части Финского залива (60.089618° с. ш., 29.918753° в. д.). Природные условия обитания используемых в экспериментах моллюсков характеризуются общей минерализацией воды 100–300 мкг/л. В течение 1–3 часов после отлова моллюски доставлялись в лабораторию в пластиковых изотермических контейнерах объемом 10 л. В лаборатории на створки моллюсков в область сердца наклеивались миниатюрные датчики (D = 3 мм) с гибким оптическим волокном (рис. 1).

Во всех экспериментах непрерывная регистрация ЧСС производилась одновременно на группах из восьми или шестнадцати моллюсков. При этом в реальном времени для каждого животного с помощью программы VarPulse проводился расчет средних значений ЧСС и их среднего квадратичного отклонения (СКО) по выборке 50 интервалов сердечного ритма с шагом 10 интервалов. В процессе эксперимента данные о кардиоактивности моллюсков непрерывно записываются и сохраняются посуточно в виде файлов для последующего анализа. Визуализация данных по динамике параметров кардиоактивности осуществлялась при помощи MS Excel.

До проведения экспериментов моллюски были акклимированы к лабораторным условиям в течение 1 недели в 150-литровом аквариуме с внешним биологическим фильтром (EHEIM Ecco Pro 200) и постоянной аэрацией. Дважды в неделю производилась частичная замена воды. При длительном содержании проводили кормление сбалансированным препаратом TROPIC MARIN Pro-Coral Phyton. ЧСС моллюсков регистрировали при плавном повышении температуры воды (0.5 °С/час) в интервале от 5 до 20 °С в течение 24 часов, а также у нескольких групп моллюсков при постоянной температуре (5, 7, 10, 15, 20, 25 °С).

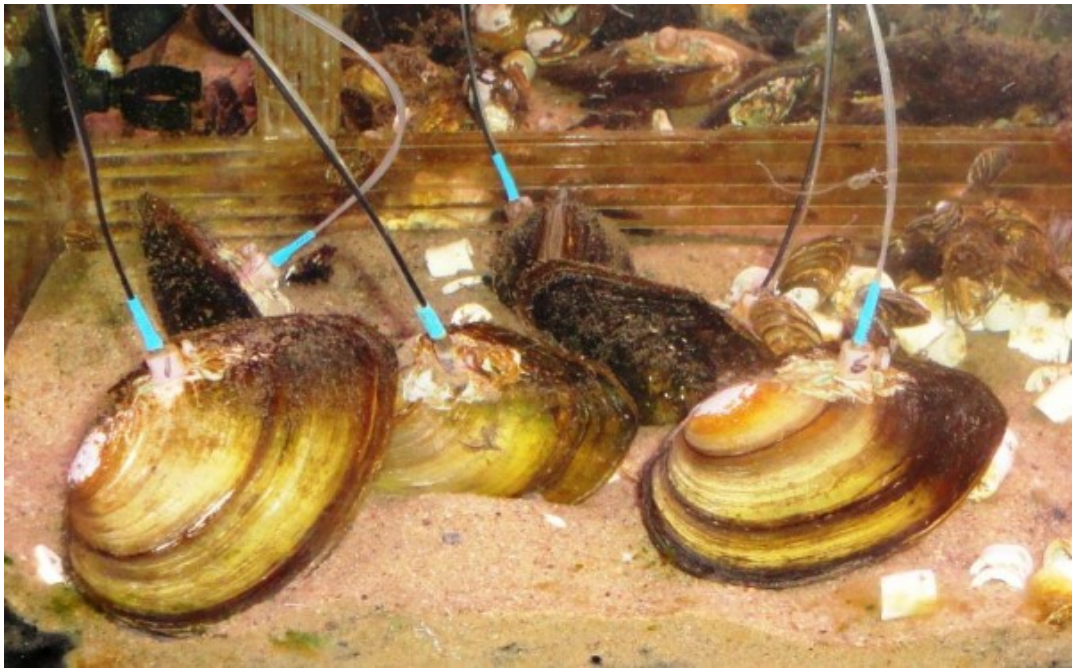


Рис. 1. Моллюски в аквариуме с прикрепленными датчиками и оптическими волокнами
Fig. 1. Mussel in an aquarium with attached sensors and optical fibers

Традиционные методы исследований

Фотоэлектрический метод измерения частоты сердечных сокращений (ЧСС) ракообразных и моллюсков, предложенный М. Деплиджем, основан на использовании инфракрасного излучения фотодиода для измерений движения сердечной мышцы макробентосных животных (Depledge, Andersen, 1990). Для этого используется оптический сенсор CNY70, совмещающий источник и приемник оптического излучения, который необходимо тщательно герметизировать и приклеить на поверхность

раковины в районе расположения сердца. При этом его оригинальный размер (7 х 7 мм) становится около 10 мм в диаметре, что может вызывать у животных небольшого размера состояние стресса, связанное с ограничением их подвижности в результате наличия на их раковине значительного по массе и габаритам инородного тела.

Оригинальные методы исследований

В 1999 году С. В. Холодкевичем для неинвазивного измерения сердечного ритма макробентосных беспозвоночных животных с жестким наружным покровом с целью оценки состояния водных экосистем был предложен оригинальный волоконно-оптический метод (Холодкевич и др., 1999; 2007; Kholodkevich et al., 2008; 2013; Федотов и др., 2000). Принципиальное отличие этого метода заключается в использовании оптического волокна для приема/передачи отраженного от сердца сигнала полупроводникового лазера мощностью 3–10 мВт и оригинального программного обеспечения VarPulse. Использование тонкого оптического волокна позволило минимизировать размер сенсора, приклеиваемого на створку раковины, до 3 мм и вес менее 1 г, что позволяет проводить длительные непрерывные наблюдения кардиоактивности моллюсков с минимальным размером 4–5 мм. Кроме того, такой датчик, в отличие от оптического сенсора, используемого в системе М. Деплиджа, не требует его герметизации. Вся электронная часть: источник, приемник и усилитель оптического излучения, – располагается в едином малогабаритном корпусе на лабораторном столе, а сигналы из воды на сушу передаются по оптическому волокну. При этом длина волоконно-оптического кабеля может составлять многие сотни метров без существенной потери качества передаваемого сигнала о ритме сердечных сокращений.

Результаты апробации метода. ЧСС пресноводных моллюсков в ходе наших экспериментов изменялась от 5 до 45 уд./мин. Средняя ЧСС *U. pictorum* составляла 12 ± 3 и 31 ± 7 уд./мин, *A. anatina* – 8 ± 2 и 22 ± 5 уд./мин при температуре воды 16 °С и 26 °С соответственно. Средняя ЧСС дрейссены была 15 ± 1 уд./мин при 20 °С. Наблюдалась положительная логарифмическая зависимость кардиоактивности моллюсков от температуры воды (рис. 2).

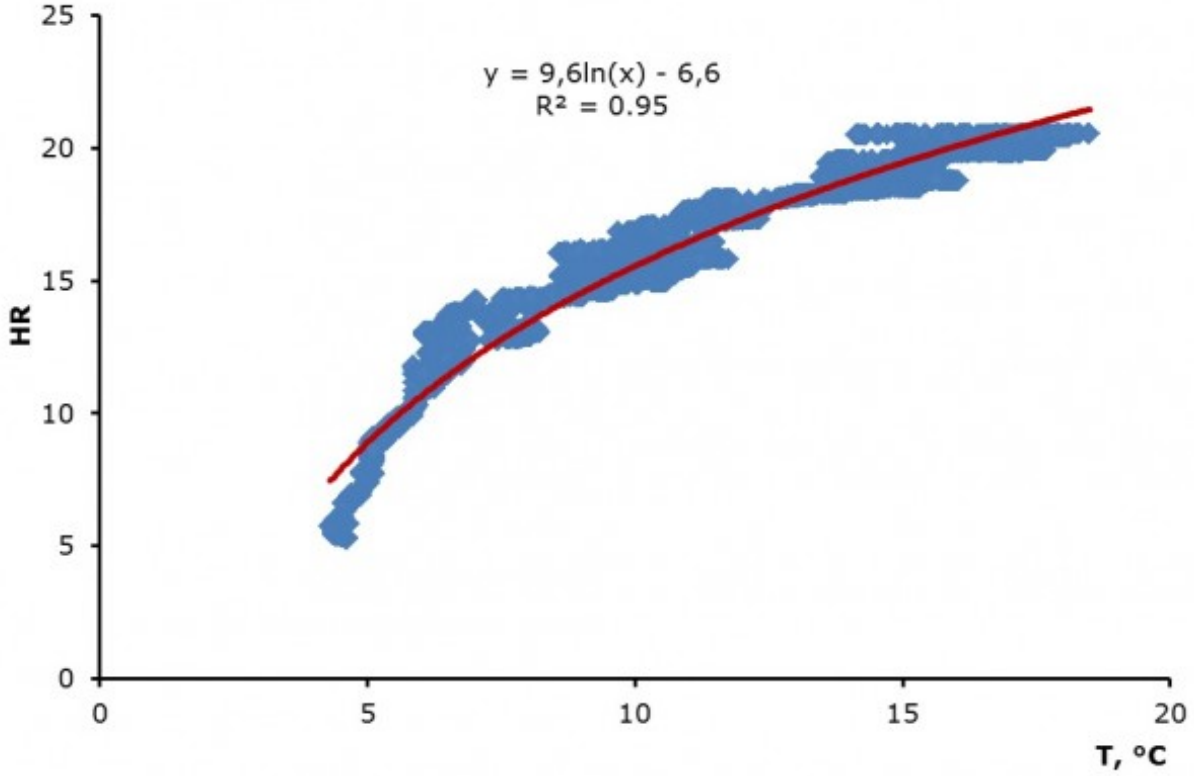


Рис. 2. Зависимость ЧСС беззубки от температуры воды в диапазоне от 5 до 20 °С
Fig. 2. Mussel heart rate dependence on the water temperature in the range 5 to 20 °C

Непрерывный анализ ЧСС моллюсков в течение 10 суток не выявил каких-либо достоверно проявляющихся биоритмов: циркадианных или ультрадианных. У исследуемых моллюсков отсутствовали достоверные изменения ЧСС при изменении освещенности и уровня воды в аквариуме.

Дрейссена реагировала снижением ЧСС при постукивании по стенке аквариума. Кроме того, у нее, в отличие от унионид, наблюдался ярко выраженный «теневой рефлекс» – кратковременное закрывание створок при резком снижении интенсивности света.

Было обнаружено снижение средней ЧСС моллюсков в среднем на 24 % после продолжительного (> 1 месяца) содержания в аквариуме.

При осушении в течение 1 часа на воздухе ЧСС моллюсков снижается, но после возвращения их в воду быстро (в течение 1–5 мин) восстанавливается. Униониды (перловицы и беззубки), в отличие от дрейссен, находясь вне водной среды, закрывают свои створки не плотно, иногда полностью открывают.

Для моллюсков наблюдалась достоверная зависимость ЧСС от размеров раковины (рис. 3): с увеличением размеров и, соответственно, возраста моллюска снижается ЧСС. У крупных (> 10 см) унионид иногда наблюдалась аритмия и замедление сердцебиения на несколько минут.

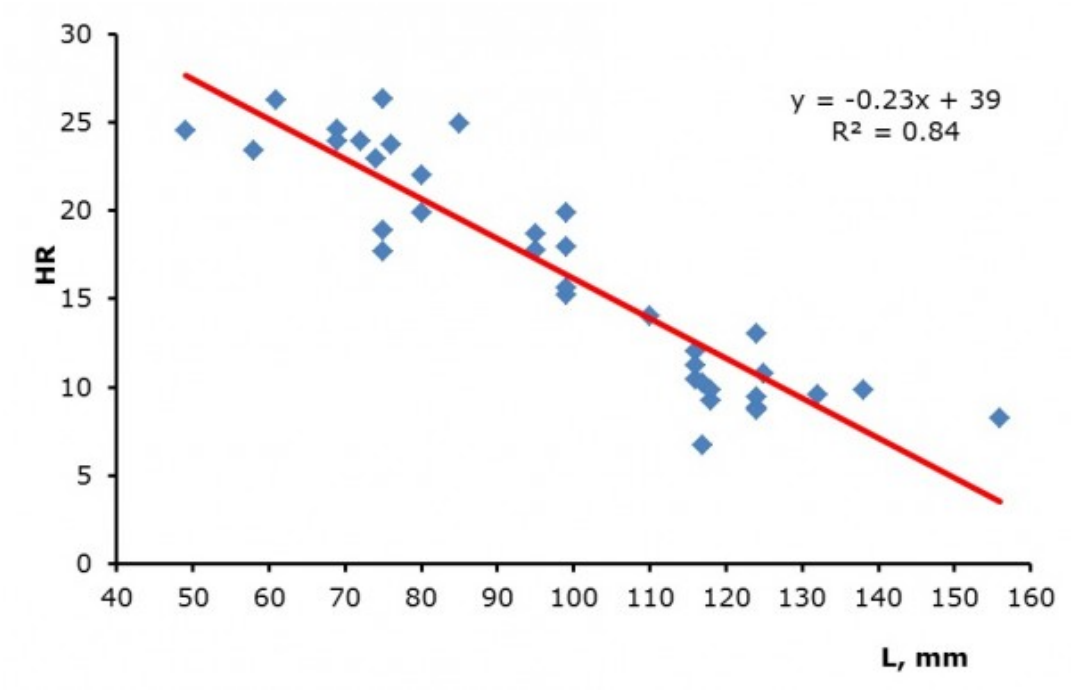


Рис. 3. Зависимость ЧСС беззубки от длины раковины (Т 23 ºС)
Fig. 3. Heart rate dependence on the length of Anodonta

Изменение химического состава воды может по-разному отражаться на ЧСС пресноводных моллюсков. Например, быстрое (1–2 мин) повышение содержания соли NaCl в воде до 3 г/л сопровождалось повышением ЧСС (тахикардия) моллюсков, а более высокие концентрации (5–8 г/л) всегда приводили к снижению ЧСС (брадикардия). При температуре воды 20 ºС достоверное изменение ЧСС на 40 ± 5 % наблюдалось через 1–2 мин. Низкая температура воды приводила к существенному понижению чувствительность моллюсков к изменению ее солености. Так, при температурах ниже 7 ºС достоверные изменения ЧСС после повышения концентрации NaCl до 3–8 г/л не наблюдались.

Обсуждение

Повышение сердечного ритма свидетельствует об увеличении энергетических затрат организма и усилении физиологической активности. Снижение ЧСС происходит при уменьшении физиологической активности и переходе на стратегию экономии энергии. Оценка сердечного ритма пресноводных двустворчатых моллюсков относительно нормы должна происходить с учетом возраста моллюсков,

температуры окружающей среды и физиологического состояния моллюсков.

Температурный фактор оказывает большое влияние на процессы жизнедеятельности моллюсков и ЧСС соответственно (см. рис. 2). Температурный интервал, в котором пресноводные двустворчатые моллюски могут нормально функционировать, составляет 4–25 °С. Для моллюсков семейства Unionidae оптимальная температура воды 18–20 °С (Шкорбатов, Старобогатов, 1990). При этом наблюдается значительное потребление кислорода, которое достигает 23 мл O_2/кг в час. В то время как при 10 °С потребление кислорода этими же животными может составлять всего 2 мл O_2/кг в час, а при 0,5 °С почти прекращается (Константинов, 1986). Морские двустворчатые моллюски могут активно функционировать при температурах 0 °С (Braby, Somero, 2006) и даже 1.5 °С ниже нуля (Bakhmet, Zdorovenov, 2010).

Снижение ЧСС при длительном содержании в лабораторных условиях, возможно, связано с их недостаточным питанием. Подобный эффект отмечали ранее на морских двустворчатых моллюсках (Clausen, Riisgard, 1996; Бахмет и др., 2005).

Известно, что у моллюсков, как и у большинства видов животных, уровень интенсивности дыхания снижается по мере старения, увеличения размеров раковин и массы мягких тканей (Зотин, Владимирова, 2001). Нашими исследованиями показано, что средние значения ЧСС моллюсков снижаются (см. рис. 3) в зависимости от увеличения длины раковины. Крупные моллюски семейства Unionidae размером больше 100 мм редко встречаются в природных условиях, несмотря на довольно широкое распространение этих видов (Шкорбатов, Старобогатов, 1990). Кроме того, крупные животные требуют много места в экспериментальных аквариумах, и их сердечный ритм плохо поддается анализу из-за часто наблюдаемой аритмии. Основываясь на нашем опыте, изучение динамики ЧСС унионид удобнее проводить на экземплярах длиной до 60–80 мм.

Повышение концентрации NaCl в воде приводит к снижению осмотического градиента между организмом моллюсков и средой, что сопровождается ухудшением условий диффузии воды в организм. При приближении концентрации натрия в воде к таковой гемолимфы пресноводные моллюски начинают повышать соленость внутренней среды (Мартемьянов, 2011), что сопровождается повышением энергетического обмена и ЧСС. Повышение концентрации натрия в гемолимфе моллюсков происходит в пределах физиологических особенностей конкретного вида. Превышение этого предела создает токсичные условия и приводит к защитно-оборонительной реакции моллюска, его изоляции от окружающей среды путем плотного закрывания створок и переходу на анаэробный обмен, что сопровождается снижением ЧСС.

Заключение или выводы

Использование неинвазивного волоконно-оптического метода измерения ЧСС позволяет оценивать в реальном времени функциональное состояние моллюсков размером от 1 см и более и может использоваться в целях мониторинга в системах раннего биологического предупреждения. Кроме того, данный метод может дополнять существующие подходы к биоиндикации качества поверхностных и сточных вод как среды обитания гидробионтов.

ЧСС моллюсков зависит от их физиологической активности и потребления кислорода. Основываясь на проведенных экспериментальных исследованиях ЧСС, можно рекомендовать проводить лабораторное тестирование ответных реакций кардиосистемы рассмотренных видов моллюсков на стрессорные факторы различной природы при температуре воды около 20 ºС. При этом средняя ЧСС беззубки *A. anatina* составляет 14 ± 1 уд./мин, перловицы *U. pictorum* – 13 ± 2 уд./мин. У дрейссены *D. polymorpha* при 20 ºС ЧСС составляет 15 ± 1 уд./мин.

Библиография

Бахмет И. Н., Бергер В. Я., Халаман В. В. Сердечный ритм у мидии Mytilus edulis (Bivalvia) при изменении солености [Heart rate of mussel Mytilus edulis (Bivalvia) under change of salinity]. Биология моря. 2005. №31(5). С. 363–366.

Зотин А. А., Владимирова И. Г. Интенсивность дыхания и видовая продолжительность жизни пресноводных двустворчатых моллюсков семейств Margaritiferidae и Unionidae [The respiration rate and life expectancy of the species of freshwater bivalves families Margaritiferidae and Unionidae] // Известия РАН. Серия биологическая. 2001. № 3. С. 331–338.

Константинов А. С. Общая гидробиология [General Hydrobiology]. М.: Высш. шк., 1986. 472 с.

Мартемьянов В. И. Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas [Influence of the mineral composition of the external environment on the performance of water-salt metabolism of zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas installed in Rybinsk Reservoir] // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 2. С. 120–134.

Федотов В. П., Холодкевич С. В., Строчило А. Г. Изучение сократительной активности сердца раков с помощью нового неинвазивного метода [The study of the contractile activity of the heart of crawfish using a new non-invasive method] // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2000. Т. 36, № 3. С. 219–222.

Холодкевич С. В., Шумилова Т. Е., Федотов В. П., Сладкова С. В. Экспресс-метод оценки функционального состояния речных раков как инструмент тестирования устойчивости экосистем малых водоемов [Express method for assessment of functional state of the crayfish as a tool to test the sustainability of ecosystems of small reservoirs] // Труды IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности» 16–18 июня 1999 года. СПб., 1999. Т. 3. С. 451.

Холодкевич С. В., Иванов А. В., Корниенко Е. Л., Куракин А. С. Способ биологического мониторинга окружающей среды (варианты) и система для его осуществления [Method for monitoring biological environment (variants) and the system for its realization] // Бюл. изобр. 2007. № 29. Патент РФ № 2308720 C1, МПК G01N 33/18 (2006.01); G01N 21/17 (2006.01).

Шкорбатов Г. Л., Старобогатов Я. И. Методы изучения двустворчатых моллюсков [Methods of studying bivalve molluscs] // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219. Л., 1990. 208 с.

Bakhmet I. N., Zdorovenov P. E. Variability in cardiac activity of the bivalves Mytilus edulis and Modiolus modiolus // Russian Journal of Marine Biology. 2010. Vol. 36, № 3. P. 223–225.

Braby C. E., Somero G. N. Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus Mytilus) // J. Exp. Biol. 2006. Vol. 20. P. 2554–2566.

Burnett N. P., Seabra R., Pirro M., Wethey D. S., Woodin S. A., Helmuth B., Zippay M. L., Sarà G., Monaco C., Lima F. P. An improved noninvasive method for measuring heartbeat of intertidal animals // Limnol. Oceanogr. Methods. 2013. № 11. P. 91–100.

Clausen I., Riisgard H. U. Growth, filtration and respiration in the mussel Mytilus edulis: no evidence for physiological regulation of the filter-pump to nutritional needs // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. Vol. 141. P. 37–45.

Depledge M. H., Andersen B. B. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates // Comp. Biochem. Physiol. 1990. Vol. 96. P. 474–477.

Depledge M. H., Lundebye A. K., Curtis T., Aagaard A., Andersen B. B. Automated interpulse-duration assessment (AIDA): a new technique for detecting disturbances in cardiac activity in selected invertebrates // Mar. Biol. 1996. Vol. 126, № 2. P. 313–319.

Kholodkevich S. V., Ivanov A. V., Kurakin A. S., Kornienko E. L., Fedotov V. P. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations // Journal of Environmental Bioindicators. 2008. Vol. 3, № 1. P. 23–34.

Kholodkevich S. V., Ivanov A. V., Kornienko E. L., Kurakin A. S. Method of biological environment monitoring (versions) and a system for realization thereof. 05.14.2013. US Patent NO. 8442809.

Burnett N. P. , Seabra R. , de Pirro M., Wethey D. S., Woodin S. A., Helmuth B., Zippay M. L. , Sarà G. , Monaco C., Lima F. P. An improved noninvasive method for measuring heartbeat of intertidal animals. // Limnol.

Oceanogr. Methods. 2013. Vol. 11. P. 91-100.

Благодарности

Работа была выполнена с использованием оборудования Ресурсного центра «Обсерватория экологической безопасности» Научного парка СПбГУ.

Some features of using heart rate monitoring of freshwater bivalve molluscs with a fiber-optical method for ecotoxicological research

SHAROV Andrey — *Saint-Petersburg Scientific Research Center of Ecological Safety, Russian Academy of Sciences, sharov_an@mail.ru*

KHOLODKEVICH Sergey — *Institute of Earth Sciences, Saint-Petersburg State University, kholodkevich@mail.ru*

Keywords:
freshwater bivalves
heart rate
molluscs state
Anodonta anatina
Unio pictorum
Dreissena polymorpha

Summary:
Original fiber-optic noninvasive method for registration and analysis of cardiac rhythm in macrobenthal invertebrates with shells was elaborated in the 1990s. This method is based on infrared light remote registration of the heartbeat change. The aim of this study is to adapt this methodological approach for freshwater bivalves. We estimated heart rate in the three species of freshwater bivalves (Unio pictorum, Anodonta anatine and Dreissena polymorpha) collected from the Neva River estuary. The Spearman rank correlations found significant ($p < 0.05$) relationships between the heart rate of bivalves, water temperature and shell size. The heart rate of Anodonta correlates positively ($R = 0.92$, $p = 0.00$) with water temperature and negatively ($R = -0.90$, $p = 0.00$) with the shell size. The rise of NaCl salt content in water up to 3 g/l was accompanied by the increase of heart rate in bivalves, and concentrations more than 5 g/l resulted in decrease of that. After the addition of 3-8 g/l of NaCl reliable data of heart rate changes were not found at water temperature less than 7 ºC.

References

Bahmet I. N. Berger V. Ya. Halaman V. V. Heart rate of mussel Mytilus edulis (Bivalvia) under change of salinity. Biologiya morya. 2005. No. 31(5). P. 363–366.

Zotin A. A. Vladimirova I. G. The respiration rate and life expectancy of the species of freshwater bivalves families Margaritiferidae and Unionidae, Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya. 2001. No. 3. P. 331–338.

Konstantinov A. S. General Hydrobiology. M.: Vyssh. shk., 1986. 472 p.

Martem'yanov V. I. Influence of the mineral composition of the external environment on the performance of water-salt metabolism of zebra mussel Dreissena polymorpha Pallas installed in Rybinsk Reservoir, Rossiyskiy zhurnal biologicheskih invaziy. 2011. T. 4. No. 2. P. 120–134.

