



Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 4 (34). Декабрь, 2019

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов
A. Gugotek B.
J. B. Jakovlev
R. Krasnov
J. P. Kurhinen

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

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

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





Содержание Т. 8. № 4. 2019.

От редакции

ИТОГИ

3

Оригинальные исследования

- Андреев В. П., Беляева К. В., Соболев П. С., Шошин А. А., Мочалина Д. А., Малышева С. Ф., Волкова Т. О. **Тромботические свойства некоторых азотсодержащих соединений** 4 – 22
- Берченко И. В., Зимина О. Л. **Обнаружение вида *Jaschnovia brevis* (farran, 1936) в Баренцевом море и особенности его пространственного распределения** 23 – 31
- Гашев С. Н., Сорокина Н. В., Коровина Т. Ю. **Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности зуба МЗ *Myodes rutilus* Pallas, 1779 (Arvicolinae, Rodentia) Среднего Приобья Тюменской области** 32 – 44
- Кулагина В. И., Сунгатуллина Л. М., Тагиров Р. М., Рязанов С. С., Хисамова А. М. **Выбор микробиологических показателей для выполнения интегральной эколого-биологической оценки почв при переувлажнении** 45 – 56
- Лянгузова И. В., Баркан В. Ш. **Сравнительный анализ уровня загрязнения органогенного горизонта Al-Fe-подзолов и болотных почв в локальной зоне воздействия медно-никелевого комбината** 57 – 68
- Титова К. В., Кокрятская Н. М., Жибарева Т. А., Захарова Е. Е. **Особенности сульфатредукции и накопления соединений восстановленной серы в пресноводном неглубоком озере Назаровское (Архангельская область)** 69 – 80
- Фомичева Е. М., Горюлев П. А. **Устойчивость пресноводного брюхоногого моллюска *Melanoides granifera* к воздействию пониженных температур** 81 – 90

Письма в редакцию

- Колбин В. А. **Абсолютная заповедность - мечта, не ставшая явью** 91 – 95
- Черлин В. А. **Изучение термобиологии рептилий в мире и в СССР/РФ 2. Изучение термобиологии рептилий в СССР/РФ** 96 – 132

Синописис

- Коросов А. В. **Культура? Экологическая?** 133 – 134

Выпуск № 4

От редакции

ИТОГИ

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Благодаря тому, что в прошедшем году наш журнал по результатам работы 2018 г. вошел в ТОП-70 (<https://xn--80aafbngjeja7auoph0at.xn--p1ai/>), у нас появились возможности профинансировать ряд проектов: заказать статьи у известных экологов, провести конкурс на лучшие статьи и на лучшие рецензии, а также модернизировать и снабдить сайт зеркалом с переводами на английский язык ряда статей из двух выпусков этого года (их оформление на сайте еще не закончено).

Премияльный фонд конкурса по публикациям 2019 г. мы решили распределить (по 15 тыс. руб.) между четырьмя авторскими коллективами: выпуск № 1: Баранов С. Г., Зыков И. Е., Фёдорова Л. В.; выпуск № 2: Жуковская А. Ф., Слинко Е. Н., Челомин В. П.; выпуск № 2: Зубова Е. М., Кашулин Н. А., Терентьев П. М.; выпуск № 3: Ануфриев А. И., Ядрихинский В. Ф. (в конкурс не включали статьи, специально заказанные у известных экологов, и статьи членов редколлегии). Премии будут выплачены сразу, как только деньги поступят от НЭИКОН Минобрнауки.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую признательность всем рецензентам, которые в наше суетное время нашли возможность отвлечься от своих забот, проанализировать рукописи коллег и высказать свои замечания, которые обычно способствовали улучшению качества статьи (иногда – отказу в публикации). Этот внешне незаметный труд тем не менее служит научной основой нашего журнала, обеспечивает развитие и нашего издания, и науки в целом. В списке – имена наших рецензентов 2019 г. Обычно источником их труда служит только научный энтузиазм. Однако редколлегия получила возможность поддерживать некоторых из них небольшими премиями (по 15 тыс. руб.), которые мы присудили коллегам за наиболее яркие и полезные рецензии (их фамилии выделены). Мы искренне благодарны всем рецензентам за помощь!