Fedotov V. P. Holodkevich S. V. Strochilo A. G. The study of the contractile activity of the heart of crawfish using a new non-invasive method, Zhurnal evolyucionnoy biohimii i fiziologii. 2000. T. 36, No. 3. P. 219–222.

Holodkevich S. V. Shumilova T. E. Fedotov V. P. Sladkova S. V. Express method for assessment of functional state of the crayfish as a tool to test the sustainability of ecosystems of small reservoirs, Trudy IV Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem «Novoe v ekologii i bezopasnosti zhiznedeyatel'nosti» 16–18 iyunya 1999 goda. SPb., 1999. T. 3. P. 451.

Holodkevich S. V. Ivanov A. V. Kornienko E. L. Kurakin A. S. Method for monitoring biological environment (variants) and the system for its realization, Byul. izobr. 2007. No. 29. Patent RF No. 2308720 C1, MPK G01N 33/18 (2006.01); G01N 21/17 (2006.01).

Shkorbatov G. L. Starobogatov Ya. I. Methods of studying bivalve molluscs, Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. T. 219. L., 1990. 208 p.

Bakhmet I. N., Zdorovenov P. E. Variability in cardiac activity of the bivalves Mytilus edulis and Modiolus modiolus, Russian Journal of Marine Biology. 2010. Vol. 36, No. 3. P. 223–225.

Braby C. E., Somero G. N. Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus Mytilus), J. Exp. Biol. 2006. Vol. 20. R. 2554–2566.

Burnett N. P., Seabra R., Pirro M., Wethey D. S., Woodin S. A., Helmuth B., Zippay M. L., Sarà G., Monaco C., Lima F. P. An improved noninvasive method for measuring heartbeat of intertidal animals, Limnol. Oceanogr. Methods. 2013. No. 11. P. 91–100.

Clausen I., Riisgard H. U. Growth, filtration and respiration in the mussel Mytilus edulis: no evidence for physiological regulation of the filter-pump to nutritional needs, Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. Vol. 141. P. 37–45.

Depledge M. H., Andersen B. B. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates, Comp. Biochem. Physiol. 1990. Vol. 96. R. 474–477.

Depledge M. H., Lundebye A. K., Curtis T., Aagaard A., Andersen B. B. Automated interpulse-duration assessment (AIDA): a new technique for detecting disturbances in cardiac activity in selected invertebrates, Mar. Biol. 1996. Vol. 126, No. 2. P. 313–319.

Kholodkevich S. V., Ivanov A. V., Kurakin A. S., Kornienko E. L., Fedotov V. P. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations, Journal of Environmental Bioindicators. 2008. Vol. 3, No. 1. P. 23–34.

Kholodkevich S. V., Ivanov A. V., Kornienko E. L., Kurakin A. S. Method of biological environment monitoring (versions) and a system for realization thereof. 05.14.2013. US Patent NO. 8442809.

Burnett N. P. , Seabra R. , de Pirro M., Wethey D. S., Woodin S. A., Helmuth B., Zippay M. L. , Sarà G. , Monaco C., Lima F. P. An improved noninvasive method for measuring heartbeat of intertidal animals., Limnol. Oceanogr. Methods. 2013. Vol. 11. P. 91-100.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru **http://petrsu.ru**

УДК 595.76

Изменчивость рисунка надкрылий Nicrophorus investigator (Coleoptera, Silphidae)

ТОЛСТОГУЗОВА Ольга Александровна — *Петрозаводский государственный университет, olga.tukacheva.91@mail.ru*

ЛЯБЗИНА Светлана Николаевна — *Петрозаводский государственный университет, slyabzina@petrsu.ru*

БОЛСУН Никита Валерьевич — *Петрозаводский государственный университет, nikitabolsun@yandex.ru*

Ключевые слова:
Nicrophorus investigator
жук-могильщик
рисунок надкрылий
непрерывная изменчивость

Аннотация:
Проведен анализ изменчивости рисунка надкрылий в популяции жука-могильщика Nicrophorus investigator из г. Петрозаводска. С использованием программ Quantum GIS 2.2.0-Valmiera и Microsoft Excel выявлено две формы рисунка надкрылий: типичная и редкая. Типичная форма имеет характерный черный рисунок из пятен и соединяющих их перемычек на оранжевом фоне элитр. Редкая форма отличается резким уменьшением площади темных участков. Распределение значений исследуемого признака нормальное. Установлено, что пятна более изменчивы, чем перемычки.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. Г. Васильев

Получена: 11 ноября 2014 года Опубликована: 15 мая 2015 года

Введение

За последние годы накоплены обширные литературные данные по изучению фенетической структуры популяций жесткокрылых (Голуб, Лихман, 2003; Трофимов, 2008; Негробов, 2010). Фенетический подход в исследовании живых организмов перспективен в палеонтологических, микроэволюционных, таксономических и стратиграфических исследованиях (Яблоков, Ларина, 1985). Он позволяет находить границы и выявлять сходства между популяциями (Новоженов, 1982), прослеживать тенденцию их изменения в связи с возрастающим антропогенным воздействием на природу (Левых, Пузынина, 2013).

Могильщик-исследователь (*Nicrophorus investigator* (Zett., 1824)) – обычный вид для Республики Карелия, встречается во всех биотопах (Лябзина, Узенбаев, 2013). По типу питания относится к некрофагам. Образ жизни характеризуется сложным субсоциальным поведением – заботой о потомстве (Ratcliffe, 1996). Самка и самец закапывают трупы мелких животных в почву, где проходит развитие преимагинальных стадий. Представители вида характеризуются яркой окраской и сильно варьирующим рисунком надкрылий, что делает их идеальным объектом для фенетических исследований.

Целью работы является изучение изменчивости рисунка надкрылий в популяции жука-могильщика (*N. investigator*).

В задачи работы входило:

1) Провести анализ рисунка надкрылий могильщика-исследователя;

2) Определить характер изменчивости окраски надкрылий;

3) Изучить рельеф рисунка надкрылий;

4) Изучить природный полиморфизм (выявить фены окраски).

Материалы

Сбор материала проводился в июне – августе 2014 г. в парковых зонах г. Петрозаводска (61°42'N, 34°22'E). Древесная растительность в исследуемых парках (парк Онежского тракторного завода, парк 50-летия Пионерской организации) представлена тополем, березой, липой, кленами и др. Почвы – урбаноземы, испытывают в этих местах наименьший антропогенный пресс (Федорец, Медведева, 2005).

Жуков отлавливали почвенными ловушками с приманками. Трупные приманки мелких позвоночных животных массой от 25 до 180 г (птица, рыба, мелкие млекопитающие) помещали в сосуды (банки, стаканчики), которые вкапывали вровень с поверхностью почвы. Всего собрана 241 особь. У пойманных жуков определяли пол, фотографировали их на фоне миллиметровой бумаги, ставили индивидуальную метку на надкрыльях в виде небольших надрезов и отпускали обратно на приманку. Меченых животных не учитывали в последующих сборах.

Методы

Морфологическую изменчивость рисунка изучали по его характеру и цветности. Окраска жуков черная с двумя оранжевыми перевязями (рис. 1). Рисунок складывается из пятен, соединенных между собой перемычками.

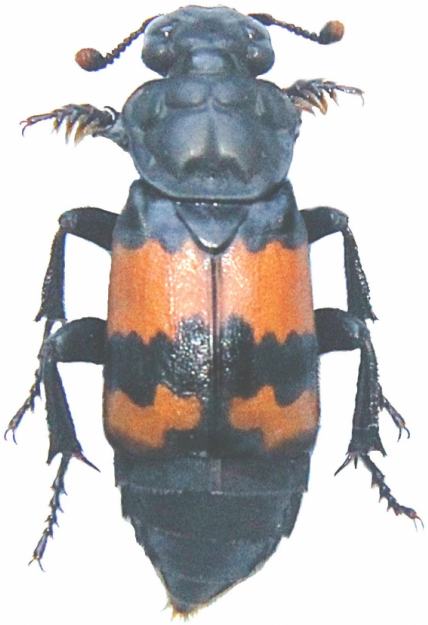


Рис. 1. Внешний вид имаго *Nicrophorus investigator*
Fig. 1. The appearance of *Nicrophorus investigator* imago

Растровые фотографии надкрылий жуков внедряли в среду Quantum GIS 2.2.0-Valmiera (http://www2.qgis.org/ru/site/) по условным координатам. Путем ректификации подгоняли фотографии к единому контуру надкрылий. Было получено 241 изображение контуров, накладывающихся друг на друга.

Дальнейшая обработка материала проводилась по правому надкрылью. Для каждой особи на надкрылье были вручную нарисованы участки темного цвета как векторный регион в одном общем векторном слое. Затем в автоматическом режиме была рассчитана площадь темной области надкрылья. Зная общую площадь надкрылья, была найдена доля площади (%) темных участков. Анализ

распределения значений выполняли в среде Microsoft Excel, оценку нормальности проводили с использованием критерия Пирсона, X^2.

Для изучения изменчивости отдельных элементов рисунка было заранее выбрано четыре участка контуров надкрылий (рис. 2). При едином масштабе были измерены расстояния (мм) от контура с наименьшей изменчивостью до остальных контуров в каждом участке. Статистическое оценивание полученных значений проводили с помощью метода описательной статистики в среде Microsoft Excel. Для попарного сравнения выборок использовали критерий Фишера (*F*).

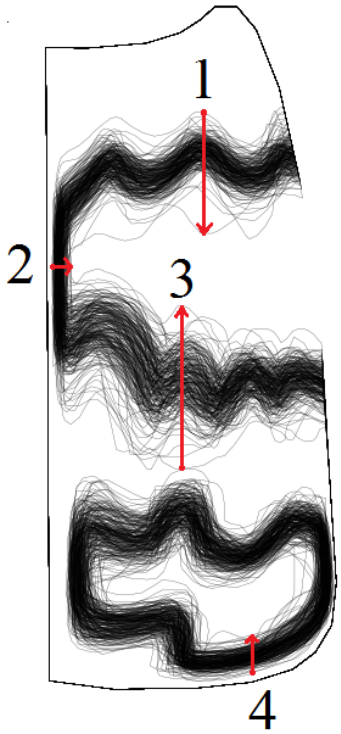


Рис. 2. Сравниваемые участки рисунка надкрылий *Nicrophorus investigator*
Fig. 2. Compared areas of *Nicrophorus investigator* elytra pattern

Результаты

Общая характеристика рисунка по форме и площади. Распределение значений доли темных участков соответствует нормальному (X^2 = 7.48, df = 3, p = 0.05). Гистограмма показывает практически непрерывную изменчивость исследуемого признака. Все жуки имеют плавно переходящий рисунок, за исключением одного с очень низкой долей темных участков (рис. 3).

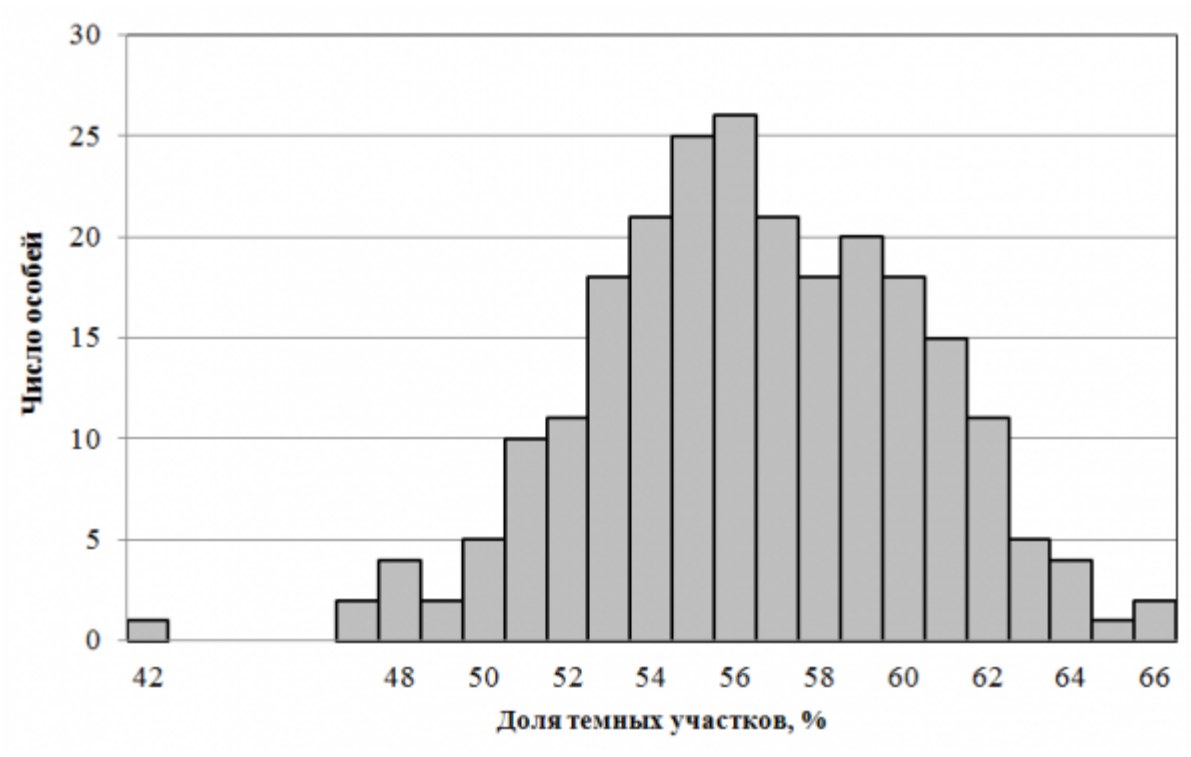


Рис. 3. Гистограмма распределения доли темных участков надкрылий у *Nicrophorus investigator*
Fig. 3. Histogram of distribution of *the proportion of* dark areas in *Nicrophorus investigator* elytra

Выделено две формы рисунка надкрылий: типичная – часто встречаемая (рис. 4*а*) и аберрантная – выпадающая из непрерывного ряда изменчивости (рис. 4*б*).

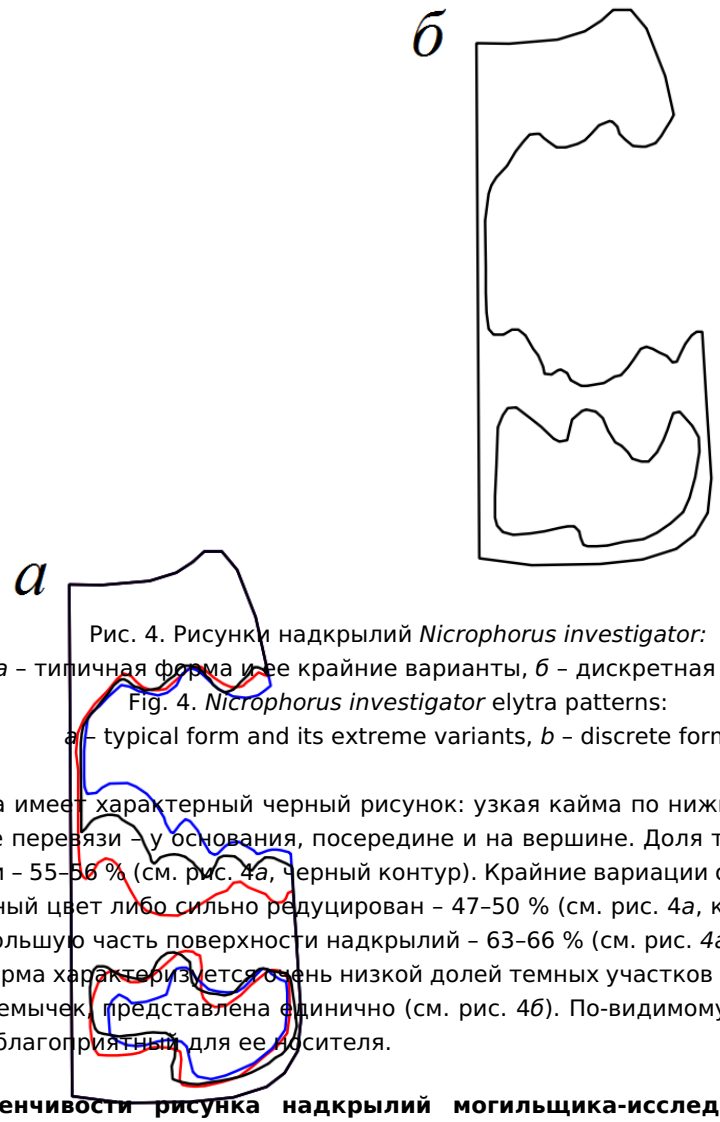


Рис. 4. Рисунки надкрылий *Nicrophorus investigator:*
а – типичная форма и ее крайние варианты, *б* – дискретная форма
Fig. 4. *Nicrophorus investigator* elytra patterns:
a – typical form and its extreme variants, *b* – discrete form

Типичная форма имеет характерный черный рисунок: узкая кайма по нижнему боковому краю и шву и три поперечные перевязи – у основания, посередине и на вершине. Доля темных участков часто встречаемой вариации – 55–56 % (см. рис. 4*а*, черный контур). Крайние вариации отличаются величиной темных участков: черный цвет либо сильно редуцирован – 47–50 % (см. рис. 4*а*, красный контур), либо, наоборот, занимает большую часть поверхности надкрылий – 63–66 % (см. рис. *4а*, синий контур).

Аберрантная форма характеризуется очень низкой долей темных участков – 42 % и почти полным отсутствием двух перемычек, представлена единично (см. рис. 4*б*). По-видимому, этот рисунок можно рассматривать как неблагоприятный для ее носителя.

Изучение изменчивости рисунка надкрылий могильщика-исследователя. На основе статистического оценивания проведенных измерений в отдельных участках рисунка выяснено, что изменчивость элементов в центре (участки 1 и 3) достоверно выше изменчивости перемычек по нижнему краю и шву надкрылий (участки 2 и 4) (таблица). Полученные значения критерия Фишера (*F*): $F_{1\text{-}2}$ = 14.70, $F_{3\text{-}4}$ = 6.08 больше табличного – *F* (0.05; 239; 239) = 1.24.

Статистическое оценивание изменчивости отдельных элементов рисунка
Statistic evaluation of variability of elytra pattern individual elements

Статистический показатель	Пятно (участок 1)	Перемычка (участок 2)	Пятно (участок 3)	Перемычка (участок 4)
Среднее арифметическое	35.41	6.69	69.72	17.42
Стандартное отклонение	12.44	3.24	17.1	6.93
Дисперсия выборки	154.72	10.53	292.45	48.09
Медиана	35	6.5	67	17
Мода	51	6	57	25
Объем выборки	240			
Критерий Фишера, *F*	14.7		6.08	

Таким образом, можно сделать вывод, что в структуре рисунка исследуемого вида устойчивыми (менее изменчивыми) элементами являются перемычки, а неустойчивыми – пятна.

Обсуждение

Литературные данные по изменчивости жуков-могильщиков немногочисленны. Первые упоминания относятся к 1933 г. Erna Pukowski (1933) выделяла могильщиков с преобладанием темного цвета в окраске надкрылий как наиболее часто встречаемых. В последние годы вышла работа И. Е. Трофимова (2008) по изучению фенетической структуры популяции могильщика рыжебулавого (*N. vespillo* (L., 1761)) из Калужского городского бора. Автором было выделено 6 рисунков, из которых два являются типичными. В Карелии подобные исследования проводились только в отношении других видов жесткокрылых. Так, например, С. Д. Узенбаев и Т. И. Ридаль (1993) по схожей методике установили 12 аберраций усача изменчивого (*Evodinus interrogationis* L.) из 150, выделенных ранее Н. Н. Плавильщиковым (1936).

Исследованная популяция могильщика-исследователя характеризуется 2 формами рисунка надкрылий: типичной и аберрантной. Типичная форма образована непрерывным рядом переходных вариаций – от более светлых до сильно затемненных. Многообразие переходных вариаций при преобладании основного типа рисунка объясняется необходимостью популяции обеспечить себя запасом изменчивости от возможных последствий при изменении среды, а также необходимостью не потерять средней приспособленности за счет преимущественного размножения основной формы (Новоженов, 1980).

Специфические рисунки зачастую имеют мутационную природу и в условиях города нередко являются ответом на действие антропогенных факторов (Левых, Пузынина, 2013). Их присутствие свидетельствует о наличии в популяции иного генотипа (Яблоков, 1980).

Степень проявления признака зависит от модифицирующего воздействия факторов генотипической, внутренней и внешней среды (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). Генотип определяет спектр возможностей развития признака, а их реализацию – условия, в которых происходит развитие организма (Марков, 2010). Внешнее воздействие может оказывать температура среды: ее низкие значения увеличивают темные участки на надкрыльях, тогда как высокие, наоборот, уменьшают. В городских условиях немаловажен антропогенный фактор. На примере бабочек хорошо изучено явление индустриального меланизма – успешное выживание в загрязненных районах более темных (меланистических) форм (Тыщенко, 1986). Изменение окраски возможно и без участия внешних стимулов. Например, описанное у гусениц бабочки гарпии *Cetura venula* L. покраснение перед окукливанием является побочным результатом действия линочного гормона (Захваткин, 2001).

Изменчивость рисунка могильщика-исследователя можно сравнить с колебанием уровня воды в водоеме, где «вода» – это заполняемый темные участки пигмент. Постепенный подъем уровня «воды» приводит к уменьшению площади «незатопленных» (светлых) участков (рис. 5).

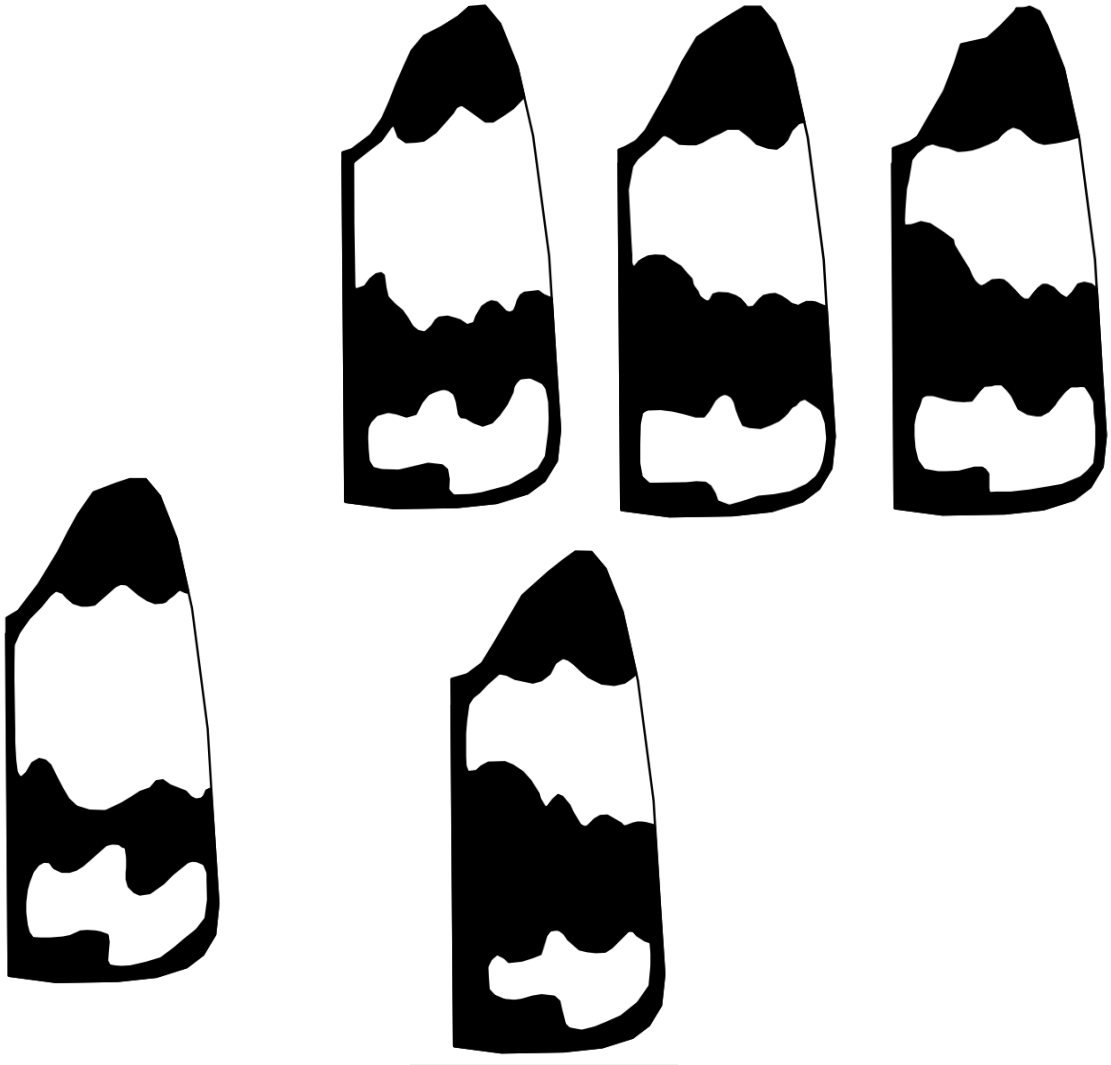


Рис. 5. Вариации типичного рисунка надкрылий *Nicrophorus investigator*, расположенные в порядке увеличения темных участков

Fig. 5. Variations of the typical *Nicrophorus investigator* elytra pattern, arranged in increasing size of dark areas

Наличие в популяции отличающихся форм и всех типов переходов между ними делает ее весьма пластичной – при изменении давления отбора популяция сможет быстро и успешно изменить свою структуру и приспособиться к новым условиям среды (Новоженов, 1980).

Заключение

В результате работы для могильщика-исследователя из окрестностей г. Петрозаводска было выделено две формы рисунка надкрылий: типичная и аберрантная. Типичная форма имеет характерный черный рисунок из пятен и соединяющих их перемычек на оранжевом фоне элитр, доля темных участков – 55–56 %. Между ее крайними проявлениями имеется ряд переходных вариаций рисунка. Аберрантная форма встречается единично и отличается резким преобладанием оранжевого цвета в окраске надкрылий, доля черного – 42 %. Таким образом, исследуемый признак изменяется практически непрерывно, распределение соответствует нормальному (X^2 = 7.48, df = 3, p = 0.05). Установлено, что изменчивость пятен в центре рисунка достоверно выше изменчивости перемычек по нижнему краю и шву надкрылий.

Библиография

Голуб В. Б., Лихман Н. С. Фенетический анализ группировок клопа *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae), населяющих г. Воронеж и его окрестности [Phenetic analysis of bug groups, *Lygus rugulipennis* popp. (Heteroptera, Miridae) from Voronezh and its surroundings] // Вестник ВГУ. 2003. № 1. С. 41–45.

Захваткин Ю. А. Курс общей энтомологии [Course of general entomology]. М.: Колос, 2001. 376 с.

Левых А. Ю., Пузынина Г. Г. Фенетический анализ популяций животных в условиях урбоэкосистемы [Phenetic analysis of animal populations in the conditions of urboecosystem] // Вестник Тюменского государственного университета. 2013. № 6. С. 87–95.

Лябзина С. Н., Узенбаев С. Д. Экология жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) в Карелии [Ecology of carrion beetles (Coleoptera, Silphidae) in Karelia] // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. «Естественные и технические науки». 2013. № 2 (131). С. 27–32.

Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы [A birth of complexity. Evolutionary biology today: unexpected discoveries and new questions]. М.: Астрель: CORPUS, 2010. 527 с.

Негробов С. О. Аберративная изменчивость рисунка надкрылий рода *Agrilinus* (Aphodiidae, Coleoptera) в условиях центрального Черноземья [Aberration variability of an elytra pattern of genus *Agrilinus* (Aphidiidae, Coleoptera) in the conditions of the Central Chernozem] // Научные ведомости Белгородского государственного университета. 2010. Т. 21, № 13. С. 69–72.

Новоженов Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых [Polymorphism and continuous variability in populations of insects] // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 5. С. 668–679.

Новоженов Ю. И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида [Geographical variability and population structure of the species] // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 78–90.

Плавильщиков Н. Н. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Жуки-дровосеки (Cerambycidae). Ч. 1 [Fauna of the USSR. Coleoptera insects. Longhorn beetles (Cerambycidae). Part 1]. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 21. 612 с.

Ридаль Т. И., Узенбаев С. Д. Аберративная изменчивость рисунка надкрылий некоторых видов жесткокрылых [Aberration variability of elytra pattern of some species of Coleoptera] // Контроль состояния и регуляция функций биосистем на разных уровнях организации. Петрозаводск, 1993. С. 5–15.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы феногенетики [Some questions of phenogenetics] // Актуальные вопросы современной генетики. М., 1966. С. 114–130.

Трофимов И. Е. Некоторые результаты популяционно-фенетического анализа *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) из Калужского городского бора [Some results of the population-phenetic analysis of *Nicrophorus vespillo* (Coleoptera, Silphidae) from a Kaluga urban pinery] // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 6. С. 658–664.

Тыщенко В. П. Физиология насекомых [Insect physiology]. М.: Высшая школа, 1986. 303 с.

Федорец Н. Г., Медведева М. В. Эколого-микробиологическая оценка состояния почв г. Петрозаводска [Ecological and microbiological assessment of soils in Petrozavodsk]. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 96 с.

Яблоков А. В. Фенетика [Phenetics]. М.: Наука, 1980. 132 с.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций [Introduction to population phenetics. A new approach to the study of natural populations]. М.:

Высшая школа, 1985. 159 с.

Pukowski E. Okologische untersuchungen an *Necrophorus* F. // Zeitschrift fur Morphologie und Oekologie der Tiere. 1933. 27 (3). P. 518–586.

Ratcliffe B. C. The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska / Published by the University of Nebraska State Museum Lincoln. Nebraska, 1996. 100 p.

Благодарности

Авторы выражают признательность А. В. Коросову за помощь при подготовке материалов и обсуждении рукописи.

Elytra pattern variability of Nicrophorus investigator (Coleoptera, Silphidae)

TOLSTOGUZOVA Olga — *Petrozavodsk State University, olga.tukacheva.91@mail.ru*

LYABZINA Svetlana — *Petrozavodsk State University, slyabzina@petrsu.ru*

BOLSUN Nikita — *Petrozavodsk State University, nikitabolsun@yandex.ru*

Keywords:
Nicrophorus investigator
burying beetle
elytra pattern
continuous variability

Summary:
The analysis of variability of elytra pattern of Nicrophorus investigator was carried out in Petrozavodsk. Two elytra patterns of this burying beetle – typical and rare - were found using Quantum GIS 2.2.0 and Microsoft Excel programs. The typical form has a characteristic black pattern of spots and bridges connecting them against an orange background. The rare form features reduced size of dark areas. Thus, this investigation revealed that the studied feature varies almost continuously and has a normal distribution. It was found, that variability is not the same for elytra pattern elements. It was estimated, that the spots are more variable than the bridges

References

Калинкина Н. М. Распространение реликтовых ракообразных в глубоководных озерах Карелии в связи с геологическими особенностями региона // Принципы экологии. 2015. № 2. С. 38–54. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4124

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

УДК 595.3:574.9 (470.22)

Распространение реликтовых ракообразных в глубоководных озерах Карелии в связи с геологическими особенностями региона

КАЛИНКИНА Наталия Михайловна

Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, kalina@nwpi.krc.karelia.ru

Ключевые слова:
Карелия
глубоководные озера
реликтовые ракообразные
тектоника
активные разломы
минерализация воды

Аннотация:
С использованием корреляционного и регрессионного методов анализа выполнен анализ географического положения глубоководных озер на территории Карелии. Показано, что их расположение приурочено к Центрально-Карельской зоне активных разломов, которая имеет северо-западное простирание. Получены статистические доказательства достоверности связи между зоной расположения глубоководных озер и Центрально-Карельской зоной разломов. Встречаемость в глубоких озерах Карелии реликтовых ракообразных связана с низкой температурой придонных слоев воды в летний период. Наибольшие показатели численности и биомассы реликтовых ракообразных наблюдаются в озерах с максимальной минерализацией (70-100 мг/л). Невысокая минерализация воды (менее 47 мг/л) является фактором, лимитирующим развитие реликтовых рачков в озерах Карелии.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: В. В. Тахтеев
Рецензент: А. Е. Веселов

Получена: 16 апреля 2015 года Опубликована: 23 июля 2015 года

Введение

В состав пресноводной фауны Карелии входит группа бентосных реликтовых ракообразных: *Monoporeia affinis* (Lindstr.), *Pallasea quadrispinosa* Sars, *Mysis relicta* Lovén, *Relictacanthus lacustris* (Sars). Кроме того, в Ладожском озере в составе глубоководного бентоса встречается еще один реликтовый вид из отряда равноногих раков – *Saduria (=Mesidotea) entomon* (L.) (Рябинкин, Полякова, 2013). В составе зоопланктона озер Карелии отмечается один реликтовый вид – рачок *Limnocalanus macrurus* Sars (Куликова, 2013). Данные о встречаемости различных видов реликтовых ракообразных в озерах Карелии наиболее детально представлены в работе О. Н. Гордеева (1965). В настоящее время произошло лишь некоторое уточнение списка озер, где обнаружены реликтовые рачки (Озера Карелии. Справочник, 2013).

Все эти виды, за исключением *P. quadrispinosa*, являются реликтами морского происхождения. Они проникли в карельские водоемы из приледниковых озер около 10000–12000 лет назад (Кауфман, 2011). *Pallasea* является родом байкальского генезиса. Расселение *P. quadrispinosa* происходило, по-видимому, по системе заполярных озер (возможно, приледниковых, но пресных) с востока на запад (Тахтеев, 2000).

При заселении в пресные воды реликтовые ракообразные морского происхождения в течение относительно небольшого периода (в геологическом масштабе времени) выработали адаптации,

связанные, в первую очередь, с эволюционными преобразованиями водно-солевого равновесия. Приспособление рачков к жизни в пресной воде стало возможным в результате увеличения эффективности поглощения из воды необходимых ионов, в первую очередь натрия, кальция, магния и калия (Виноградов, 2000). Арктическое происхождение реликтовых ракообразных обусловило смещение температурной зоны их обитания в область низких температур (Сущеня и др., 1986). В связи с этим обитание холодолюбивых реликтовых ракообразных приурочено к глубоким водоемам с четко выраженной зоной гиполимниона, которая в летний период прогревается весьма слабо.

Изучению распространения реликтовых ракообразных в водоемах Карелии посвящена обширная литература (Герд, 1949; Гордеев, 1965; Полякова, 1999; Рябинкин и др., 2003). Однако этот вопрос рассматривался вне связи с геологическими особенностями региона, что и определило цель настоящей работы. Для достижения цели решали следующие задачи: изучить закономерности распределения на территории Карелии глубоких озер; рассмотреть встречаемость реликтовых ракообразных в связи с показателями глубины и минерализации воды озер.

Материалы

Материалами для исследований послужили архивные данные Института водных проблем Севера КарНЦ РАН (Озера Карелии. Справочник, 2013) по 166 озерам Карелии, собранные в период 1960–2008 гг. В работе использовали данные по морфометрическим показателям озер (максимальная глубина) (Филатов и др., 2013), а также ионному составу воды (Лозовик и др., 2013).

Методы

Данные по макрозообентосу, а также по встречаемости, численности и биомассе реликтовых ракообразных были заимствованы из работ (Герд, 1949; Гордеев, 1965; Рябинкин и др., 2003; Рябинкин, Полякова, 2013). Количественные пробы макрозообентоса отбирались дночерпателями Петерсена (площадь захвата 0.025 м^2) или Экмана – Берджи (площадь захвата 0.023–0.030 м^2); пробы промывались через сито № 23 и фиксировались 4 % формалином. Реликтовые ракообразные отбирались с помощью дночерпателя, в некоторых случаях – с использованием драги. Камеральная обработка материала осуществлялась в соответствии с общепринятыми в гидробиологической практике методами (Методические рекомендации, 1984). При анализе характера пространственного расположения озер Карелии использовали статистический анализ: корреляционный и регрессионный (Ивантер, Коросов, 1992).

Результаты

Расположение на карте Карелии озер, для которых определены максимальная глубина, минерализация воды и показатели глубоководного бентоса (Озера Карелии. Справочник, 2013), представлено на рис. 1. Большей изученностью озер характеризуется Южная Карелия.

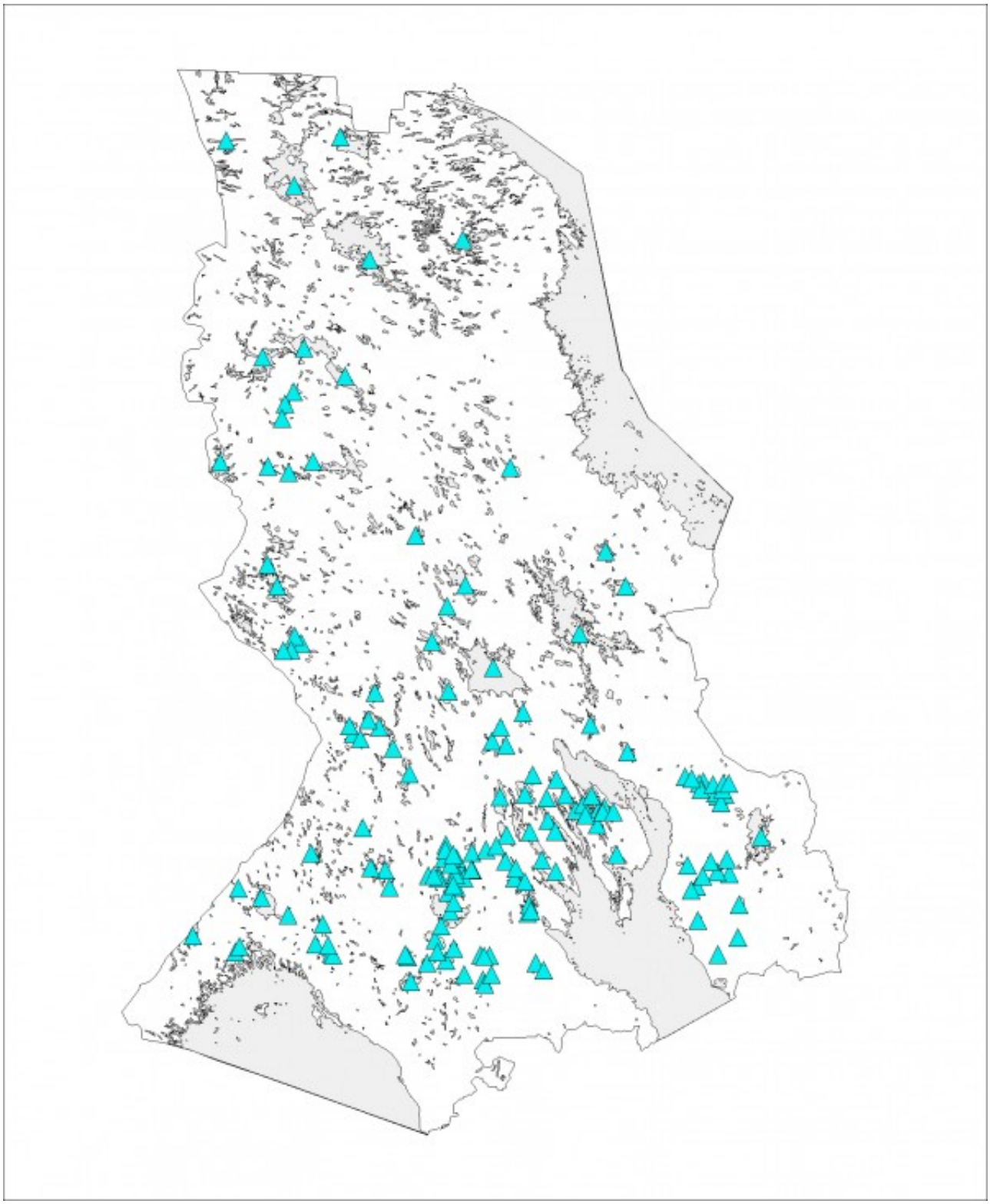


Рис. 1. Изученность озер Карелии (треугольниками обозначено расположение озер, для которых определены максимальная глубина, минерализация воды и показатели глубоководного бентоса)

Fig 1. The distribution of the studied lakes in Karelia (triangles indicate the location of lakes, in which the maximum depth, water mineralization and parameters of deep-water benthos are determined)

Из 166 изученных озер бентосные реликтовые ракообразные были обнаружены в 34 водоемах. Распространение бентосных реликтовых рачков в озерах Карелии представлено на рис. 2. Озера с наибольшими максимальными глубинами, где были встречены реликтовые рачки (на карте отмечены красными кружками), располагаются в наибольшей близости к оси, вытянутой в северо-западном

направлении. Исключение составляет оз. Янисъярви, расположенное в Северном Приладожье. Озера с меньшими глубинами (на карте отмечены зелеными кружками) примыкают к наиболее глубоководным озерам, но площадь их распределения вдоль оси в целом больше.

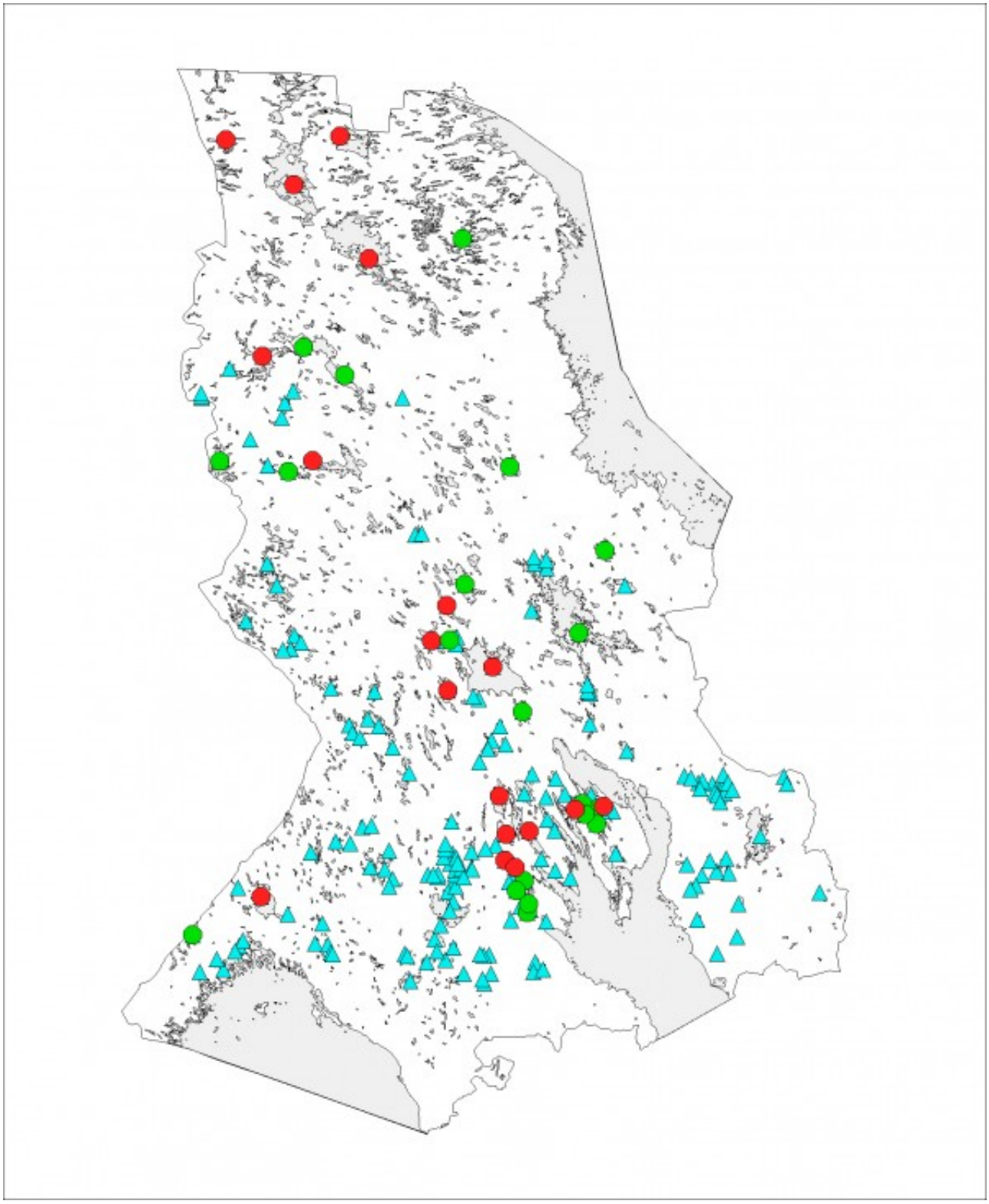


Рис. 2. Расположение на карте Карелии озер, в которых встречаются реликтовые ракообразные; красными кружками отмечены озера с глубиной 40 м и более; зелеными кружками – озера с глубиной от 40 до 18 м; отсутствие реликтовых ракообразных в озерах обозначено голубыми треугольниками

Fig 2. The distribution of lakes in Karelia where relict crustaceans were found; red circles mark the lake with the depth of 40 m or more; green circles – the lake with the depth of 40 to 18 m; the absence of relict

crustaceans in lakes is indicated by blue triangles

Анализ характера распределения озер, в которых встречаются реликтовые ракообразные, был выполнен с использованием корреляционного анализа. Оценивали связь между географическими координатами озер (значениями широты и долготы).

На первом этапе статистический анализ был выполнен для наиболее глубоководных озер с максимальными глубинами более 40 м (рис. 3, 4). Высокий (по абсолютному значению) коэффициент корреляции между географическими координатами озер (-0.91) указывает на закономерное расположение самых глубоководных озер Карелии вдоль оси северо-западного простирания.

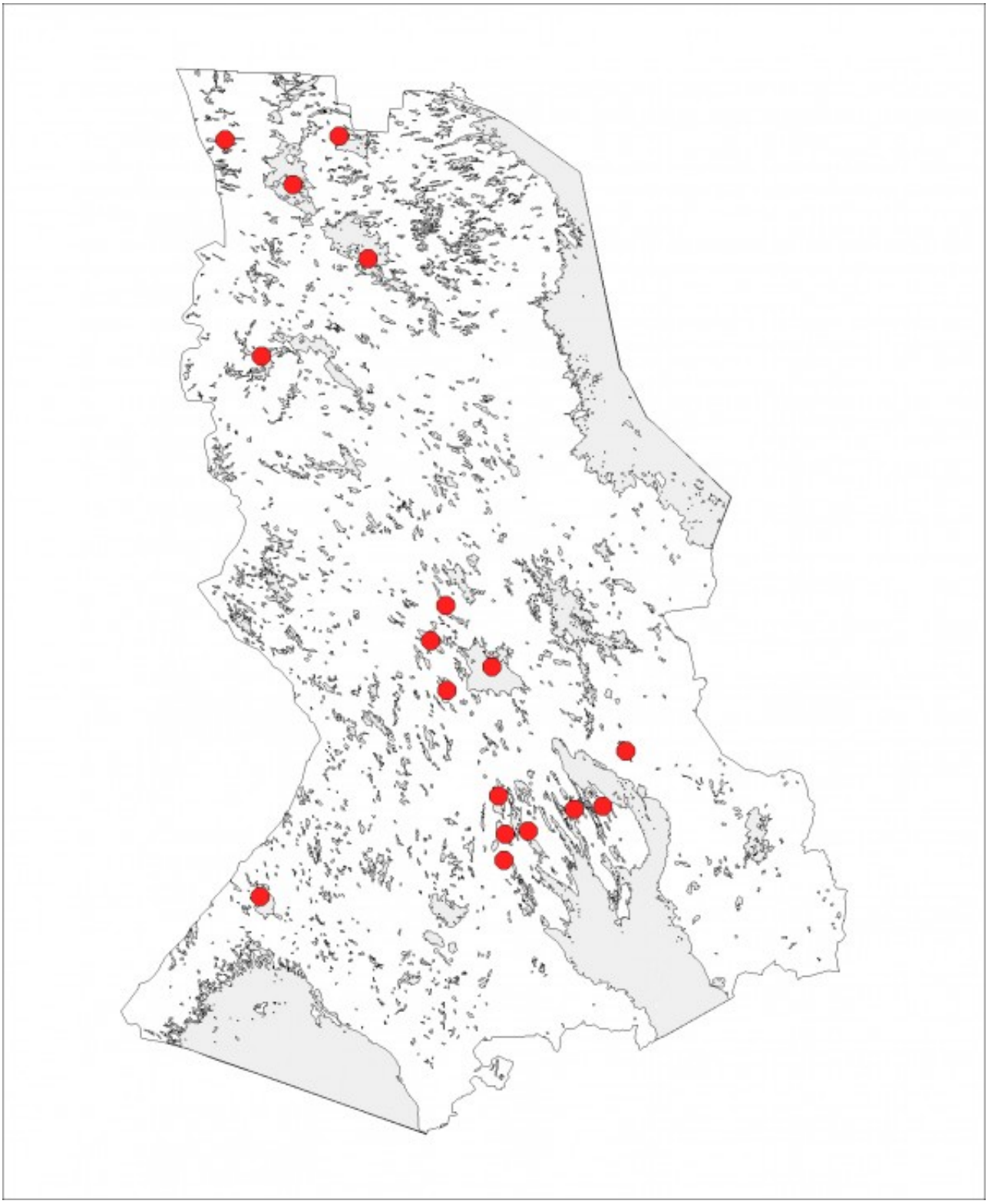


Рис. 3. Расположение на карте Карелии озер, в которых встречаются реликтовые ракообразные, с максимальными глубинами 40 м и более

Fig 3. The distribution of lakes with a maximum depth of 40 m or more where relic crustaceans were found

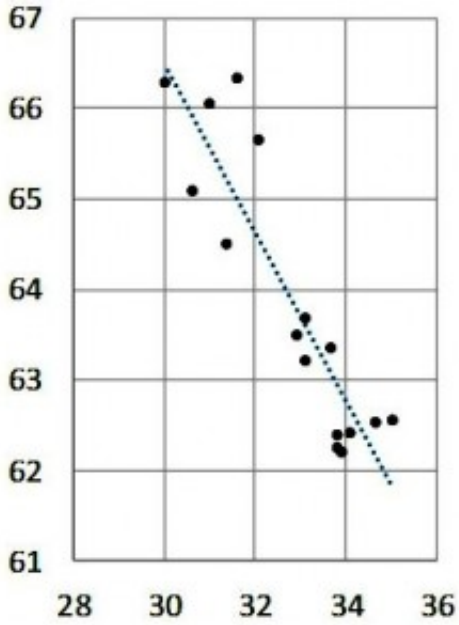


Рис. 4. Анализ пространственного распределения озер с максимальными глубинами 40 м и более (по оси абсцисс – долгота; по оси ординат – широта)

Fig 4. Analysis of the spatial distribution of lakes with a maximum depth of 40 m or more (on the horizontal axis – longitude, the vertical axis – latitude)

Подобный анализ был сделан для менее глубоких озер, максимальные глубины которых варьируют от 30 до 40 м, где встречаются реликтовые рачки (рис. 5, 6). Эти озера также ориентированы вдоль оси северо-западного простирания, однако их расположение не так жестко привязано к оси, о чем свидетельствует меньший по абсолютному значению коэффициент корреляции между значениями широты и долготы каждого озера (-0.74).