Аксенова О. В., Анисимова Т. Ю., **Антонова Е. П.**, Балыкин Д. Н., Баранова О. Ю., Бахмет И. Н., Белевич О. Э., Белова Ю. Н., Бойчук М. А., Бондарев И. П., Бочкарев Н. А., Василевская Н. В., Васильева О. Б., Вербицкий В. Б., Веселкин Д. В., Викторов С. В., Войта Л. Л., Галанина О. В., Гапеева М. В., Гапонов С. П., Грязькин А. В., Гулий О. И., Гулин М. Б., Давыдова И. Ю., Деревенская О. Ю., Ермолаева Н. И., Ермолова Л. С., Есюнин С. Л., Жигулина Е. В., Зазнобина Н. И., Иванова Н. С., Ивантер Э. В., Ищенко В. Г., Казнина Н. М., Касьян В. В., Кораблёв Н. П., Коротченко И. С., Косенко Е. Ю., Кудинова Г. Э., Кудяшева А. Г., Кузьмина В. В., Курашов Е. А., Кучеров С. Е., Лайус Д. Л., Лебедева Н. В., Литвинова Н. А., Лопатовская О. Г., Лыков Е. Е., Лябзина С. Н., Лямцев Н. И., Ляпков С. М., Магзанова Д. К., Макаров А. А., Максимова Н. К., Массалимов И. А., Мелехин А. В., Миронов А. Д., Николаева Н. Н., Носков Ю. А., Павлов А. В., Паевский В. А., Панченко Д. В., Пронин С. П., Прохоров А. А., Пузаченко А. Ю., Пчелкин А. В., Рогозин А. Г., Родионов А. В., Родионова Н. Н., Розенберг Г. С., Розенцвет О. А., Румянцев Д. Е., Русакова И. В., Рыжаков А. В., Сатаева Л. В., Сергиенко Л. А., Сипко Т. П., Стерлигова О. П., Сярки М. М., Тагирова О. В., Тамахина А. Я., Теканова Е. В., Ткаченко Г. М., Токинова Р. П., Толстикова А. В., Триликаускас Л. А., **Усов Н. В.**, Филенко О. Ф., Филоненко И. В., Халиков С. С., Хасанова Р. Ф., Холопов Ю. А., Шваров А. П., **Шерышева Н. Г.**, Шитиков В. К., Шустов Ю. А.

Пожалуй, последняя новость: исправление замечаний (сделанных со стороны Scopus и АНРИ) придало нам смелости для подачи новых заявок на включение в Scopus и WoS CC.

Всех читателей, авторов и рецензентов поздравляем с Новым годом!

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



УДК 612.115 + 547.233 + 579.61 + 547.235.2

ТРОМБОТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ АЗОТСОДЕРЖАЩИХ СОЕДИНЕНИЙ

АНДРЕЕВ
Владимир Петрович

Петрозаводский государственный университет, 185910, Россия, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33, andreev@psu.karelia.ru; a-alex@rktmail.ru

БЕЛЯЕВА
Ксения Васильевна

Иркутский институт химии им. А. Е. Фаворского СО РАН, 664033, Россия, Иркутская обл., г. Иркутск, ул. Фаворского, 1, belyaeva@irioch.irk.ru

СОБОЛЕВ
Павел Сергеевич

Петрозаводский государственный университет, 185910, Россия, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33, 16862.10.ns@gmail.com

ШОШИН
Александр Андреевич

Петрозаводский государственный университет, 185910, Россия, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33, alx.shoshin@ya.ru

МОЧАЛИНА
Дарья Александровна

Петрозаводский государственный университет, 185910, Россия, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33, tochalina.darya@yandex.ru

МАЛЫШЕВА
Светлана Филипповна

Иркутский институт химии им. А. Е. Фаворского СО РАН, 664033, Россия, Иркутская обл., г. Иркутск, ул. Фаворского, 1, mal@irioch.irk.ru