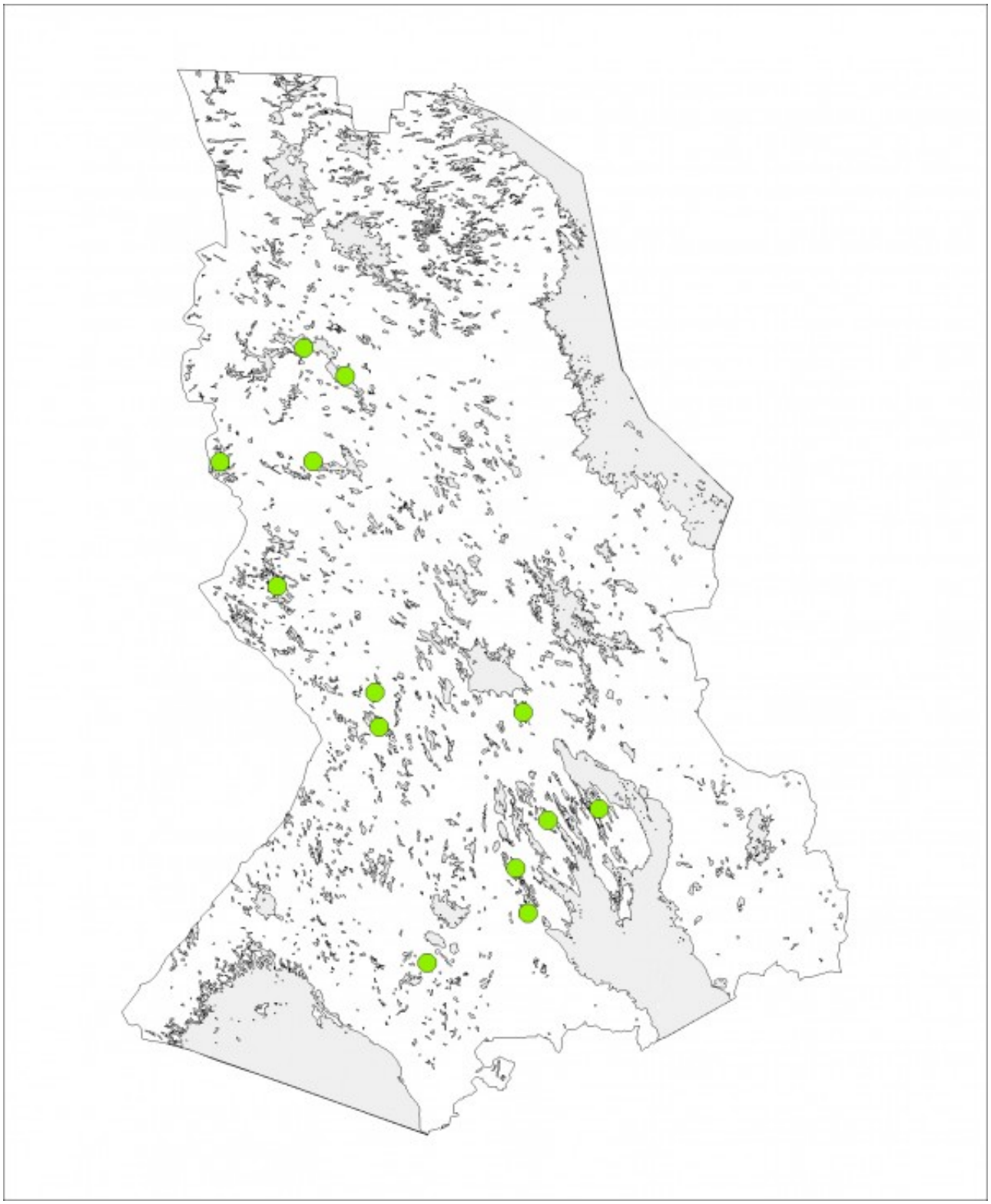


Рис. 5. Расположение на карте Карелии озер, в которых встречаются реликтовые ракообразные, с максимальными глубинами от 30 до 40 м

Fig 5. The distribution of lakes with the maximum depth of 30 to 40 m in Karelia where relict crustaceans were found

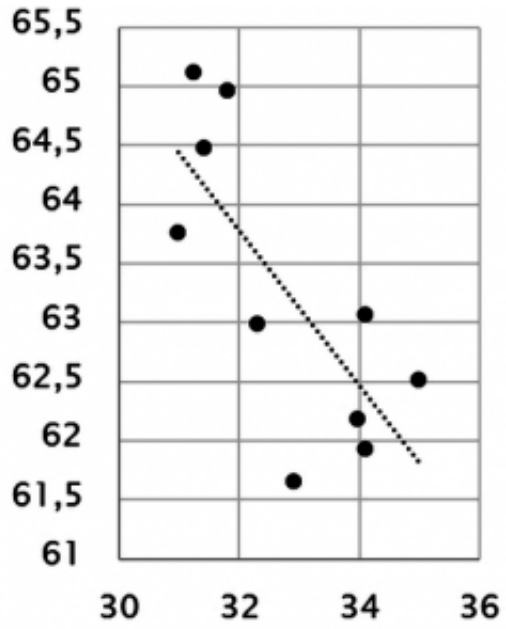


Рис. 6. Анализ пространственного распределения озер с максимальными глубинами от 30 до 40 м (по оси абсцисс – долгота; по оси ординат – широта)

Fig 6. Analysis of the spatial distribution of lakes with the maximum depth of 30 to 40 m (on the horizontal axis – longitude, the vertical axis – latitude)

Представляло интерес рассмотреть расположение других исследованных озер Карелии с меньшими глубинами, в которых отсутствуют реликтовых ракообразные Оказалось, что озера с максимальными глубинами от 10 до25 ми особенно с максимальными глубинами менее10 мникак не связаны с осью северо-западного простирания, к которой приурочены наиболее глубокие озера Карелии. Коэффициент корреляции между географическими координатами озер с максимальными глубинами от до 10 до25 мсоставил -0, 21 (рис. 7). Коэффициент корреляции между координатами озер с максимальными глубинами10 ми менее оказался равен -0,02 (рис. 8).

Таким образом, статистический анализ связей между географическим положением наиболее глубоких озер Карелии (в настоящем случае при анализе их было всего 17 – Паанаярви, Пяозеро, Топозеро, Тикшозеро, Селецкое, Ладмозеро, Сегозеро, Маслозеро, Мунозеро, Путкозеро, Верхнее Куйто, Нюк, Елмозеро, Пертозеро, Урозеро, Сундозеро и Сандал) позволил установить, что эти водоемы образуют единую пространственную структуру. Сопоставление результатов проведенного анализа и данных по тектонике Карелии (Лукашов, 2004) показало, что ось, вдоль которой ориентировано расположение наиболее глубоких озер Карелии (см. рис. 4) весьма точно приурочена к Центрально-Карельской зоне дифференцированных движений (ЦКД), разграничивающей крупные блоки земной коры с различной направленностью и интенсивностью движений. Эта зона активных разломов имеет северо-западное простирание (рис. 9). Именно в районе Центрально-Карельской зоны располагаются все водоемы, где встречаются реликтовые ракообразные (см. рис. 2).

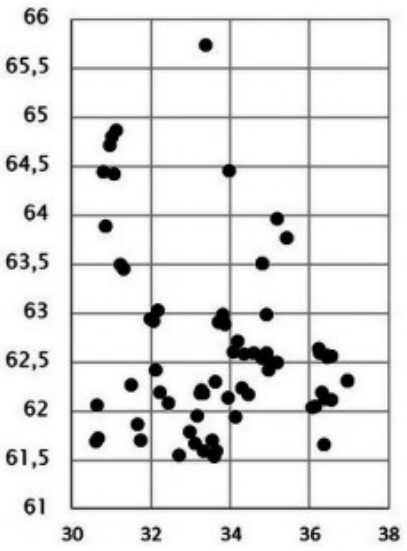


Рис. 7. Анализ пространственного распределения озер с максимальными глубинами от 10 до 25 м (по оси абсцисс – долгота; по оси ординат – широта)

Fig 7. Analysis of the spatial distribution of lakes with the maximum depth of 10 to 25 m (on the horizontal axis – longitude, the vertical axis – latitude)

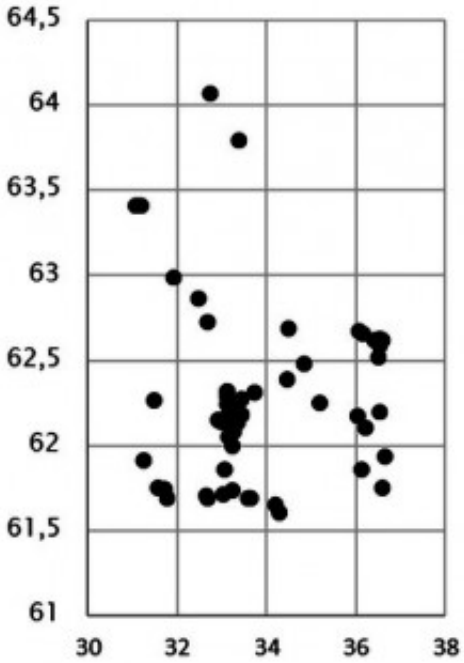


Рис. 8. Анализ пространственного распределения озер с максимальными глубинами 10 м и менее (по оси абсцисс – долгота; по оси ординат – широта)

Fig 8. Analysis of the spatial distribution of lakes with the maximum depth of 10 m and less (on the horizontal axis – longitude, the vertical axis – latitude)

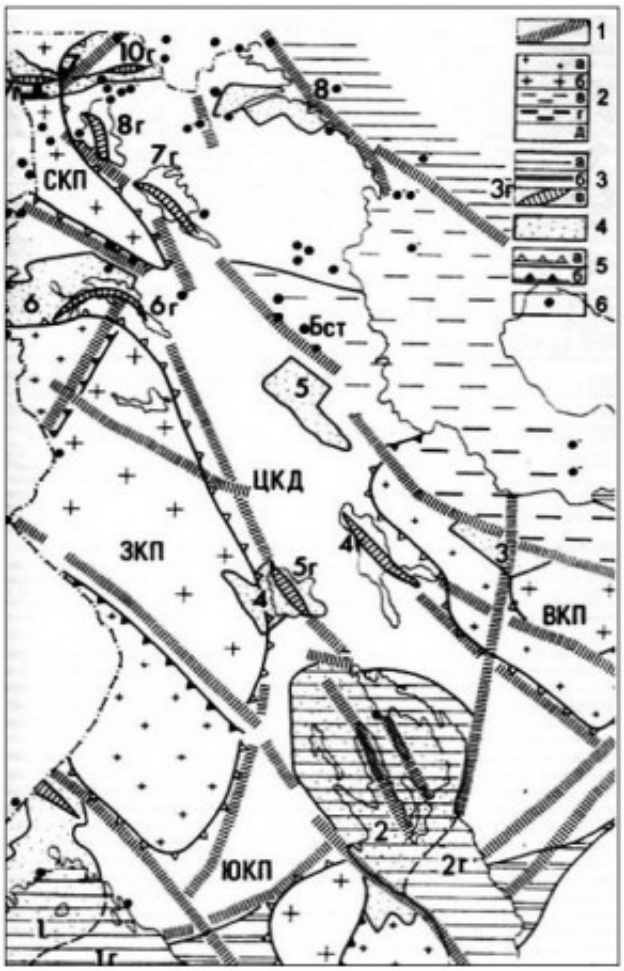


Рис. 9. Схема связи палеосейсмогенных структур с новейшим структурным планом (цит. по: Лукашов, 2004, с. 187). ЦКД – Центрально-Карельская зона дифференцированных движений

Fig 9. The scheme of the connection of paleoseismogenic structures with the latest structural plan (by: Lukashov, 2004, p. 187). CKD – Central-Karelian area of differentiated movements

Представители реликтовых ракообразных входят в состав глубоководного макробентоса Онежского озера. Доминирующим видом среди них является амфипода *Monoporeia affinis*, средние численность и биомасса которой в профундали Онежского озера составляют соответственно 830 экз./м^2 и 1.1 г/м^2 (Полякова, 1999).

Представляло интерес рассмотреть связи между географическим положением глубоководных озер Карелии, где встречаются реликтовые ракообразные, и расположением наиболее глубоких районов Онежского озера с глубинами 40–104 м (рис. 10). Статистический анализ данных показал, что глубинные районы Онежского озера тесно связаны с осью расположения глубоких озер. Об этом свидетельствует максимальная абсолютная величина коэффициента корреляции (-0.93) между географическими координатами глубоких озер и глубоководных районов Онежского озера (рис. 11).

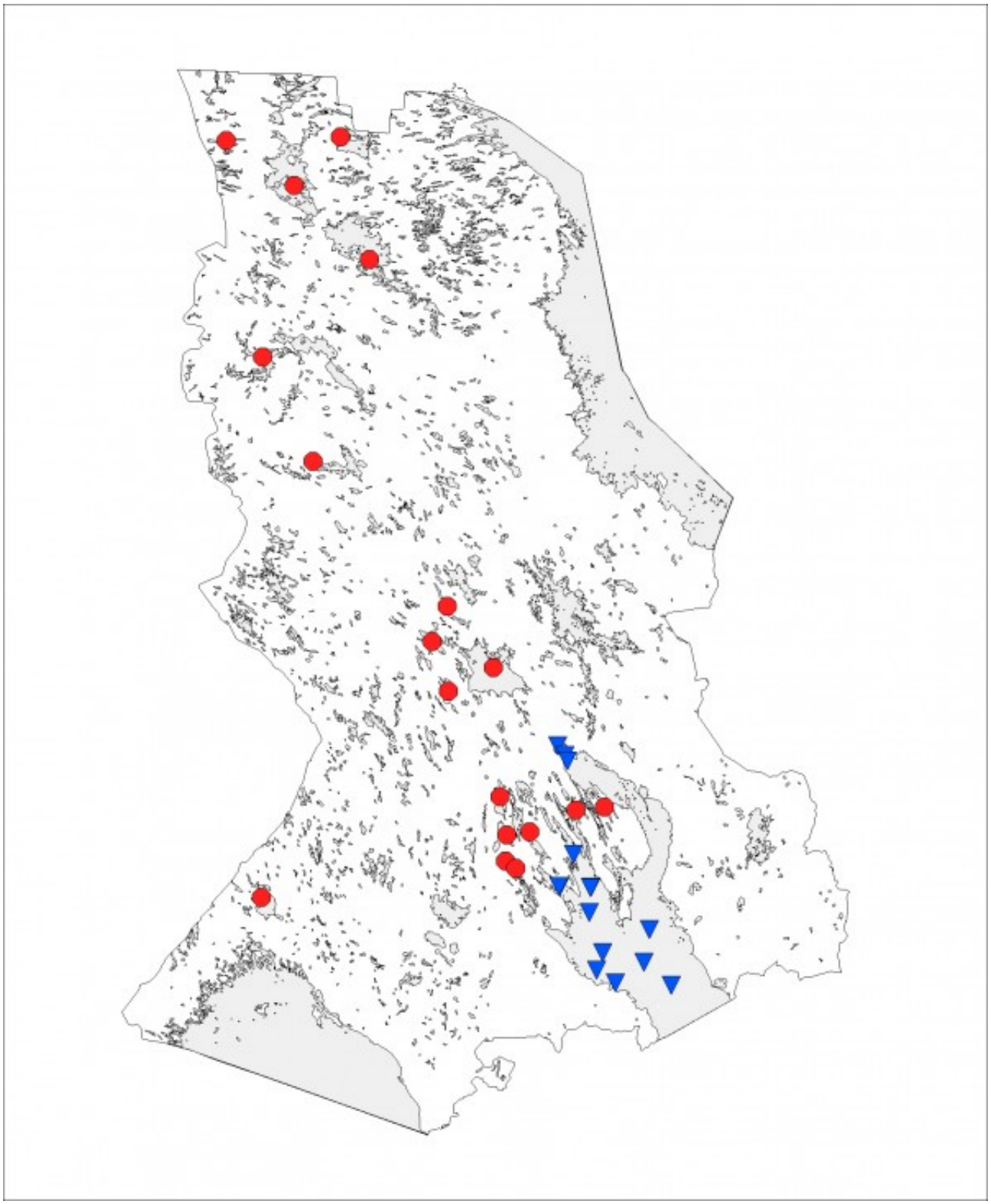


Рис. 10. Расположение на карте Карелии озер, в которых встречаются реликтовые ракообразные, с максимальными глубинами более 40 м, и наиболее глубоких участков Онежского озера

Fig 10. The distribution of lakes with a maximum depth of 40 m or more and the deepest areas of Lake Onego of Karelia where relict crustaceans were found

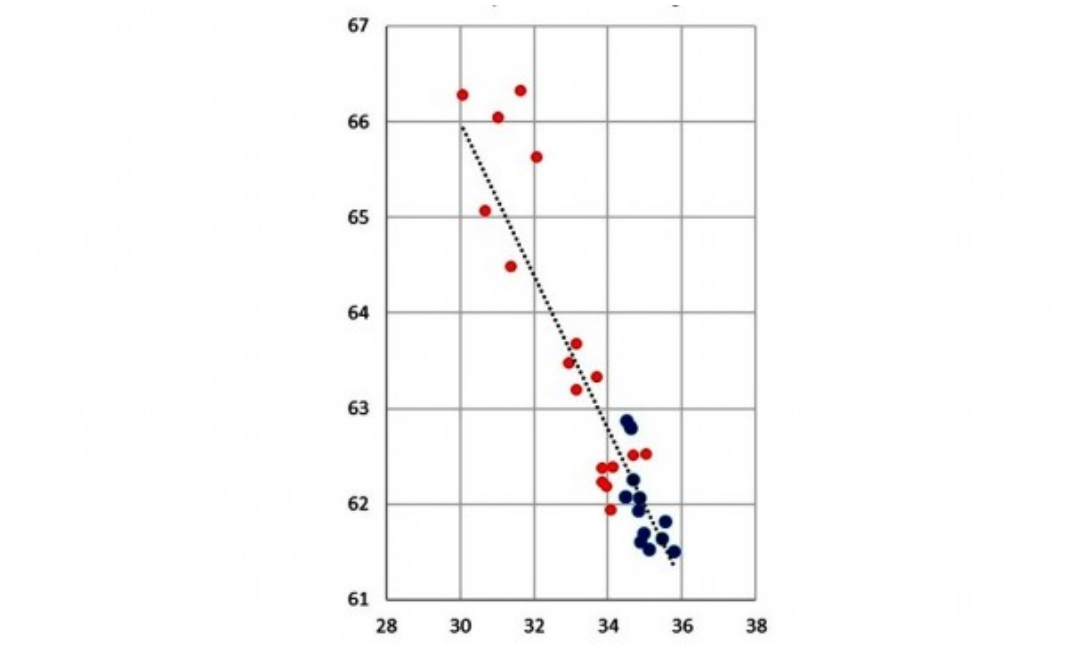


Рис. 11. Анализ пространственного распределения озер с максимальными глубинами более 40 м и наиболее глубоких участков Онежского озера (по оси абсцисс – долгота; по оси ординат – широта)

Fig 11. Analysis of the spatial distribution of lakes with a maximum depth of 40 m and more and the deepest areas of Lake Onego (on the horizontal axis – longitude, the vertical axis – latitude)

Согласно данным А. Д. Лукашова (2004), северная глубокая часть Онежского озера приурочена к зоне активного разлома (см. рис. 9). Таким образом, наиболее глубокие озера Карелии и профундальные участки Онежского озера отражают существование геологических структур, связанных с тектоническими движениями земной коры.

Для того, чтобы выполнить оценку достоверности связей между характером расположения наиболее глубоких озер Карелии и Центрально-Карельской зоной разлома, с использованием ГИС-технологий (Коросов, Коросов, 2006), были реконструированы географические координаты линии ЦКД (см. рис. 9). Между показателями широты и долготы, отражающими ход линии ЦКД, было рассчитано уравнение регрессии:

$$Y = -0.982(\pm 0.0145) * X + 96.421(\pm 0.486), \quad (1)$$

где Y – значения широты, X – значения долготы.

Такое же уравнение было рассчитано для оси, вдоль которой располагаются наиболее глубокие озера Карелии (с максимальными глубинами более 40 м):

$$Y = -0.9523(\pm 0.116) * X + 95.091(\pm 3.822). \quad (2)$$

Различия между коэффициентами в этих уравнениях, соответственно, между свободными членами (96.421 и 95.091) и коэффициентами при аргументе (-0.982 и -0.952) недостоверны (при уровне значимости $p = 0.05$).

На рис. 12 представлено расположение наиболее глубоких озер Карелии, а также линий регрессии, рассчитанных согласно уравнениям (1) и (2).

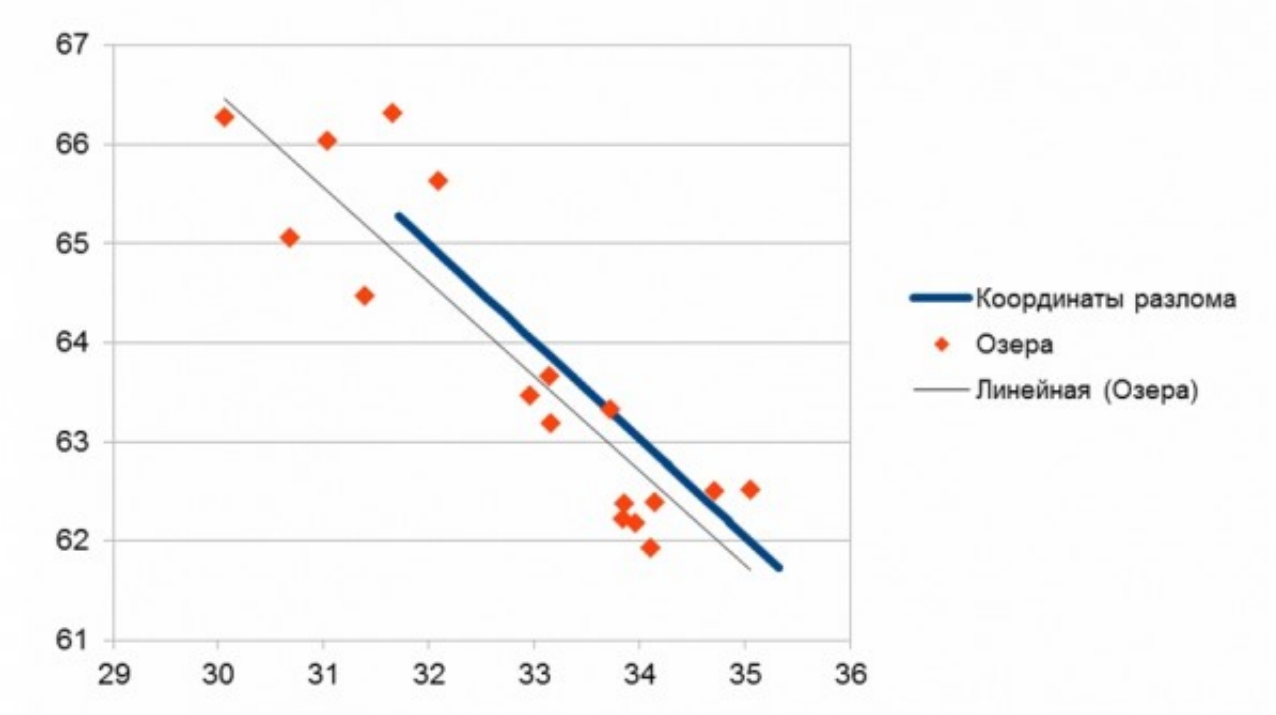


Рис. 12. Расположение наиболее глубоких озер Карелии (точки) и линий регрессии, рассчитанных согласно уравнениям (1), жирная синяя линия; (2), тонкая черная линия (по оси абсцисс – долгота; по оси ординат – широта)

Fig 12. The distribution of the deepest lakes of Karelia (points) and the regression lines, calculated according to equations (1) - bold blue line; (2) - thin black line; (on the horizontal axis – longitude, the vertical axis – latitude)

Таким образом, статистический анализ позволил получить доказательства достоверной связи между линией, вдоль которой расположены самые глубокие озера Карелии, и Центрально-Карельской зоной разлома.

Показатели развития реликтовых ракообразных в разных озерах Карелии заметно различаются. В основном большинстве озер показатели численности и биомассы невысокие и варьируют, соответственно, в пределах 22–703 экз./м^2 и 0.066–0.925 г/м^2 (табл. 1). Лишь в отдельных озерах (например, Путкозеро, Пертозеро и Мунозеро) показатели развития реликтовых рачков достигают высоких (более чем на порядок) значений: численность 1082–5240 экз./м^2 и биомасса 3.016–7.886 г/м^2.

Таблица 1. Максимальная глубина, сумма ионов, показатели численности и биомассы реликтовых рачков в озерах Карелии

Озеро	Максимальная глубина, м	Сумма ионов, мг/л	Численность реликтовых рачков, экз./м^2	Биомасса реликтовых рачков, г/м^2
Пяозеро*	49	27.3	703	0.925
Путкозеро*	42	86.2	5240	7.886
Маслозеро*	75	21.1	559	0.828
Пюхяярви*	26	36.1	33	0.089
Сегозеро*	103	19.1	22	0.066
Ладмозеро*	52	46.7	118	0.217
Пертозеро**	40	74.4	1082	-
Мунозеро*	50	97.8	1085	3.016

Примечание: * – данные по реликтовым ракообразным (Калинкина и др., 2015); ** – данные по численности *Monoporeia affinis* для оз. Пертозеро (Герд, 1949); прочерк – нет данных.

Наблюдаемые различия в показателях развития реликтовых ракообразных связаны с разной минерализацией воды в озерах. Наибольшие численность и биомасса наблюдаются в озерах Путкозеро, Пертозеро и Мунозеро, где минерализация воды достигает 74.4–97.8 мг/л. В других озерах минерализация составляет всего 19.1–46.7 мг/л и показатели реликтовой фауны здесь наименьшие (см.

табл. 1).

Повышенная минерализация воды в озерах Пертозеро и Мунозеро связана с особенностями питающих эти водоемы подземных вод в пределах Онежской структуры. Высокая минерализация подземных вод определяет соответствующие показатели воды озер (Старцев, 1991). Повышенные значения суммы ионов в воде оз. Путкозеро объясняются геологическими особенностями Заонежского полуострова (где находится этот водоем) и, главным образом, наличием карбонатных пород (Лозовик и др., 2005). Следовательно, низкая минерализация воды в большинстве глубоких озер Карелии (в том числе в Онежском озере) лимитирует развитие реликтовых ракообразных, что указывает на незавершенность процессов адаптации реликтовых ракообразных морского происхождения к условиям существования в ультрапресных водоемах Фенноскандии.

Обсуждение

Наиболее глубоководные озера Карелии располагаются в северной ее части, формируя четко выраженную зону северо-западного простирания. Установлено, что ось, вдоль которой располагаются наиболее глубокие озера, совпадает с Центрально-Карельской зоной разломов. На дне глубоководных озер обитают представители реликтовой фауны, проникшие в водоемы Карелии из приледниковых озер около 10000–12000 лет назад. Происхождение реликтовых ракообразных, связанное с арктическими морями (за исключением вида *Pallasea quadrispinosa*, имеющего пресноводное происхождение), обусловило особенности оптимумов их обитания: низкие значения температуры и повышенное содержание в воде солей. Таким образом, существование реликтовых ракообразных в водоемах Карелии ограничено температурным фактором и минерализацией воды.

Заключение

1. Анализ распределения на территории Карелии глубоководных озер показал, что их расположение приурочено к Центрально-Карельской зоне активных разломов, которая имеет северо-западное простирание. Получены статистические доказательства достоверности связи между зоной расположения глубоководных озер и Центрально-Карельской зоной разломов.
2. Встречаемость в глубоких озерах Карелии реликтовых ракообразных объясняется низкой температурой придонных слоев воды в летний период.
3. Наибольшие показатели численности и биомассы реликтовых ракообразных наблюдаются в озерах с максимальной минерализацией воды (70–100 мг/л).

Библиография

Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных [Processes of ion regulation in freshwater fish and invertebrates]. М.: Наука, 2000. 216 с.

Герд С. В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии [Benthos biocenosis of large lakes of Karelia]. Петрозаводск: Изд-во Карело-Финского госуниверситета, 1949. 197 с.

Гордеев О. Н. Высшие ракообразные озер Карелии [Crustaceans of Karelian lakes] // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л.: Наука, 1965. С. 153–171.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии: введение в статистический анализ биологических явлений и процессов [Fundamentals of biometrics: introduction to the statistical analysis of biological phenomena and processes]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1992. 168 с.

Калинкина Н. М., Сярки М. Т., Рябинкин А. В., Шелехова Т. С. Абиотические факторы развития биоты в водоемах Карелии [Abiotic factors of biota development in water bodies of Karelia] // Моря, озера и трансграничные водосборы России, Финляндии и Эстонии: Лекции научных сотрудников, преподавателей и молодых ученых для вузов (по докладам Международной молодежной школы-конференции). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2015. С. 56–74.

Кауфман З. С. Некоторые вопросы формирования фауны Онежского и Ладожского озер [Some questions of formation of Onego and Ladoga lakes fauna] // Труды КарНЦ РАН. Водные проблемы Севера и пути их решения. 2011. № 4. С. 64–76.

Коросов А. В., Коросов А. А. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии [Techniques of GIS application in ecology]. Петрозаводск, 2006. 186 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон [Zooplankton] // Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 51–53.

Лозовик П. А., Басов М. И., Зобков М. Б. Поверхностные воды Заонежского полуострова. Химический состав воды [Surface water of Zaonezhskoe Peninsula. Water chemistry] // Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2005. С. 35–46.

Лозовик П. А., Сабылина А. В., Рыжаков А. В. Химический состав озерных вод [The chemical composition of lake water] // Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 30–36.

Лукашов А. Д. Геодинамика новейшего времени [Geodynamics of modern times] // Глубинное строение и сейсмичность Карельского региона и его обрамления / Под ред. Н. В. Шарова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. С. 150–192.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция [Guidelines for the collection and estimation of materials in hydrobiological studies in freshwater. Zoobenthos and its products]. Л., 1984. 52 с.

Озера Карелии. Справочник [Lakes of Karelia. Handbook] / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. 464 с.

Полякова Т. Н. Донные ценозы в условиях антропогенного эвтрофирования [Bottom cenoses under anthropogenic eutrophication] // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1999. С. 211–227.

Рябинкин А. В., Полякова Т. Н. Макрозообентос [Macrozoobenthos] // Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 54–55.

Рябинкин А. В., Полякова Т. Н., Павловский С. А. Макрозообентос водоемов охраняемых природных территорий [Macrozoobenthos of water bodies of protected areas] // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2003. С. 201–207.

Старцев Н. С. Гидрогеологические условия и подземный сток [Hydrogeological conditions and groundwater runoff] // Поверхностные воды озерно-речной системы Шуи в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: Карелия, 1991. С. 12–18.

Сущеня Л. М., Семенченко В. П., Вежновец В. В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных [Biology and products of glacial relict crustaceans]. Минск: Наука и техника, 1986. 160 с.

Тахтеев В. В. Очерки о бокоплавах озера Байкал (систематика, сравнительная экология, эволюция) [Essays on amphipods of Lake Baikal. Taxonomy, comparative ecology, evolution]. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. 355 с.

Филатов Н. Н., Литвиненко А. В., Потахин М. С. Гидрографические особенности водоемов [Hydrographic features of water bodies] // Озера Карелии. Справочник / Под ред. Н. Н. Филатова, В. И. Кухарева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. С. 15–21.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность Т. С. Шелеховой за ценные консультации по вопросам геологического строения карельского региона; А. А. Коросову, который выполнил реконструкцию географических координат Центрально-Карельской зоны активных разломов, а также М. Т. Сярки за

помощь при подготовке иллюстраций (карт Карелии) к статье.

Distribution of relic crustaceans in the deep lakes of Karelia in connection with geological features of the region

KALINKINA Nataliya

Northern Water Problems Institute, KRC RAN, kalina@nwpi.krc.karelia.ru

Keywords:
Karelia
deep lakes
relic crustaceans
tectonics
active faults
water mineralization.

Summary:
The geographical location of deep-water lakes in Karelia was analyzed using the correlation and regression analysis methods. It was shown that the position of lakes is confined to the Central Karelian zone of active faults extending to the northwest. The connection between the deep-water lakes location and Central Karelian fault zone was confirmed statistically. In deep lakes of Karelia there exist relic crustaceans, that is associated with low temperature in bottom water layers in the summer. The greatest abundance and biomass of relict crustaceans occur in lakes with maximum mineralization (70-100 mg/l). Low mineralization of water (less than 47 mg / l) is the factor limiting the development of relict crustaceans in the lakes of Karelia.

References

Vinogradov G. A. Processes of ion regulation in freshwater fish and invertebrates. M.: Nauka, 2000. 216 p.

Gerd S. V. Benthos biocenosis of large lakes of Karelia. Petrozavodsk: Izd-vo Karelo-Finskogo gosuniversiteta, 1949. 197 p.

Gordeev O. N. Crustaceans of Karelian lakes, Fauna ozer Karelii. Bespozvonochnye. M.; L.: Nauka, 1965. P. 153–171.

Ivanter E. V. Korosov A. V. Fundamentals of biometrics: introduction to the statistical analysis of biological phenomena and processes. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 1992. 168 p.

Kalinkina N. M. Syarki M. T. Ryabinkin A. V. Shelehova T. S. Abiotic factors of biota development in water bodies of Karelia, Morya, ozera i transgranichnye vodosbory Rossii, Finlyandii i Estonii: Lekcii nauchnyh sotrudnikov, prepodavateley i molodyh uchenyh dlya vuzov (po dokladam Mezhdunarodnoy molodezhnoy shkoly-konferencii). Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2015. P. 56–74.

Kaufman Z. S. Some questions of formation of Onego and Ladoga lakes fauna, Trudy KarNC RAN. Vodnye problemy Severa i puti ih resheniya. 2011. No. 4. P. 64–76.

Korosov A. V. Korosov A. A. Techniques of GIS application in ecology. Petrozavodsk, 2006. 186 p.

Kulikova T. P. Zooplankton, Ozera Karelii. Spravochnik, Pod red. N. N. Filatova, V. I. Kuhareva. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2013. P. 51–53.

Lozovik P. A. Basov M. I. Zobkov M. B. Surface water of Zaonezhskoe Peninsula. Water chemistry, Ekologicheskie problemy osvoeniya mestorozhdeniya Srednyaya Padma. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2005. P. 35–46.

Lozovik P. A. Sabylina A. V. Ryzhakov A. V. The chemical composition of lake water, Ozera Karelii. Spravochnik, Pod red. N. N. Filatova, V. I. Kuhareva. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2013. P. 30–36.

Lukashov A. D. Geodynamics of modern times, Glubinnoe stroenie i seysmichnost' Karel'skogo regiona i ego obramleniya, Pod red. N. V. Sharova. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2004. P. 150–192.

Guidelines for the collection and estimation of materials in hydrobiological studies in freshwater. Zoobenthos and its products. L., 1984. 52 p.

Lakes of Karelia. Handbook, Pod red. N. N. Filatova, V. I. Kuhareva. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2013. 464 p.

Polyakova T. N. Bottom cenoses under anthropogenic eutrophication, Onezhskoe ozero. Ekologicheskie problemy. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1999. P. 211–227.

Ryabinkin A. V. Polyakova T. N. Macrozoobenthos, Ozera Karelii. Spravochnik, Pod red. N. N. Filatova, V. I. Kuhareva. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2013. P. 54–55.

Ryabinkin A. V. Polyakova T. N. Pavlovskiy S. A. Macrozoobenthos of water bodies of protected areas, Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobschestva, vidy. Petrozavodsk: Izd-vo KarNC RAN, 2003. P. 201–207.

Starcev N. S. Hydrogeological conditions and groundwater runoff, Poverhnostnye vody ozerno-rechnoy sistemy Shui v usloviyah antropogennogo vozdeystviya. Petrozavodsk: Kareliya, 1991. P. 12–18.

Suschenya L. M. Semenchenko V. P. Vezhnovec V. V. Biology and products of glacial relict crustaceans. Minsk: Nauka i tehnika, 1986. 160 p.

Tahteev V. V. Essays on amphipods of Lake Baikal. Taxonomy, comparative ecology, evolution. Irkutsk: Izd-vo Irkut. un-ta, 2000. 355 p.

Filatov N. N. Litvinenko A. V. Potahin M. S. Hydrographic features of water bodies, Ozera Karelii. Spravochnik, Pod red. N. N. Filatova, V. I. Kuhareva. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2013. P. 15–21.

Кищенко И. Т. Лиственница сибирская на западной границе ареала // Принципы экологии. 2015. № 2. С. 55–65.
DOI: 10.15393/j1.art.2015.4142

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

УДК УДК 630.182

Лиственница сибирская на западной границе ареала

КИЩЕНКО Иван Тарасович

Петрозаводский государственный университет, ivanki@karelia.ru

Ключевые слова:
Водлозерский национальный парк
особо охраняемые природные территории
рост
развитие
продуктивность
лиственница сибирская

Аннотация:
Изучение лиственницы сибирской проводили на западной границе ее ареала − в средней Карелии, на территории Водлозерского национального парка. Установлено, что лиственница сибирская произрастает только на моренных грядах в ассоциациях зеленомошной группы типов леса. Здесь она образует смешанные древостои с участием ели европейской, сосны обыкновенной, реже – березы повислой и осины. Эти древостои характеризуются высокими полнотой, запасом древесины и классом бонитета. Деревья лиственницы сибирской отличаются высоким возрастом (130 лет и более). Максимальная высота и диаметр ствола достигают соответственно 40 м и 66 см.
У деревьев, растущих в подножии моренных гряд, в последние полвека ростовые процессы почти полностью прекратились, и многие из них начали суховершинить. Возможно, это явление связано с искусственным поднятием уровня воды в озере более полувека назад, что отразилось на гидрологическом режиме прибрежных фитоценозов, вызвав переувлажнение почвы и, как следствие, снижение интенсивности ростовых процессов у мезофитов.
В вертикальном строении фитоценозов с участием лиственницы сибирской формируется до 4 растительных ярусов: 1-й и 2-й ярусы древостоя; 3-й ярус – травяно-кустарничковый; 4-й ярус – моховой. Последние два яруса, как правило, развиты весьма умеренно, флористически бедны и отличаются сильной мозаичностью. Подлеска нет. Благонадежный подрост хвойных пород полностью отсутствует. Возобновление лиственницы сибирской прекратилось 50–60 лет назад.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: С. А. Корчагов

Получена: 21 апреля 2015 года Опубликована: 12 июля 2015 года

Введение

Род Лиственница (*Larix* Mill.) объединяет 20 видов летнезеленых хвойных деревьев, распространенных в Европе, Азии, Северной Америке. На территории России произрастают 6 аборигенных видов лиственницы.

Надо отметить, что ряд авторов (Дылис, 1961; Лантратова, 1991) выделяют из вида лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) как самостоятельный вид с названием лиственница Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis) лиственницу, произрастающую на северо-востоке европейской части России, на Урале и

к западу от р. Оби. Другие авторы (Кравченко, 2007) присваивают этому виду название лиственницы архангельской (*L. archangelica* (Laws.)). Тем не менее вопрос о таксономической принадлежности лиственницы Сукачева до сих пор остается открытым (Прожерина, Наквасина, 2008).

Представители рода Лиственница наряду с родами Сосна и Ель относятся к наиболее распространенным на Земле хвойным видам. Сменяя друг друга, виды Лиственницы создают в северном полушарии почти сплошной ареал, совпадающий с границами таежной зоны. Лиственница образует северную границу леса в северном полушарии земного шара (Тихомиров и др., 1961; Букштынов и др., 1981; Бобкова, 1987).

Лиственница сибирская − бореальный восточно-европейско-сибирский вид. Ареал ее обширен − Урал, Западная Сибирь, Алтай, Саяны, Китай, северо-запад Монголии (Дылис, 1961; Бобров, 1987). В горах лиственница сибирская поднимается до верхней границы леса (2200−2400 м над уровнем моря). Поэтому лиственничные леса имеют огромное биосферное значение.

В Архангельской области лиственничные леса встречаются на востоке, на р. Пинеге и в Вельском районе. На западе Архангельской области лиственница сибирская в виде примеси доходит до р. Онеги и оз. Лача (Красная книга Архангельской области, 1995; Беляев, Неверов, 2011).

Лиственница сибирская − господствующая порода светлохвойной тайги. Она образует чистые и смешанные насаждения с сосной обыкновенной, елью сибирской, сосной сибирской и видами Пихты. К западу от Урала лиственница сибирская обычно встречается как примесь в темнохвойных и сосновых лесах.

Лиственница сибирская − красивое стройное высокое листопадное дерево высотой 25−45 м, с диаметром ствола 80−100 см и высоко поднятой конусовидной или цилиндрической кроной (Гроздова и др., 1986; Крюссман, 1987; Булыгин, 1991; Наквасина и др., 2008). Корневая система стержневая, разветвленная, глубокая, с хорошо развитым главным корнем. Лиственница сибирская − морозостойкая, засухоустойчивая, светолюбивая древесная порода, малотребовательная к почвам (Стахейко, 1962). По данным архангельских ученых (Красная книга Архангельской области, 1995; Беляев, Неверов, 2011), на севере России лиственница сибирская приурочена к местам выхода известняков, гипсов и других карбонатных пород. Она первой заселяет пожарища и вырубки, устойчива к дыму и газам, а также пожароустойчива. Семеношение у лиственницы сибирской происходит ежегодно, начиная с 7−10 лет (Стахейко, 1962; Красная книга Республики Карелия, 1985), по другим источникам (Лесная энциклопедия, 1986) − с 15−25 лет. Возобновляется самосевом на открытых, хорошо освещенных местах.

Лиственница сибирская относится к числу быстрорастущих видов, при этом наиболее интенсивный рост деревьев наблюдается до 80−100 лет. В благоприятных условиях роста лиственничные древостои формируют большие запасы древесины − 600−700 куб. м на 1 га (Букштынов и др., 1981).

Древесина лиственницы ядровая, обладает хорошими механическими свойствами, твердая, тяжелая, устойчива к гниению даже в самых неблагоприятных условиях (Беляев, Неверов, 2011). Быстрый рост, красивая крона, высокая устойчивость к неблагоприятным факторам среды способствуют широкому использованию лиственницы сибирской в зеленом строительстве.

На территории Карелии естественные древостои лиственницы сибирской находятся только в Пудожском районе, при этом по северо-восточному берегу оз. Водлозера проходит северо-западная граница ее ареала. Сведения о произрастании здесь лиственницы сибирской известны с прошлого века (Цинзерлинг, 1934). Изучение лиственницы сибирской в Карелии проводилось рядом авторов (Козубов, 1974; Тренин, 1986; Лантратова, 1991; Кравченко, 1995).

В Красной книге Карелии лиственница сибирская отнесена к 4-й категории охраны, т. е. к видам с неопределенным статусом, сведений о которых недостаточно для точной оценки категории редкости (Красная книга Республики Карелия, 2007). А. В. Кравченко (1995) относит лиственницу сибирскую во флоре Водлозерского национального парка к регионально редким видам.

В Красную книгу Архангельской области лиственница сибирская включена как редкий вид, находящийся на западном пределе распространения и нуждающийся в охране на территории области (Красная книга Архангельской области, 1995). По данным Е. Н. Кукушкина (1995), расселению лиственницы сибирской с востока на запад препятствовали сплошные еловые леса, под пологом которых низкая освещенность отрицательно влияла на ее возобновление и рост.

В Водлозерском национальном парке лиственница сибирская встречается главным образом около оз. Водлозера в сосняках и ельниках зеленомошной группы типов леса. Общая площадь таких древостоев на территории парка составляет 1930 га (Кукушкин, 1995). Детальные научные

исследования состояния лиственницы сибирской здесь до сих пор не проводились. Между тем результаты таких исследований могут помочь решить проблему восстановления лиственничных лесов не только на территории Водлозерского национального парка, но и на всем Северо-Западе России.

Цель исследований – изучить состояние популяции лиственницы сибирской на западном пределе своего ареала, а именно на территории Водлозерского национального парка Республики Карелия.

Материалы

Исследования проводили в средней Карелии на территории Водлозерского национального парка (средняя подзона тайги, 62°36' с. ш., 36°98' в. д.). Согласно плану лесонасаждений Водлозерского лесничества, лиственница сибирская встречается в основном в прибрежных лесах восточной части оз. Водлозера на водосборах рек Тонда и Сухая Водла до залива Пигалахта. Поэтому в качестве объекта исследований были выбраны лесные массивы центральной части этого района, а именно − в 2 км севернее и южнее истока р. Сухая Водла и 2 км вниз по ее течению.

Методы

Вначале проводили маршрутные рекогносцировочные геоботанические исследования с целью выявления основных закономерностей распределения растительного покрова. Стационарные исследования территории заключались в заложении постоянных пробных площадей в древостоях с участием деревьев лиственницы сибирской разного возраста в различных типах леса по общепринятой методике (Программа..., 1966). Всего заложено 7 пробных площадей.

Таксационную характеристику древостоев рассчитывали согласно указаниям Н. П. Анучина (1982) с использованием соответствующих таблиц (Захаров и др., 1962; Козловский, Павлов, 1967). На каждой пробной площади закладывали постоянную геоботаническую площадку (площадью 40 м^2), где описывали живой напочвенный покров (Полевая геоботаника, 1976). Для биомониторинга выбирали модельные деревья лиственницы сибирской (1−2 дерева на каждую 2-см ступень толщины), у которых измеряли диаметр и высоту ствола, а также отбирали керны ствола.

Результаты

Проведение таксации древостоев и геоботанического описания на пробных площадях выявило их следующие характеристики (таблица).

Таблица. Таксационная характеристика древостоев

№ п/п	Тип леса	Состав пород	Порода	Возраст лет	Высота м	Диаметр см	Число стволов на 1 га шт.	Полнота по породам
1	Сосняк черничный	$7С_{70}1Е_{69}1Л_{110}1Ос_{40}$	С	70	22.5	21	969	0.95
			Е	69	22.5	20.5	200	0.19
			Л	110	22	21.5	150	0.15
			Ос	40	22	21	100	0.15
			Б	40	14	12	50	0.06
2	Лиственнично-еловый кисличный	$5Л_{187}4Е_{150}1Е_{50}$	Л	187	28	34	100	0.59
			Е	150	28	34	126	0.44
			Е	50	13	15	261	0.16
3	Осиново-еловый чернично-кисличный	$4Ос_{98}4Е_{163}2Л_{245}Е_{60}$ед.Е	Ос	98	30	61	192	0.46
			Е	163	26	34	462	0.48
			Л	245	32.5	46	115	0.29
			Е	60	11	15	442	0.18
4	Елово-лиственничный чернично-кисличный	$4Е_{205}4Л_{253}1С_{294}1Е_{44}$	Е	205	29	40	189	0.48
			Л	253	33	40	100	0.38
			С	294	27	41	37	0.13
			Е	44	14	13	132	0.03
5	Елово-сосновый черничный	$3С_{183}3Е_{66}2Е_{166}1Л_{140}1С_{77}+Б_{52}$	С	183	22	36	174	0.4
			Е	66	14	13	366	0.2
			Е	166	17	25	182	0.15
			Л	140	23	34	76	0.11
			С	77	15	17	394	0.18
			Б	52	17	15	106	0.06
6	Лиственнично-сосново-еловый чернично-разнотравный	$5Л_{164}2С_{93}2Е_{98}1Б_{52}+Ос_{152}$	Л	164	21	33	220	0.58
			С	93	15	19	230	0.26
			Е	98	14	23	180	0.34
			Б	52	17	14	220	0.19
			Ос	152	20	17	70	0.08

№ п/п	Тип леса	Порода	Общая полнота	Запас по породам м³	Общий запас м³	Текущий прирост по породам м³	Общий текущий прирост м³	Класс бонитета
1	Сосняк черничный	С	1.5	332	518	4.7	7.8	I
		Е		67		1.1		I
		Л		54		0.3		III
		Ос		49		1.3		I
		Б		16		0.4		II
2	Лиственнично-еловый кисличный	Л	1.2	268	533	0.3	1.7	II
		Е		232		0.6		II
		Е		133		0.8		III
3	Осиново-еловый чернично-кисличный	Ос	1.4	243	635	0.6	2	I
		Е		227		0.8		II
		Л		141		0.1		I
		Е		24		0.5		IV
4	Елово-лиственничный чернично-кисличный	Е	1	266	637	0.9	2.8	II
		Л		257		0.1		I
		С		57		0.1		II
		Е		57		0.7		III
5	Елово-сосновый черничный	С	1.1	140	457	0.2	2.7	IV
		Е		115		0.9		IV
		Е		87		0.1		IV
		Л		63		0.1		III
		С		41		0.3		IV
		Б		11		0.1		III
6	Лиственнично-сосново-еловый чернично-разнотравный	Л	1.4	192	372	0.2	1.7	IV
		С		57		0.5		IV
		Е		64		0.3		V
		Б		36		0.2		III
		Ос		23		0.5		II

Пробная площадь № 1

Пробная площадь находится в 250 м южнее истока р. Сухая Водла. Она расположена на моренной гряде высотой около 4 м. Ярко выраженный микрорельеф образуют заросшие валуны до 0.5 м и валеж. В 1998 г. прошел ветровал сосны обыкновенной и ели европейской (60 шт./га). Около 50 лет назад проведена выборочная рубка, о чем свидетельствуют оставшиеся после нее пни (150 шт./га, D = 26–40 см). Следов пожара не обнаружено.

Тип леса – сосняк черничный. В вертикальном строении фитоценоза можно выделить 2 яруса древостоя, травяно-кустарничковый и моховой. Состав смешанного древостоя – $7С_{70}1Е_{69}1Л_{110}1Ос_{40}$. Сомкнутость полога – 0.9. Первый ярус древостоя хорошо выражен (22.0–22.5 м) и представлен приспевающей сосной обыкновенной и елью европейской, спелой лиственницей сибирской и осиной.

Средний диаметр пород первого яруса одинаков – 20.5–21.5 см. Наибольшая густота (969 шт./га) и запас древесины (332 м^3/га) отмечены для сосны обыкновенной, для других пород эти показатели меньше в 5–6 раз. Общие полнота, запас и текущий прирост древесины достигают соответственно 1.5, 518 м^3/га и 7.8 м^3/га. Класс бонитета для сосны обыкновенной, ели европейской и осины – I, для березы повислой – II, для лиственницы сибирской – III.

Подлеска нет. Единично встречаются можжевельник обыкновенный и рябина обыкновенная. Благонадежный подрост отсутствует. Редкий подрост ели европейской представлен двумя поколениями: высотой 6–8 м и высотой до 1 м.

В травяно-кустарничковом ярусе обильно произрастает черника миртолистная (проективное

покрытие 40 %). Довольно много линнеи северной (10 %) и майника двулистного (15 %). Редко встречаются брусника и овсяница красная (2–5 %), единично или редко – кислица обыкновенная, золотая розга и чина весенняя.

В моховом ярусе плеурозиум Шребера преобладает (50 %) над гилокомиумом блестящим (10 %).

Внеярусная растительность (уснея густобородая и пармелия козлиная) поднимается по стволам сосны обыкновенной на высоту до 3–4 м, по стволам лиственницы сибирской – до 10–12 м.

Пробная площадь № 2

Пробная площадь расположена в 400 м севернее истока р. Сухая Водла на моренных грядах высотой до 3 м. Микрорельеф формируется приствоповыми повышениями и валежом. Ветровал ели европейской (D = 18–30 см) составляет 80 шт./га. После подневольной выборочной рубки, проведенной около 50 лет назад, осталось 220 пней на 1 га (D = 28–40 см). Следов пожара не обнаружено.

Тип леса – лиственнично-еловый кисличный. В вертикальном строении фитоценоза можно выделить следующие ярусы: древостой (2 яруса), травяно-кустарничковый и моховой. Состав смешанного древостоя – $5Л_{187}4Е_{150}1Е_{50}$. Сомкнутость полога – 0.6. Первый ярус древостоя из перестойных лиственницы сибирской и ели европейской достигает 28 м, второй ярус из средневозрастной ели европейской – 13 м.

Средний диаметр деревьев первого яруса составляет 34 см, второго яруса – 15 см. Число стволов и запас древесины лиственницы сибирской и ели европейской примерно одинаковы – соответственно 100 шт./га и 268 м^3 и 126 шт./га и 232 м^3/га. Запас древесины средневозрастной ели европейской во втором ярусе составляет всего 133 м^3/га. Общая полнота, запас и текущий прирост древесины этого яруса достигают соответственно 1.2, 533 м^3/га и 1.7 м^3/га. Класс бонитета для деревьев первого яруса – II, второго яруса – III.

Подлесок и подрост отсутствуют.

Травяно-кустарничковый ярус отличается сильной мозаичностью и слабым развитием. Общее проективное покрытие около 40 %. Здесь присутствуют линнея северная и кислица обыкновенная (11–12 %), мало костяники, ландыша майского и подмаренника северного (2–3 %), единичен вейник седеющий.

В моховом ярусе очень много плеурозиума Шребера (70 %), гилокомиума блестящего значительно меньше (15 %).

Внеярусная растительность из уснеи густобородой и пармелии козлиной развита слабо.

Пробная площадь № 3

Пробная площадь находится в 600 м севернее истока р. Сухая Водла на моренной гряде высотой около 6 м. Микрорельеф формируется валежом (до 150 шт./га, D = 12–28 см). Выборочная рубка прошла около 50 лет назад: число пней 160 шт./га (D = 40–50 см). Следов пожара нет.

Тип леса – осиново-еловый чернично-кисличный. В вертикальном строении фитоценоза явно выражены 3 яруса: древостой, травяно-кустарничковый и моховой. Состав смешанного древостоя $4Ос_{98}4Е_{163}2Л_{245}Е_{60}$ед.Е. Сомкнутость полога – 0.65. Первый ярус древостоя хорошо выражен (высота 26.0–32.5 м) и составлен перестойными осиной, елью европейской и лиственницей сибирской.

Средний диаметр осины (98 лет) достигает 61 см, ели европейской (163 года) – 34 см, лиственницы сибирской (245 лет) – 46 см, ели европейской (60 лет) – 15 см. Число стволов и запас древесины осины составляют соответственно 192 шт./га и 243 м^3/га, ели европейской (163 года) – 462 шт./га и 227 м^3/га, лиственницы сибирской – 115 шт./га и 141 м^3/га. Общие полнота, запас и текущий прирост древесины составляют соответственно 1.4, 635 м^3/га и 2.0 м^3/га. Класс бонитета для деревьев первого яруса – I–II, второго яруса – III.

Редкий подлесок представлен рябиной обыкновенной и шиповником иглистым высотой 0.5 (1) м.

Редкий подрост ели европейской высотой до 1 м находится в хорошем состоянии (1000 шт./га).

В травяно-кустарничковом ярусе довольно много кислицы обыкновенной, черники миртолистной и майника двулистного (проективное покрытие по 10–15 %), мало брусники, линнеи северной, костяники и ландыша майского (5 %), очень мало – чины весенней.

В моховом покрове обилен плеурозиум Шребера (50 %), много гилокомиума блестящего (30 %), мало политриха можжевельниковидного (5 %).

Внеярусная растительность развита средне и представлена уснеей густобородой и пармелией козлиной.

Пробная площадь № 4

Пробная площадь заложена в 200 м западнее пробной площади № 3, в 250 м восточнее берега оз. Водлозера. Она расположены на вершине моренной гряды высотой до 8 м. Крутизна склона около 45°. По всему склону много сухостойной и усыхающей лиственницы сибирской с диаметром ствола от 20 до

50 см. Микрорельеф формируется валежом (100 шт./га, D = 20–40 см) и зарастающими пнями (200 шт./га, D = 20–52 см). Выборочная рубка прошла около 60 лет назад. Следов пожара нет.

Тип леса – елово-лиственный чернично-кисличный. В вертикальном строении фитоценоза можно выделить 4 яруса: древостой (2 яруса), травяно-кустарничковый и моховой. Состав смешанного древостоя – $4Е_{205}4Л_{253}1С_{294}1Е_{44}$. Сомкнутость полога – 0.7. В первый ярус входят перестойные ель европейская, лиственница сибирская и сосна обыкновенная высотой 27–33 м. Второй ярус из средневозрастной ели европейской намного ниже – 14 м.

Средний диаметр деревьев первого яруса одинаков – 40–41 см, второго яруса – 13 см. Число стволов и запас древесины составляют у ели европейской (250 лет) соответственно 189 шт./га и 266 м^3/га, у лиственницы сибирской – 100 шт./га и 257 м^3/га, у сосны обыкновенной – 37 шт./га и 57 м^3/га, у ели европейской (44 года) – 132 шт./га и 57 м^3/га. Общие полнота, запас и текущий прирост древесины достигают соответственно 1.0, 637 м^3/га и 2.8 м^3/га. Класс бонитета для деревьев первого яруса – I–II, второго яруса – III.

В подлеске единично встречаются рябина обыкновенная и осина.

Подроста ели европейской высотой 0.3–1.0 м очень мало – около 500 шт./га. Кроме того, на пробной площади имеется загущенная группа ели европейской высотой 3–5 м на площади 75 м^2.

Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит – проективное покрытие 75 %. Основная доля приходится на чернику миртолистную (40 %) и кислицу обыкновенную (20 %). Брусники, майника двулистного, линнеи северной, овсяницы красной и ландыша майского довольно мало (по 5–10 %). Редко или единично встречаются чина весенняя, костяника, плаун годичный и золотая розга.

Моховой ярус из плеурозиума Шребера покрывает почву почти сплошь (95 %), единично встречается птилиум гребенчатый.

Эпифитные растения распространены незначительно.

Пробная площадь № 5

Пробная площадь заложена на восточном берегу первого острова от северного мыса залива оз. Водлозера, откуда вытекает р. Сухая Водла. Она находится на моренной гряде высотой около 4 м. Микрорельеф не выражен. Выборочная рубка незначительной интенсивности прошла около 40 лет назад (число пней 90 шт./га, D = 22–30 см). Пожара не было. Встречается сухостой лиственницы.

Тип леса – елово-сосновый черничный. В вертикальной структуре фитоценоза можно выделить 4 яруса: древостой (2 яруса), травяно-кустарничковый и моховой. Состав смешанного древостоя – $3С_{183}3Е_{66}2Е_{166}1Л_{140}1С_{77}+Б_{52}$. Сомкнутость полога – 0.75. В первый ярус входят перестойные сосна обыкновенная, ель европейская и лиственница сибирская высотой 22–23 м. Второй ярус высотой 14–17 м представлен средневозрастной елью европейской, сосной обыкновенной и березой повислой.

Число стволов и запас древесины деревьев первого яруса достигают 250 шт./га и 203 м^3/га, второго яруса – 986 шт./га и 254 м^3/га. Общие полнота, запас и текущий прирост древесины составляют соответственно 1.1, 457 м^3/га и 2.7 м^3/га. Класс бонитета для лиственницы сибирской и березы повислой – III, для других пород – IV.

В подлеске довольно много можжевельника обыкновенного (до 1 м высотой), редко встречается рябина обыкновенная (до 1 м).

Благонадежного елового подроста довольно много (2000 на 1 га). Он представлен двумя поколениями: первое 1–2 м, второе 2–5 м высотой.

Травяно-кустарничковый ярус характеризуется бедным составом (5 видов) и слабым развитием (проективное покрытие около 30 %). Здесь преобладают черника миртолистная (15 %) и линнея северная (10 %). Очень редки золотая розга, ландыш майский и вейник седеющий (2 %).

В моховом ярусе преобладает плеурозиум Шребера (25 %), изредка встречается гилокомиум блестящий (5 %).

Внеярусная растительность развита очень слабо.

Пробная площадь № 6

Пробная площадь находится на западной оконечности северного мыса залива оз. Водлозера, откуда вытекает р. Сухая Водла. Она расположена на моренной гряде высотой 7 м. Микрорельеф не выражен. В результате проведенной около 40 лет назад выборочной рубки слабой интенсивности имеются пни (D = 20–40 см) числом 100 шт./га. Следов пожара не обнаружено.

Тип леса – лиственнично-сосново-еловый чернично-разнотравный. В вертикальном строении фитоценоза выделяются 4 яруса: древостой (2 яруса), травяно-кустарниковый и моховой. Состав смешанного древостоя – $5Л_{164}2С_{93}2Е_{98}1Б_{52}+Ос_{152}$. Первый ярус из перестойной лиственницы сибирской и осины достигает в высоту 20–21 м, второй ярус из спелой осины, ели европейской и березы повислой –

14–17 м.

Средний диаметр лиственницы сибирской составляет 33 см, ели европейской и сосны обыкновенной – 19–23 см. При числе стволов 220 шт./га запас древесины лиственницы сибирской достигает 192 м^3/га. Число стволов всех остальных пород в 3–4 раза больше, а запас почти такой же. Общие полнота, запас и текущий прирост древесины достигают соответственно 1.4, 372 м^3/га и 1.7 м^3/га. Класс бонитета для лиственницы сибирской и сосны обыкновенной – IV, для ели европейской – V, для лиственных пород – II–III.

В подлеске очень много можжевельника обыкновенного высотой до 1 м, изредка встречаются ива козья, осина и шиповник иглистый. Подроста нет.

Травяно-кустарничковый ярус занимает 100 % площади. Здесь очень много черники миртолистной (проективное покрытие 80 %). Довольно мало костяники (10 %) и ландыша майского (5 %), мало брусники, линнеи северной, овсяницы овечьей и чины весенней (2–5 %).

Моховой ярус не выражен. Проективное покрытие плеурозиума Шребера составляет всего около 5 %.

Эпифитных лишайников почти нет.

Пробная площадь № 7

Пробная площадь расположена в 300 м севернее истока р. Сухая Водла. Она представляет собой равный участок слабого склона западной экспозиции, откуда около 25 лет назад был изъят верхний слой грунта для строительных работ на плотине. Территория бывшего карьера выровнена и активно заселяется древесной растительностью.

Общее проективное покрытие травянистых растений не превышает 30 %, мхов нет. Древесные растения в возрасте 6–12 лет представлены хвойными и лиственными породами. Среди них преобладают ель европейская (1420 шт./га) со средней высотой 43 см (15–96 см). Береза повислая (800 шт./га) достигает в высоту в среднем 86 см (30–160 см). Подроста лиственницы сибирской примерно столько же – 780 шт./га, его средняя высота составляет 95 см (30–84 см).

Средний годичный прирост в высоту у подроста лиственницы сибирской равен 12 см. Согласно таблице хода роста (Козловский, Павлов, 1967), это почти в 2 раза меньше (20 см), чем для молодняков V класса бонитета. Лишь у некоторых растений величина данного показателя достигает 23 см. Общее состояние подроста лиственницы сибирской хорошее.

Обсуждение

Детальное обследование лесов в исследуемом районе показало полное отсутствие подроста лиственницы сибирской, за исключением карьерного участка, где заложена пробная площадь 7. Кроме того, на восточной оконечности острова, где заложена пробная площадь 5, обнаружена группа подроста лиственницы (9 шт.) высотой 5–8 м и диаметром 6–8 см в возрасте 28 лет. При обследовании лесных фитоценозов и закладке пробных площадей особое внимание обращали также на наличие шишек у лиственницы сибирской. Они обнаружены лишь у части деревьев данного вида на пробных площадях 5 и 6 (менее 10 % деревьев). Здесь довольно много старых шишек, которые могут находиться на дереве лиственницы до 18 лет. Известно, что у старых деревьев интенсивность семеношения резко снижается. Возраст очень больших деревьев обычно превышает 200 лет, что делает предположение об их семеношении маловероятным.

Отсутствие возобновления лиственницы сибирской во многом объясняется преобладанием очень старых (более 150 лет) деревьев. У 70–100-летних деревьев чрезвычайно низкая урожайность шишек, возможно, связанная с недоопылением или самоопылением (Тренин, 1986). Причиной этого могли явиться также неблагоприятные экологические изменения, произошедшие в этом столетии. Возможно, это явление обусловлено резким изменением гидрологического режима лесных фитоценозов, прилегающих к побережью оз. Водлозера. Дело в том, что в конце 1930-х годов для осуществления сплава леса были построены плотины на реках Сухая Водла и Вома с целью поднятия воды в оз. Водлозере. Поэтому в последующие годы уровень воды в озере поднимался выше естественного на 2–3 м. Это привело к поднятию уровня грунтовых вод и повышению влажности почвы в прибрежных лесных биогеоценозах. Такие изменения, в свою очередь, могли неблагоприятно отразиться на росте и развитии лиственницы сибирской, относящейся к экологической группе мезофитов. О неблагоприятных экологических изменениях в последние полвека свидетельствует также резкое падение ширины годичного кольца ствола за этот отрезок времени, что будет проанализировано далее.

Рекогносцировочное маршрутное обследование района исследований показало, что лиственница

сибирская совершенно избегает переувлажненных и заболоченных местообитаний. Она произрастает лишь на моренных грядах как на континенте, так и на островах. В подножии этих гряд жизненное состояние деревьев данного вида резко ухудшается. У деревьев отсутствуют даже старые шишки, наблюдается суховершиние и даже отмечается сухостой. Это явление особенно заметно выражено на западном склоне гряды, где расположена пробная площадь № 4.

Все исследуемые лесные массивы пройдены подневольными выборочными рубками 40–60 лет назад. Интенсивность вырубки составляла 5–20 % от общего запаса древесины. Диаметр стволов вырубленных деревьев 24–40 см.

Фитоценозы, в которых произрастает лиственница сибирская, относятся исключительно к зеленомошной группе типов леса, а именно к черничному и кисличному типам ассоциаций. Лиственница сибирская встречается только в смешанных древостоях с участием ели обыкновенной и сосны обыкновенной, а также березы повислой и осины.

Деревьев лиственницы сибирской среднего возраста очень мало. Как правило, возраст деревьев достигает 150–250 лет. Изредка встречаются исключительно старые деревья в возрасте около 350 лет. Анализ кернов древесины ствола показал, что у 10 % деревьев в возрасте более 200 лет развивается стволовая гниль, захватывающая по радиусу до 15 см.

В зависимости от возраста и положения деревьев в пологе леса их средняя высота изменяется от 22 до 33 м. Максимальная высота (39.5 м) установлена у одного дерева. Следует отметить, что около 70 % прироста в высоту у лиственницы сибирской формируется за первые 70 лет, а в 150-летнем возрасте он почти полностью прекращается. Обнаружена следующая особенность: у деревьев выше 30 м верхняя часть ствола начинает отклоняться от вертикального положения на 30–40°. Возможно, в перестойном возрасте камбий начинает формировать сравнительно тонкие клеточные стенки трахеид, в результате чего происходит изгиб ствола.

Сравнивая характеристики древостоев разных пробных площадей, можно отметить, что средний диаметр стволов у деревьев лиственницы сибирской в разных древостоях колеблется от 20 до 40 см. Максимальный диаметр в коре достигает 66 см, а без коры – 57 см. Толщина корки – в среднем 6 см, редко 8–10 см. Число стволов лиственницы в разных фитоценозах составляет от 80 до 220 на 1 га. Стволы отличаются малым сбегом по всей высоте.

Пробные площади закладывались в древостоях с максимально большим участием лиственницы. Оказалось, что такие древостои отличаются высокой полнотой (1.0–1.5). При этом вклад лиственницы сибирской в общую полноту составляет от 0.1 до 0.6. Высокая полнота обеспечивает и большой запас древесины в исследуемых древостоях – 370–630 м^3/га. Вклад лиственницы при этом составляет от 60 до 260 м^3/га. Однако основная часть древостоев характеризуется низкой полнотой, являющейся результатом выборочных рубок, что резко снижает запас древесины.

Общий текущий прирост древесины в зависимости от возраста деревьев, состава пород, полноты и класса бонитета варьирует от 1.7 до 7.8 м^3/га, а собственно лиственницы сибирской – от 0.1 до 1.1 м^3/га. Довольно широкий диапазон толерантности позволяет лиственнице существовать в различных условиях произрастания, о чем свидетельствует варьирование класса бонитета от I до IV.

Установлено, что с возрастом интенсивность деятельности апикальной меристемы у лиственницы сибирской резко снижается. Годичный прирост стволов в высоту в среднем возрасте (48–65 лет) составляет 28–40 см, в приспевающем (92–106 лет) – 22–28 см, старше 150 лет – всего 10–16 см. Аналогичную зависимость у лиственницы сибирской обнаружили М. В. Ключников и Е. Г. Парамонов (2009).

Интенсивность деятельности камбия ствола с возрастом дерева также снижается. Так, ширина годичного кольца стволов у деревьев в возрасте 48–65 лет составляет около 2 мм, в возрасте 100–180 лет – 1 мм, старше 200 лет – 0.7 мм. Максимальная величина данного показателя (в среднем 3 мм) у исследуемых модельных деревьев отмечена за первые 10 лет жизни, достигая у некоторых деревьев 6 мм. Величина этого показателя изменяется в зависимости от места расположения дерева на моренных грядах. У деревьев, растущих на вершинах моренных гряд, с возрастом, как правило, наблюдается равномерное и сравнительно незначительное уменьшение радиального прироста ствола – от 3 до 1.8 мм. У деревьев, растущих на склоне и в подножии гряд, подобная тенденция в снижении прироста прослеживается лишь до 50-х годов. В последние 40–50 лет ширина их годичного кольца резко (в 5 раз!) уменьшилась до 350 мкм, а у некоторых – даже до 180 мкм. Весьма вероятно, что это явление связано с изменением гидрологического режима прибрежных древостоев из-за искусственного поднятия уровня воды в озере. Как известно, лиственница сибирская очень плохо переносит избыток влаги в почве. Поэтому деревья в подножии склона, испытывая повышение влажности почвы в

результате поднятия уровня грунтовых вод, резко снижают интенсивность роста и начинают усыхать. У всех модельных деревьев обнаружена крайне незначительная ширина заболонной древесины (1–3 см по радиусу), что является свидетельством их пониженной жизнедеятельности.

Заключение

1. На территории Ведлозерского национального парка лиственница сибирская произрастает только на моренных грядах в ассоциациях зеленомошной группы типов леса.
2. Лиственница сибирская образует смешанные древостои с участием ели европейской, сосны обыкновенной, реже – березы повислой и осины. Эти древостои характеризуются высокими полнотой и запасом древесины. Класс бонитета варьирует от I до IV. В связи с большим возрастом деревьев текущий прирост древостоев весьма незначительный.
3. Почти все деревья лиственницы сибирской отличаются большим возрастом (130 лет и более). Максимальная высота и диаметр ствола у деревьев лиственницы сибирской достигают соответственно 40 м и 66 см.
4. У деревьев, растущих в подножии моренных гряд, в последние полвека ростовые процессы почти полностью прекратились, и многие из начали суховершинить.
5. В вертикальном строении фитоценозов с участием лиственницы сибирской формируется до 4 растительных ярусов: 1-й ярус древостоя (лиственница сибирская, сосна обыкновенная, ель европейская); 2-й ярус древостоя (ель европейская, сосна обыкновенная); 3-й ярус – травяно-кустарничковый; 4-й ярус – моховой. Последние два яруса, как правило, развиты весьма умеренно, флористически бедны и отличаются сильной мозаичностью. Подлеска нет.
6. Благонадежный подрост хвойных пород полностью отсутствует. Возобновление лиственницы сибирской прекратилось 50–60 лет назад.

Библиография

Анучин Н. П. Лесная таксация [Forest Inventory]. М.: Лесная промышленность, 1982. 551 с.

Беляев В. В., Неверов Н. А. Строение и качество древесины лиственницы Сукачева (*Larix Sukacsewii* Dylis) в Архангельской области [The structure and quality of Sukachev larch wood (Larix Sukacsewii Dylis) in the Arkhangelsk Region] // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2011. № 2. С. 34−40.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР [Coniferous forests of the USSR]. Л.: Наука, 1987. 189 с.

Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского северо-востока [The biological productivity of coniferous forests of the European North-East]. Л.: Наука, 1987. 156 с.

Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В. Леса [Forests]. М.: Мысль, 1981. 316 с.

Булыгин Н. Е. Дендрология [Dendrology]. Л.: Агропромиздат, 1991. 351 с.

Гроздова Н. Б., Некрасова В. И., Глоба-Михайленко Д. А. Деревья, кустарники и лианы [Trees, shrubs and creepers]. М.: Лесная промышленность, 1986. 349 с.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие [Larch of Eastern Siberia and the Far East. Variability and natural diversity]. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 208 с.

Захаров В. К., Трулль О. А., Мирошников В. С., Ермаков В. Е. Лесотаксационный справочник [Directory of forest taxation]. Минск: Гос. изд-во БССР, 1962. 367 с.

Ключников М. В, Парамонов Е. Г. Ростовые процессы у лиственницы в различных экологических условиях [Growth processes in larch under different environmental conditions] // Мир науки, культуры, образования. 2009. № 6 (18). С. 18−21.

Козловский И. Б., Павлов В. М. Ход роста основных лесообразующих пород СССР (Справочник) [Progress growth of the main tree species of the USSR (Reference)]. М.: Лесная промышленность, 1967. 326 с.

Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере [Biology of conifers fruiting in the North]. Л.: Наука, 1974. 136 с.

Кравченко А. В. Материалы к флоре национального парка «Водлозерский» [Materials to the flora of the National Park "Vodlozersky"] // Природное и культурное наследие Водлозерского национального парка. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1995. С. 133−151.

Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии [Abstract of flora in Karelia]. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 403 с.

Красная книга Архангельской области [The Red Book of the Arkhangelsk Region]. Архангельск: Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов Архангельской области, 1995. 330 с.

Красная книга Республики Карелия [The Red Book of the Republic of Karelia] / Авт.-сост. А. В. Артемьев, Л. В. Ветчинникова, Е. П. Гнатюк и др. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Крюссман Г. Хвойные породы [Softwood]. М.: Лесная промышленность, 1987. 256 с.

Кукушкин Н. Е. Леса национального парка «Водлозерский» [Forest of the National Park "Vodlozersky"] // Природное и культурное наследие Водлозерского национального парка. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1995. С. 60–74.

Лантратова А. С. Деревья и кустарники Карелии [Trees and shrubs of Karelia]. Петрозаводск: Карелия, 1991. 232 с.

Лесная энциклопедия [Wood encyclopedia]. М.: Советская энциклопедия, 1986. Т. 2. 631 с.

Наквасина Е. Н., Барабин А. И., Тихонов П. Р., Елисеев А. А. Лиственница на Архангельском Севере: биология, изменчивость, сохранения [Larch in the Arkhangelsk North: biology, variability, conservation]. Архангельск: Арханг. гос. техн. ун-т, 2008. 215 с.

Полевая геоботаника [Field geobotany]. М.: Наука, 1976. 326 с.

Программа и методика биогеоценологических исследований [Program and methods of biogeocenological research]. М.: Наука, 1966. 331 с.

Прожерина Н. А., Наквасина Е. Н. Внутри- и межвидовые метаболические особенности у лиственницы при адаптации на севере [Intra- and inter-specific metabolic features of larch in adapting to the north] // Лесной журнал. 2008. № 5. С. 30−36.

Стахейко Ф. Г. Разведение лиственницы сибирской [Breeding Siberian larch]. М.: Гослесбумиздат, 1962. 81 с.

Тихомиров Б. Н., Коропачинский И. Ю., Фалалеев Э. Н. Лиственничные леса Сибири и Дальнего Востока [Larch forests of Siberia and the Far East]. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961. 162 с.

Тренин В. В. Цитоэмбриология лиственницы [Cytoembryology of larch]. Л.: Наука, 1986. 88 с.

Цинзерлинг Ю. Д. О северо-западной границе сибирской лиственницы [On the north-western boundary of the Siberian larch] // Геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 87−97.

Благодарности

Работа выполняется при финансовой поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности.

Siberian larch at the western edge of its area

KISHCHENKO Ivan

Petrozavodsk state university, ivanki@karelia.ru

Keywords:
Vodlozersky national park
specially protected natural territories
growth
development
productivity
Siberian larch

Summary:
The study of Siberian larch was carried out at the western edge of its area - in Vodlozersky National Park in the mid-range of Karelia. It was estimated that the larch grows only on the moraine ridges in association with Hylocomium group of forest types. Here it forms mixed stands with Norway spruce, Scots pine, less often - birch and aspen. These stands are characterized by high completeness, timber volume and quality class. Siberian larch trees are noted for their high age (130 years or more). The maximum height and stem diameter reach 40 m and 66 cm, respectively. At the foot of the moraine ridges the trees almost completely stopped growing in the last half a century and many of them began to die back. Perhaps this phenomenon is due to the artificial raising of the water level in the lake more than half a century ago which resulted in the hydrological regime of coastal phytocenoses causing waterlogging of the soil and, as a consequence, reduced intensity of growth processes in mesophytes.
In the vertical structure of phytocenoses with Siberian larch up to 4 plant tiers are formed: the 1st and 2nd tier of the forest stand; the 3rd - grassy and shrubby; the 4th - mossy. The last two layers are usually developed very moderately, floristically poor and are noted for strong mosaic. There is no undergrowth. The reliable undergrowth of conifers is completely absent. Resumption of Siberian larch stopped 50-60 years ago.

References

Anuchin N. P. Forest Inventory. M.: Lesnaya promyshlennost', 1982. 551 p.

Belyaev V. V. Neverov N. A. The structure and quality of Sukachev larch wood (Larix Sukacsewii Dylis) in the Arkhangelsk Region, Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki. 2011. No. 2. P. 34−40.

Bobrov E. G. Coniferous forests of the USSR. L.: Nauka, 1987. 189 p.

Bobkova K. S. The biological productivity of coniferous forests of the European North-East. L.: Nauka, 1987. 156 p.

Bukshtynov A. D. Groshev B. I. Krylov G. V. Forests. M.: Mysl', 1981. 316 p.

Bulygin N. E. Dendrology. L.: Agropromizdat, 1991. 351 p.

Grozdova N. B. Nekrasova V. I. Mihaylenko D. A. Trees, shrubs and creepers. M.: Lesnaya promyshlennost', 1986. 349 p.

Dylis N. V. Larch of Eastern Siberia and the Far East. Variability and natural diversity. M.: Izd-vo AN SSSR, 1961. 208 p.

Zaharov V. K. Trull' O. A. Miroshnikov V. S. Ermakov V. E. Directory of forest taxation. Minsk: Gop. izd-vo BSSR, 1962. 367 p.

Klyuchnikov M. Paramonov E. G. Growth processes in larch under different environmental conditions, Mir nauki,

kul'tury, obrazovaniya. 2009. No. 6 (18). P. 18−21.

Kozlovskiy I. B. Pavlov V. M. Progress growth of the main tree species of the USSR (Reference). M.: Lesnaya promyshlennost', 1967. 326 p.

Kozubov G. M. Biology of conifers fruiting in the North. L.: Nauka, 1974. 136 p.

Kravchenko A. V. Materials to the flora of the National Park "Vodlozersky", Prirodnoe i kul'turnoe nasledie Vodlozerskogo nacional'nogo parka. Petrozavodsk: KNC RAN, 1995. P. 133−151.

Kravchenko A. V. Abstract of flora in Karelia. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2007. 403 p.

The Red Book of the Arkhangelsk Region. Arhangel'sk: Komitet ohrany okruzhayuschey sredy i prirodnyh resursov Arhangel'skoy oblasti, 1995. 330 p.

The Red Book of the Republic of Karelia, Avt, sost. A. V. Artem'ev, L. V. Vetchinnikova, E. P. Gnatyuk i dr. Petrozavodsk: Kareliya, 2007. 368 p.

Kryussman G. Softwood. M.: Lesnaya promyshlennost', 1987. 256 p.

Kukushkin N. E. Forest of the National Park "Vodlozersky", Prirodnoe i kul'turnoe nasledie Vodlozerskogo nacional'nogo parka. Petrozavodsk: KNC RAN, 1995. P. 60–74.

Lantratova A. S. Trees and shrubs of Karelia. Petrozavodsk: Kareliya, 1991. 232 p.

Wood encyclopedia. M.: Sovetskaya enciklopediya, 1986. T. 2. 631 p.

Nakvasina E. N. Barabin A. I. Tihonov P. R. Eliseev A. A. Larch in the Arkhangelsk North: biology, variability, conservation. Arhangel'sk: Arhang. gop. tehn. un-t, 2008. 215 p.

Field geobotany. M.: Nauka, 1976. 326 p.

Program and methods of biogeocenological research. M.: Nauka, 1966. 331 p.

Prozherina N. A. Nakvasina E. N. Intra- and inter-specific metabolic features of larch in adapting to the north, Lesnoy zhurnal. 2008. No. 5. P. 30−36.

Staheyko F. G. Breeding Siberian larch. M.: Goslesbumizdat, 1962. 81 p.

Tihomirov B. N. Koropachinskiy I. Yu. Falaleev E. N. Larch forests of Siberia and the Far East. M.; L.: Goslesbumizdat, 1961. 162 p.

Trenin V. V. Cytoembryology of larch. L.: Nauka, 1986. 88 p.

Cinzerling Yu. D. On the north-western boundary of the Siberian larch, Geobotanika. 1934. Vyp. 1. P. 87−97.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

УДК УДК 911.3:613]: 616.9(4/9)

Особенности проявления очагов туляремии на территории Вологодской области

ФИЛОНЕНКО Игорь Владимирович

Вологодская лаборатория ФГБНУ "ГосНИОРХ", igor_filonenko@mail.ru

Ключевые слова:
туляремия
очаги туляремии
эпизоотии
мелкие млекопитающие

Аннотация:
На территории Вологодской области наиболее активно очаги туляремии проявляются в лугополевых и пойменно-болотных биотопах. За период с 1958 по 2012 год от мелких млекопитающих, объектов окружающей среды было выделено 434 культуры возбудителя туляремии и зарегистрировано 379 случаев заболевания среди людей. Заболевания туляремией людей и выделение культур туляремии происходят нерегулярно, но эпизоотии среди разных видов мелких млекопитающих протекают постоянно. Развитию интенсивных эпизоотий и росту выделения культур от объектов окружающей среды способствует резкое нарастание численности мелких млекопитающих и распространение бактерий туляремии по водотокам. Наиболее активные природные очаги туляремии отмечены в Присухонской низине, долине р. Ухтомка и в пойме р. Малая Северная Двина. Максимальный риск заражения туляремией в Вологодской области связан с ландшафтами озерно-ледникового типа.

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Мазепа
Рецензент: Е. П. Иешко

Получена: 22 марта 2015 года Опубликована: 26 мая 2015 года

Введение

Туляремия – природно-очаговая инфекция, «замечательная... по разнообразию источников заражения, по обилию видов животных-доноров, реципиентов и переносчиков ее возбудителя, а также по широте распространения...» (Павловский, 1964). Среди других возбудителей болезней с природной очаговостью на территории Вологодской области микроб туляремии *Francisella tularensis* является одним из обычных компонентов естественных экосистем, основными резервуарами и переносчиками которого являются мелкие млекопитающие и их эктопаразиты (Филоненко и др., 2002). Наибольшее влияние на регулярность проявления очагов, уровень эпизоотической напряженности оказывают ландшафт и климатические факторы. Максимальная активность на территории Вологодской области характерна для очагов лугополевого и пойменно-болотного типа (Кузнецов, 1964). Вспышки заболевания туляремией среди людей в основном обусловлены особенностями хозяйственной деятельности и не отражают реальную ситуацию состояния очагов в природе. Прогноз изменений численности носителей и самого возбудителя туляремии в естественных условиях является сложной задачей, требующей разносторонних знаний в области эпизоотологии.

Эффективным методом разработки профилактических мероприятий по туляремии является анализ многолетней динамики численности ее основных носителей и проявления активности очагов. Другим вариантом анализа, позволяющим судить о циркуляции туляремии, является оценка

пространственного проявления природных очагов этой инфекции на территории. Уже первые исследования природных очагов туляремии на территории Вологодской области показали особое значение водно- и озерно-ледниковых ландшафтов в проявлении активности этой инфекции (Кузнецов, Богоявленский, 1966; 1968).

Целью данной работы является выявление пространственных закономерностей в проявлении активности очагов туляремии на территории Вологодской области. Для достижения этой цели ставилась задача: на основе картирования очагов туляремии сопоставить количество возбудителя в природе (по уровню выделения культур туляремии от объектов окружающей среды), частоту проявления эпизоотической активности в очагах и количество случаев заболевания людей этой инфекцией.

Материалы

Источником для оценки численности мелких млекопитающих и зараженности их возбудителем туляремии явились данные по учетам на постоянных линиях ловушек Геро (Кузнецов и др., 1998) и сбор объектов внешней среды за период с 1958 по 2004 год. За этот период на туляремию было обследовано 165 130 объектов (табл. 1). Начиная с 2005 года и по настоящее время основным источником информации о наличии туляремии является исследование воды ключевых водотоков (Рыбакова и др., 2003). Регистрация людей, заболевших туляремией за период с 1958 по 2012 год, приводится по данным эпидемиологических карт больных.

Работа с пространственными данными проводилась с помощью лицензионного программного обеспечения ArcGis10. Данные о зараженности туляремией животных и объектов окружающей среды нанесены на карту по месту их сбора. Случаи заболеваний людей привязывались к местности на основании информации из эпидемиологических карт больных туляремией.

Таблица 1. Исследование объектов окружающей среды на туляремию в Вологодской области в период с 1958 по 2004 год

Table 1. Investigation of objects in the environment for tularemia in Vologda region from 1958 to 2004

Объекты исследования	Кол-во	Доля объектов, от которых выделены культуры туляремии, %
Мелкие млекопитающие из ловушек	86931	12.52
Трупы мелких млекопитающих	413	17.28
Эктопаразиты (клещи, блохи)	56063	0.22
Объекты среды обитания переносчиков туляремии и продукты их жизнедеятельности	21723	69.92
В том числе: вода	13823	49.68
гнезда грызунов	3231	19.44
помет грызунов, погрызы	4669	0.86

Методы

Учет численности мелких млекопитающих (ловушками Геро), сбор эктопаразитов и объектов окружающей среды проводились стандартными методами (Кучерук, 1962). Участки наблюдений располагались в различных ландшафтах на территории Вытегорского, Вашкинского, Устюженского, Грязовецкого и Великоустюгского районов Вологодской области. Стационарные наблюдения проводились, как минимум, весной (в мае) и осенью (в сентябре). Для оценки численности мелких млекопитающих использовался средний показатель всех учетов в осенний период. Степень активности очагов туляремии оценивалась по двум параметрам: количество выделенных культур туляремии на данной территории; частота (количество лет) выделения культур туляремии от объектов живой и неживой среды на участке сбора материала.

При анализе эпизоотических и эпидемических процессов в природных очагах границы времени исчислялись не календарным годом, а отрезком времени, составляющим изменение численности мелких млекопитающих от минимума до минимума. В условиях Вологодской области минимум численности большинства видов чаще всего приходится на конец мая. При одинаковой численности мелких млекопитающих в разные годы лабораторными исследованиями обнаруживаются неодинаковые доли инфицированных зверьков. Вероятно, новая генерация млекопитающих, по сравнению с предшествующей, будет иначе реагировать на заражение возбудителями природно-очаговых болезней. По этой причине за расчетный период мы принимаем промежуток времени от средней даты начала размножения до момента полного возрастного обновления популяции млекопитающих. Следовательно,

анализировать процессы в природных очагах и их проявление рационально с 1 июня текущего года по 31 мая следующего года. Поскольку интенсивность эпизоотических процессов в природных очагах в большей степени изменяется с момента обновления популяции мелких млекопитающих, то и эпидемиологическое проявление этих очагов необходимо фиксировать от начала обновления популяции, а не с помощью формального – календарного. Соответственно, как при анализе многолетней динамики культур туляремии, где использована доля положительных находок от всех исследованных объектов, так и в учете заболевших туляремией людей использован период с 1 июня текущего года по 31 мая следующего.

Результаты

Общее количество случаев заболеваний туляремией среди людей с 1958 по 2012 год составило 379. Данные официальной статистики за этот период показывают, что наибольшее количество заболевших туляремией регистрируется на территории Великоустюгского района (табл. 2). Заметно ниже, но также на значительном уровне заболеваемость еще в пяти административных районах области – Вашкинском, Устюженском, Кирилловском, Вологодском и Харовском. Эти районы не граничат между собой. В десяти районах области туляремия не регистрировалась никогда.

О процессах, происходящих в природных очагах туляремии, можно судить по количеству культур, которые выделяются от собранного материала, а также частоте, с которой эти культуры обнаруживаются. В период с 1958 по 2012 год максимальное количество культур туляремии обнаружено на территории Грязовецкого района. Для этой же территории характерна и наибольшая частота проявления инфекции. Более чем вдвое ниже, но также значительно количество культур с территорий Вашкинского и Междуреченского районов. Частота эпизоотической активности здесь лишь немного меньше, чем в Грязовецком районе. Грязовецкий и Междуреченский районы имеют общую границу и обладают сходным ландшафтом. На большинстве остальных территорий эпизоотии регистрируются спорадически.

Таблица 2. Проявление эпизоотий туляремии по административным районам Вологодской области в 1958–2012 годах

Table 2. Outbreaks of tularemia in administrative districts of Vologda region in 1958–2012

Административный район	Площадь, км^2	Зарегистрировано случаев туляремии	Количество лет с обнаружением культур туляремии	Суммарное количество полученных культур туляремии
Бабаевский	9397.3	0	1	1
Бабушкинский	7743.4	0	0	0
Белозерский	6016.0	10	1	1
Вашкинский	3706.3	39	12	71
Великоустюгский	7777.6	120	2	6
Верховажский	4325.9	0	0	0
Вожегодский	5779.7	6	0	0
Вологодский	4904.8	30	6	28
Вытегорский	14236.3	14	5	9
Грязовецкий	5053.5	8	16	203
Кадуйский	3269.7	0	0	0
Кирилловский	5726.6	32	5	16
Кичменгско-Городецкий	7108.7	0	0	0
Междуреченский	3656.3	12	5	60
Никольский	7464.3	0	0	0
Нюксенский	5218.2	0	0	0
Сокольский	4202.6	19	4	24
Сямженский	3959.0	0	1	1
Тарногский	5127.8	0	0	0
Тотемский	8262.1	9	0	0
Усть-Кубинский	2598.1	7	0	0
Устюженский	3670.8	33	1	5
Харовский	3567.3	26	1	5
Чагодощенский	2376.6	0	0	0
Череповецкий	7815.5	11	0	2
Шекснинский	2549.6	3	1	2

Многолетняя динамика численности носителей инфекции и уровень зараженности объектов в природе приводятся в целом для всей территории области, поскольку годовые показатели обычно

невелики (рис. 1). В течение 1958–2004 годов средняя численность мелких млекопитающих составила 10.76 на 100 ловушко-суток (m = 0,7; St. Dev. = 4.59). В 1975 году доля культур туляремии от всех исследованных объектов достигала более 20 %. Большое количество культур туляремии было обнаружено также в 1959, 1964, 1977, 1978 годах. Общая зараженность исследованных объектов бактериями туляремии, на фоне лет с низкой активностью природных очагов, составила 1.61 % (m = 0.62; St. Dev. = 4.03). Количество заболевших туляремией людей за период с 1958 по 2012 год в среднем достигает 2.73 (m = 0.61; St. Dev. = 4.55). Наибольшее число заболевших на территории области отмечено в 1956 году – заболели 22 человека, в 1996 году зарегистрировано 12 случаев болезни, а в 2006 году – 18 случаев.

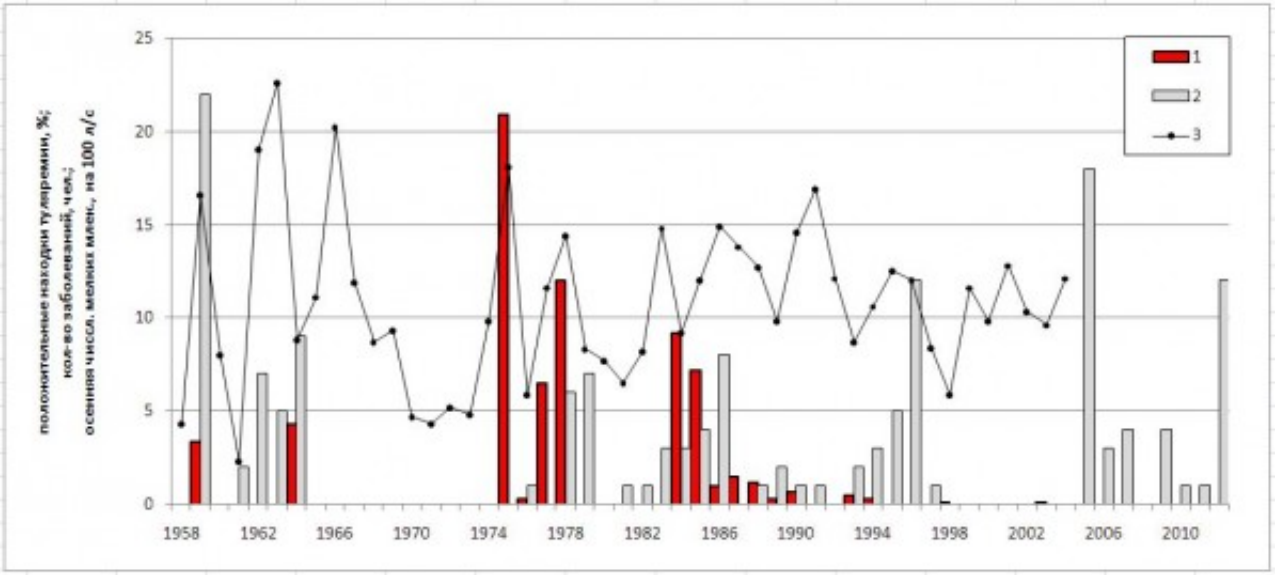


Рис. 1. Динамика численности мелких млекопитающих и проявление активности очагов туляремии в Вологодской области. 1 – выделено культур туляремии (1958–2004 годы), 2 – случаи заболевания туляремией у людей (1958–2012 годы), 3 – численность мелких млекопитающих (1958–2004 годы)

Fig. 1. The population dynamics of small mammals and the evidence of active foci of tularemia in the Vologda region. 1 – allocated cultures of tularemia (1958–2004), 2 – cases of tularemia in humans (1958–2012), 3 – number of small mammals (1958–2004)

Сильных положительных корреляционных связей в процессах динамики численности мелких млекопитающих, количества выделяемых культур и заболевания туляремией людей не выявлено. В большей степени оказались связаны между собой численность мелких млекопитающих в природных очагах и заболеваемость населения – коэффициент корреляции составил 0.34. Еще слабее корреляционная зависимость количества выделенных за год культур туляремии с численностью зверьков (K = 0.28) и с количеством заболевших туляремией (K = 0.11).

Обсуждение

Активность природных очагов туляремии на территории Вологодской области в основном обусловлена эпизоотиями, которые протекают в популяциях мелких млекопитающих. Несмотря на то, что роль в циркуляции туляремии разных видов мелких млекопитающих неодинакова, все виды землероек, полевок и несинантропных мышей могут быть источниками обширной эпизоотии (Филоненко, 2003). В период наблюдения с 1958 по 2005 год на территории Вологодской области эпизоотические процессы, связанные с туляремией, выявлены практически везде, где проводились учеты мелких млекопитающих. О наличии инфекции в окружающей среде могут свидетельствовать постоянные положительные находки при серологических исследованиях. Локальные эпизоотии, при которых происходит выделение возбудителя, обнаружить достаточно сложно, поскольку большинство мелких млекопитающих быстро погибают при заражении туляремией. Обширные эпизоотии среди грызунов могут развиваться на большой территории только при наличии необходимых условий для выживания бактерий туляремии – при низкой температуре окружающей среды и значительной влажности. По этой причине наибольшее количество культур туляремии изолировано в холодный

период года (рис. 2).

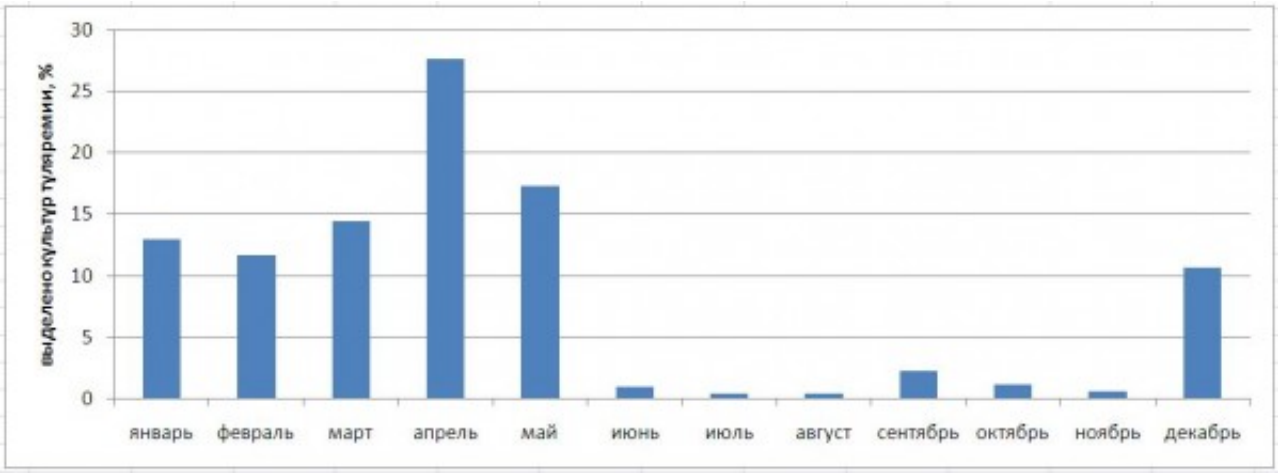


Рис. 2. Выделение культур туляремии по сезонам года от объектов окружающей среды Вологодской области в период с 1958 по 2004 год

Fig. 2. Tularemia cultures isolated from the objects of environment in Vologda region in different seasons (1958 to 2004)

Вероятно, что эпизоотии туляремии в популяциях рыжих, водяных и обыкновенных полевок возникают независимо друг от друга в определенный период развития популяции. Ритмы изменения численности этих видов не совпадают во времени (Филоненко, 2003). Иногда эпизоотии происходят в зимний период, когда животные концентрируются во временных стациях для переживания неблагоприятных условий. Зимой бактерии туляремии накапливаются, сохраняя патогенные свойства, а весной, попадая в водоемы, обеспечивают заражение других млекопитающих, двукрылых, а также людей. Значительный рост численности разных видов мелких млекопитающих может способствовать учащению контактов между ними и развитию эпизоотий. Возможно, поэтому самые интенсивные эпизоотии, распространившиеся на большие территории, отмечались зимой 1975/76 и 1978/79 годов при одновременно высокой численности грызунов в лесных и лугополевых стациях. Кроме того, наиболее интенсивные эпизоотии возникали при быстром росте численности грызунов после очередного падения численности, когда обновление состава популяции было наиболее интенсивным.

Заболеваемость людей туляремией составляет наименьшую долю от всех природно-очаговых инфекций Вологодской области (Рыбакова и др., 2003). Данные о заболеваемости туляремией населения Вологодской области формируются по административному принципу. Рост числа заболевших туляремией людей часто проходил на фоне средней численности грызунов и насекомоядных, но сопровождался увеличением числа положительных результатов исследованного материала на наличие туляремийного микроба. Отдельные вспышки заражений людей возможны при развитии эпизоотий среди зайцев. В таких случаях инфицируются, как правило, охотники и члены их семей. Такие заболевшие хорошо фиксируются в процессе эпидемиологического расследования, но сам эпизоотический процесс среди зайцеобразных наименее изучен и плохо поддается прогнозу.

Возможно, наряду с другими характеристиками эпизоотической активности очагов, степень риска заболевания туляремией наглядно будет отражать карта-схема, полученная с учетом привязки мест заражения этой инфекцией (рис. 3). На территории Вологодской области наибольшее количество заражений туляремией оказалось связано с ландшафтными районами озерно-ледникового типа. Еще более четкую приуроченность к озерно-ледниковым ландшафтам демонстрирует количество полученных культур возбудителя туляремии и эпизоотическая активность очагов (рис. 4, 5). Большое количество культур туляремии и высокая периодичность их выделения зафиксированы по долинам рек центральной части области. Стабильно проявляют себя очаги, приуроченные к устьевой части р. Ухтомка Вашкинского района и к обширной пойме р. Малой Северной Двины, где даже в годы отсутствия выделения культур туляремии почти всегда фиксировалась высокая доля серопозитивных мелких млекопитающих.

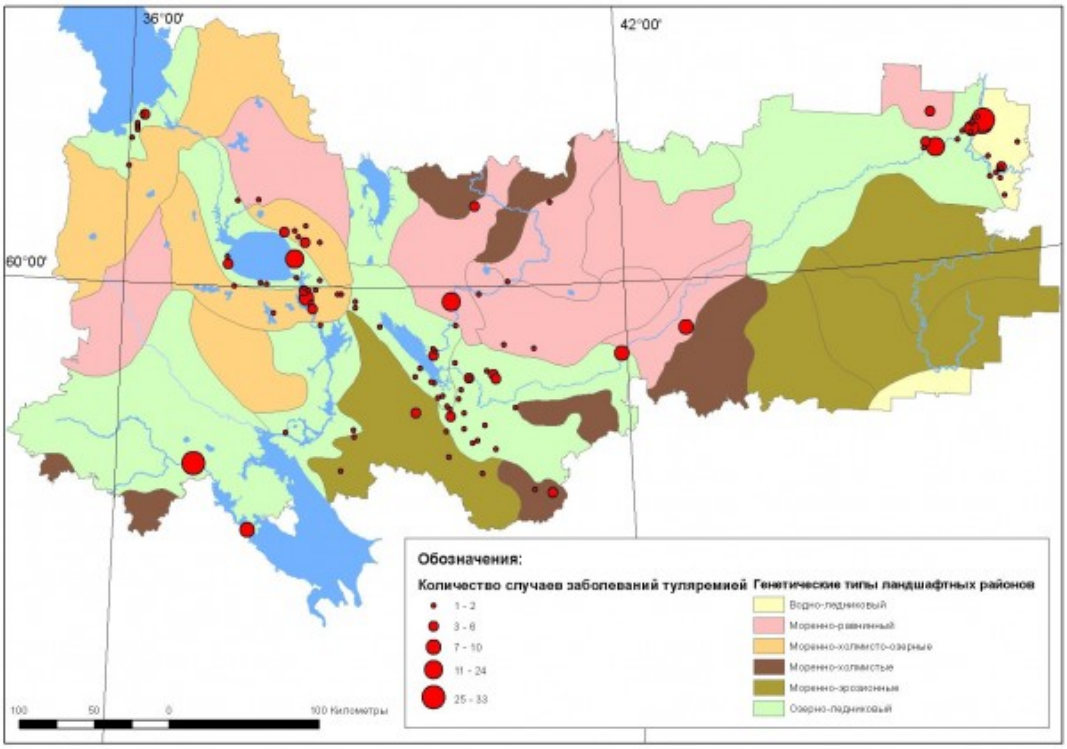


Рис. 3. Случаи заболевания туляремией среди людей на территории Вологодской области в 1958–2012 годах

Fig. 3. Cases of tularemia in humans in Vologda region in 1958–2012

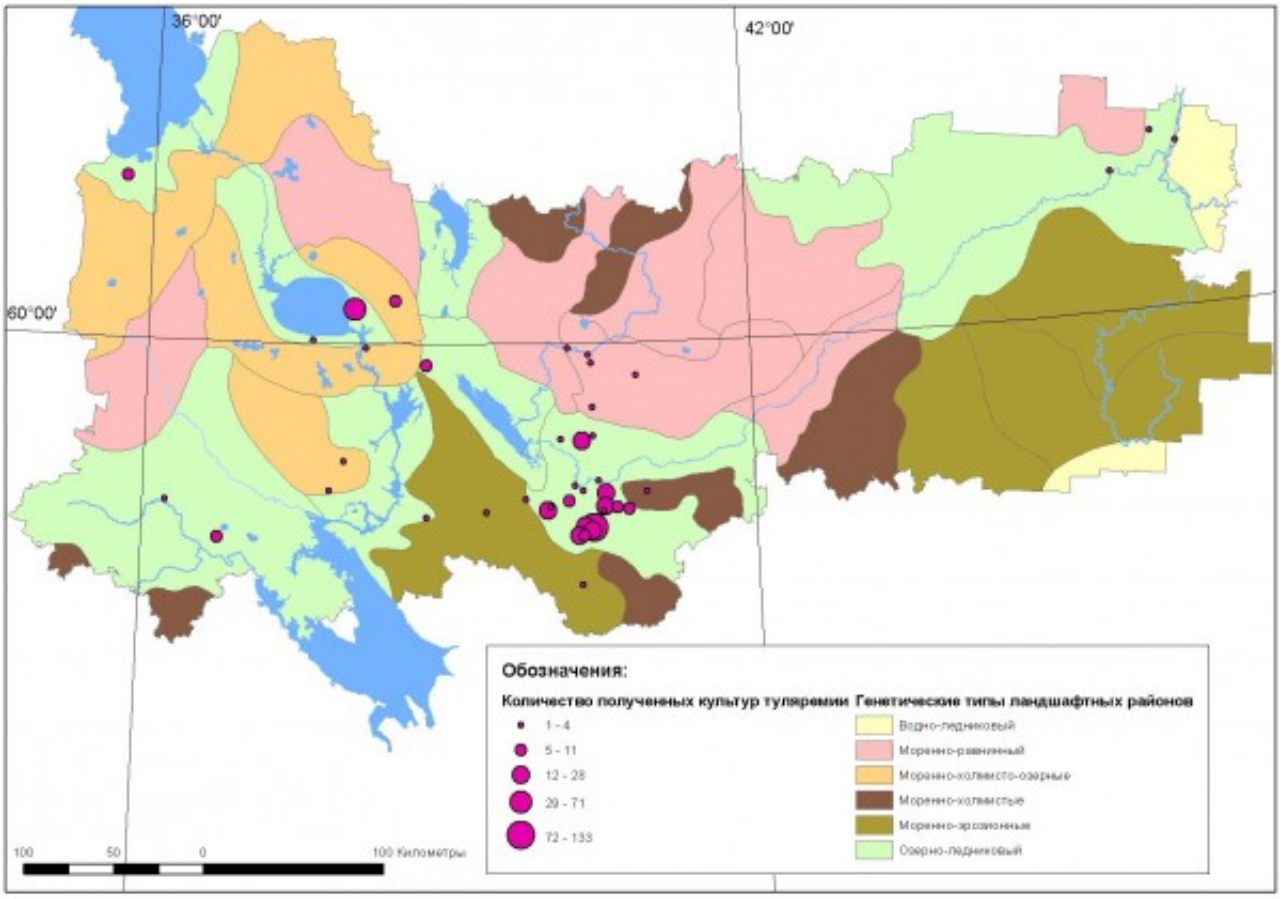


Рис. 4. Обнаружение культур возбудителя туляремии в природных очагах на территории

Вологодской области в 1958–2004 годах

Fig. 4. Tularemia cultures isolated in natural foci in Vologda region in 1958–2004

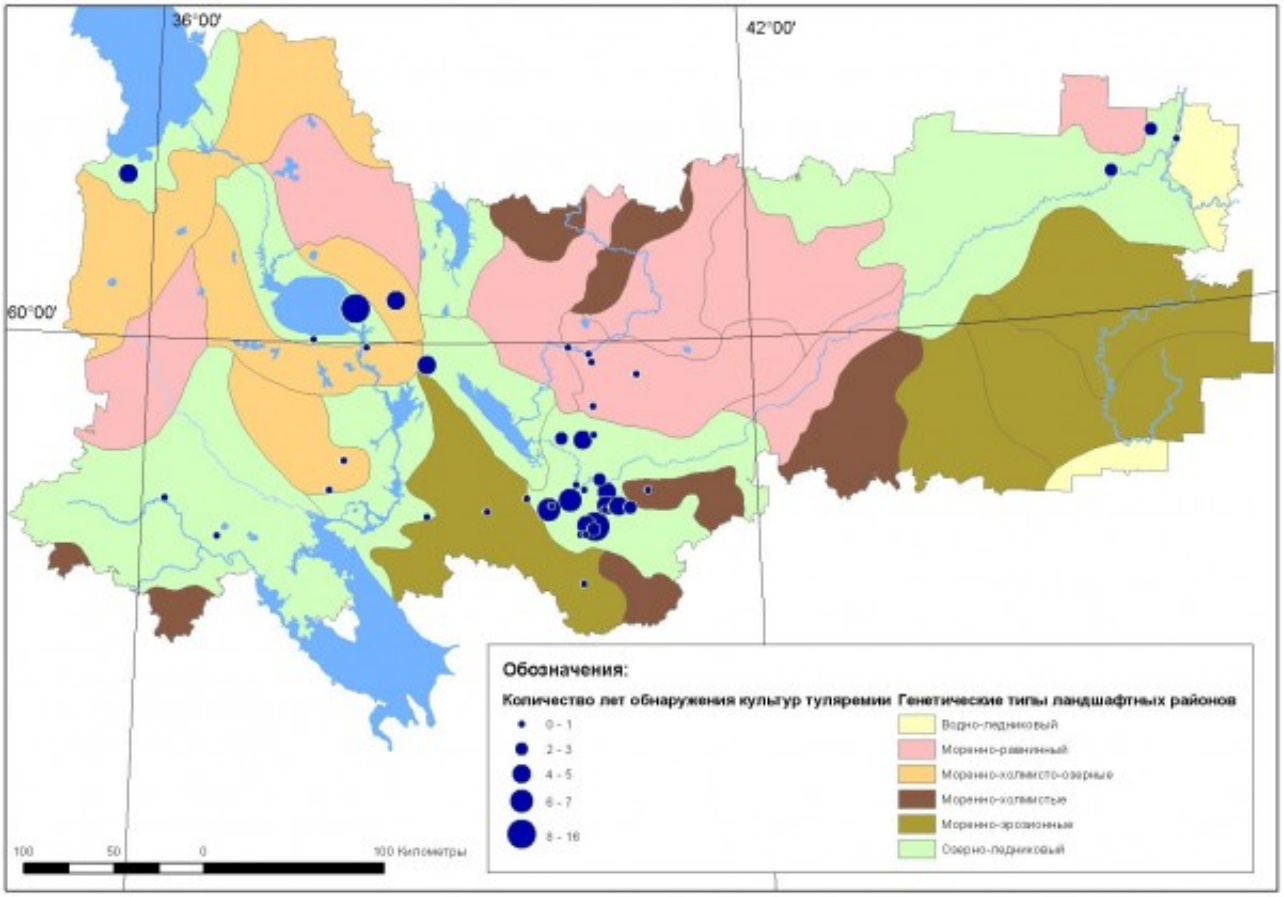


Рис. 5. Частота проявления очагов туляремии на территории Вологодской области в 1958–2004 годах

Fig. 5. The frequency of outbreaks of tularemia in Vologda region in 1958–2004

Карты-схемы, составленные по количеству полученных культур возбудителя туляремии и количеству лет проявления очагов, отражают наиболее интенсивные очаги туляремии. Очаги туляремии, развивающиеся на небольших лесных реках среди разреженных популяций мелких млекопитающих, трудно поддаются выявлению и при отсутствии значительного водообмена могут иметь слабое влияние для развития обширных эпизоотий. В то же время такие небольшие очаги могут длительное время существовать скрытно, не проявляя себя в виде заболеваний среди людей. Благодаря водотокам подснежные эпизоотии, происходящие при значительной численности мелких млекопитающих, в весенний период могут распространяться на прилегающие территории и приводить к заражению людей. Как следствие, карта-схема локализации заболевших туляремией будет заметно отличаться от карт проявления активности очагов, составленных по количеству выделения культур туляремии и систематичности их обнаружения.

Заключение

Для очагов туляремии на территории Вологодской области не существует межэпизоотических периодов, так как эпизоотии разной интенсивности среди грызунов и насекомоядных протекают постоянно. Резкое нарастание численности мелких млекопитающих способствует развитию интенсивных эпизоотий и выделению культур от объектов окружающей среды. Наиболее активно эпизоотии среди грызунов могут проходить в холодное время года. Развитию эпизоотии и заражению людей туляремией способствуют весенние паводки, распространяющие бактерии туляремии по гидрографической сети. Как следствие, наиболее активные природные очаги туляремии в Вологодской области отмечаются по долинам рек. Наибольший риск заражения туляремией связан с пребыванием на

территориях ландшафтов озерно-ледникового типа.

Библиография

Кузнецов Г. Г. Ландшафтное районирование территорий и очагов туляремии Вологодской области [Landscape zoning and foci of tularemia in Vologda province] // Материалы конф. ин-та им. Пастера. Л., 1964. С. 87–89.

Кузнецов Г. Г., Богоявленский Г. В. К характеристике природного очага туляремии на территории Присухонской низины [To the characterization of the natural focus of tularemia in the territory of Prisukhonskaya lowland] // Материалы конф. ин-та им. Пастера. Л., 1966. С. 172–175.

Кузнецов Г. Г., Богоявленский Г. В. Особенности природных очагов туляремии в поймах рек Мологи и Малой Северной Двины [Features of natural foci of tularemia in the floodplains of the Mologa River and the Malaya Northern Dvina River] // Материалы конф. ин-та им. Пастера. Л., 1968. С. 117–120.

Кузнецов Г. Г., Рыбакова Н. А., Вершинский Б. В., Филоненко И. В. Ландшафтно-эпидемиологическое районирование Вологодской области по зоонозам [Landscape epidemiological zoning of the Vologda province on zoonoses] // Идеи Пастера в борьбе с инфекциями: Тезисы докладов второй Международной конференции. СПб., 1998. С. 159.

Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек [The quantification of the major species of rodents and shrews] // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 9–46.

Павловский Е. Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней [Natural focality of transmissive diseases]. М.; Л.: Наука, 1964. 211 с.

Рыбакова Н. А., Филоненко И. В., Кузнецов Г. Г. Эколого-паразитологический мониторинг в природных очагах инфекций Вологодской области: Учебное пособие [Ecological-parasitological monitoring in natural foci infections of the Vologda province]. Вологда: Вологодский институт развития образования, 2003. 52 с.

Филоненко И. В., Рыбакова Н. А., Кузнецов Г. Г., Евсюкова Н. А., Лаунер Л. Б. Сочетанное проявление природных очагов на территории Вологодской области [Combine manifestation of natural foci in the territory of the Vologda province] // Паразитология. 2002. Т. 36. № 1. С. 26–32.

Филоненко И. В. Экологические аспекты функционирования природных очагов болезней на территории Вологодской области [Environmental aspects of natural foci of diseases in the territory of the Vologda province]: Дис. ... канд. биол. наук. Вологда, 2003. 221 с.

Features of tularemia outbreaks in Vologda region

FILONENKO Igor

State Research Institute of Lake and River Fisheries, igor_filonenko@mail.ru

Keywords:
tularemia
foci of tularemia
epizootics
small mammals

Summary:
In Vologda region the foci of tularemia are manifested most actively in the meadow-field and floodplain wetland habitats. From 1958 to 2012, 434 cultures of tularemia have been revealed,
and 379 human cases have been registered. Foci of tularemia appear irregularly, but in different species of small mammals epizootics proceed constantly. The sharp increase of the number of small mammals and the spread of tularemia bacteria by the watercourses contribute to the development of intense epizootics and to the increase of tularemia cultures isolated from environmental objects. The most active natural foci of tularemia are reported in Prisuhonskaya lowland, in the Uhtomka river valley and in the floodplain of the Little Northern Dvina river. In Vologda region the maximum risk of infecting with tularemia is associated with the landscapes of limnetic-glacial type.

References

Kuznecov G. G. Landscape zoning and foci of tularemia in Vologda province, Materialy konf. in-ta im. Pastera. L., 1964. P. 87–89.

Kuznecov G. G. Bogoyavlenskiy G. V. To the characterization of the natural focus of tularemia in the territory of Prisukhonskaya lowland, Materialy konf. in-ta im. Pastera. L., 1966. P. 172–175.

Kuznecov G. G. Bogoyavlenskiy G. V. Features of natural foci of tularemia in the floodplains of the Mologa River and the Malaya Northern Dvina River, Materialy konf. in-ta im. Pastera. L., 1968. P. 117–120.

Kuznecov G. G. Rybakova N. A. Vershinskiy B. V. Filonenko I. V. Landscape epidemiological zoning of the Vologda province on zoonoses, Idei Pastera v bor'be s infekciyami: Tezisy dokladov vtoroy Mezhdunarodnoy konferencii. SPb., 1998. P. 159.

Kucheruk V. V. The quantification of the major species of rodents and shrews, Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo raspredeleniya nazemnyh pozvonochnyh. M.: Izd-vo AN SSSR, 1962. P. 9–46.

Pavlovskiy E. N. Natural focality of transmissive diseases. M.; L.: Nauka, 1964. 211 p.

Rybakova N. A. Filonenko I. V. Kuznecov G. G. Ecological-parasitological monitoring in natural foci infections of the Vologda province. Vologda: Vologodskiy institut razvitiya obrazovaniya, 2003. 52 p.

Filonenko I. V. Rybakova N. A. Kuznecov G. G. Evsyukova N. A. Launer L. B. Combine manifestation of natural foci in the territory of the Vologda province, Parazitologiya. 2002. T. 36. No. 1. P. 26–32.

Filonenko I. V. Environmental aspects of natural foci of diseases in the territory of the Vologda province: Dip. ... kand. biol. nauk. Vologda, 2003. 221 p.

Макаров А. М. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции // Принципы экологии. 2015. № 2. С. 76–79. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4301

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

http://ecopri.ru http://petrsu.ru

Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции

МАКАРОВ Александр Михайлович *ПетрГУ, a.makarov@karelia.ru*

© 2015 Петрозаводский государственный университет

Получена: 13 июля 2015 года Опубликована: 14 июля 2015 года

Монография Евгения Викторовича Кунина необычна по очень многим характеристикам. Посвящена она теории эволюции, но автор рассматривает ее в нетрадиционном ключе. Если в XIX-XX веках эволюция анализировалась в основном на организменном уровне, то здесь вместе с эволюцией целостных организмов рассматривается также эволюция генов и геномов и большое внимание уделено вирусам. То есть получается, что анализируется не столько фенотипическое проявление какого-либо признака, сколь механизм изменения наследственности. Автор приводит краткий обзор развития эволюционных идей после Дарвина, пытается свести вместе новые концепции и определить, в каком направлении будет изменяться эволюционная теория. Особое внимание уделено роли случайности в формировании изменений. Е.А. Кунин интерпретирует эволюцию как стохастический процесс, основанный на заранее непредвиденных обстоятельствах, ограниченный необходимостью поддержки клеточной организации и направляемый процессом адаптации. Большое внимание в книге уделено сравнительной геномике про- и эукариот, вопросам происхождения и развития живого. Адаптивная эволюция рассматривается как один из возможных, но не единственный путь преобразования. Неадаптивная, нейтралистская эволюция является основным источником разнообразия живых организмов.

Для биолога, далекого от генетики и молекулярной биологии, привыкшего к рассмотрению эволюции именно на организменном уровне, идеи, изложенные в книге, очень необычны и воспринимаются трудно, но с огромным интересом. Фактически это как бы переход от описательного и натуралистического представления эволюции к пониманию того, как работает сам механизма данного процесса.

Нетривиальна сама история издания на русском языке: опубликованная первоначально в англоязычном варианте в конце 2011 года книга была далее переведена группой энтузиастов на русский и отредактирована самим автором. Таким образом, это не совсем перевод, а скорее следующая версия той же книги.

Необычно и появление этой научной книги в коммерческом издательстве Центрполиграф, и нужно выразить огромную благодарность издательству, рискнувшему выпустить такое издание, которое меняет многие наши представления об эволюционном процессе.

Существует книга в двух вариантах – классическом бумажном и цифровом.

ЕВГЕНИЙ
КУНИН
ВЫДАЮЩАЯСЯ КНИГА МИРОВОГО ЭКСПЕРТА
В ОБЛАСТИ КОМПЬЮТЕРНОЙ
И ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ.
ЛОГИКА
СЛУЧАЯ
О ПРИРОДЕ
И ПРОИСХОЖДЕНИИ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
ЭВОЛЮЦИИ
EUGENE V. KOONIN

Библиография

Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции [The Logic of Chance. The Nature and Origin of Biological Evolution] /Пер. с англ. – М.: ЗАО Издательство Центрполиграф. 2014. 527 с.

Makarov A. The Logic of Chance. The Nature and Origin of Biological Evolution // Principy èkologii. 2015. Vol. 4. № 2. P. 76–79.

The Logic of Chance. The Nature and Origin of Biological Evolution

MAKAROV Alexandr *PetrSU, a.makarov@karelia.ru*

References

Kunin E.V. The Logic of Chance. The Nature and Origin of Biological Evolution/Per. s angl. – M.: ZAO Izdatel'stvo Centrpoligraf. 2014. 527 p.