ВОЛКОВА
Татьяна Олеговна

Петрозаводский государственный университет, 185910, Россия, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33, volkovato@yandex.ru

Ключевые слова:
тромбоз
коагуляция
кровь
амины
соли аминов
четвертичные
аммониевые соли
гемофилия

Аннотация: Среди лекарственных средств, применяемых для регуляции процесса свертывания крови, довольно большая часть содержит аминокислоты или четвертичные атомы азота. С точки зрения влияния на коагуляционные свойства крови их количество и пространственная организация имеют первостепенное значение для реализации физиологических функций организма. Поэтому изучение механизмов активации процесса тромбообразования у различных видов является необходимым условием создания новых лекарственных препаратов подобного действия. Кроме того, в повседневной жизни мы сталкиваемся не только с лекарственными средствами, но и другими веществами

ми, также имеющими в своем составе аминогруппы или четвертичные атомы азота, в частности с различными пищевыми добавками, компонентами бытовой химии, поллютантами и др., что, несомненно, вносит в рассматриваемую проблему экологический аспект. В настоящей статье исследована *in vitro* способность различных азотсодержащих соединений (предельных, ацетиленовых, ароматических и гетероароматических аминов, их гидрогалогенидов и четвертичных аммониевых солей) ускорять коагуляцию (свертывание) крови мышей. Она зависит не только от кислотно-основных свойств соединений, поскольку ею обладают также гидрогалогениды аминов и четвертичные аммониевые соли, не участвующие в кислотно-основных взаимодействиях. Максимальный эффект проявляют вещества, содержащие в своем составе октильные заместители нормального строения. Возможно, при усилении процесса свертывания крови координационная способность лигандов с *n*-октильными группами по отношению к Fe(II)-протопорфиру IX, входящему в состав гемоглобина, также играет важную роль. Ввиду того, что многие медицинские препараты (особенно вводимые внутривенно) являются аминами, их солями или четвертичными аммониевыми солями, мы обращаем внимание, что значительная их часть при длительном использовании может увеличивать риск тромбообразования, даже если в настоящий момент подобные эффекты для них не описаны. Высказывается предположение о возможности использования подобных соединений в качестве потенциальных составляющих лекарственных средств для лечения заболеваний (например, некоторых видов гемофилий), связанных с пониженной способностью крови к свертыванию.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. В. Рыжаков

Получена: 18 апреля 2019 года

Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Введение

Тромбообразование – процесс формирования сгустков крови в местах повреждения сосудистой стенки с целью остановки кровотечений и обеспечения сохранности сосудистой системы, препятствующий избыточной потере крови (Colman et al., 2006; Васильев и др., 2013). Активация свертывания крови может быть инициирована нарушением целостности ткани (внесосудистый или внешний путь) или процессами, которые начинаются на внутренней поверхности сосуда (внутрисосудистый или внутренний путь). В обоих случаях при участии ионов кальция и фосфолипидов запускается каскад протеолитических реакций: из неактивных предшественников ферментов (зимогенов) путем отщепления пептидов образуются активные сериновые протеиназы, которые воздействуют на другие белки. Различаются внешний и внутренний механизмы только начальными стадиями до активации протромбина (фактора II), который, в свою очередь, приводит к образованию тромбина (IIa), активации фибриногена и формированию тромба. Однако в том случае, когда тромботический процесс становится гиперактивирован или является

самостоятельной причиной повреждения различных сосудов, он демонстрирует собой патологию, представляющую опасность не только для тромбированного сосуда, но и организма в целом (Colman et al., 2006; Buller et al., 2005). Заболевания, так или иначе связанные с тромбозами сосудов различных локализаций, составляют до 65 % от всех форм сердечно-сосудистых патологий. Так, в США наблюдается 600 тыс. случаев тромбоэмболии легочной артерии в год, причем в 10 % из них регистрируется летальный исход (Buller et al., 2005; Wells, 2007).

В ветеринарной практике одной из причин серьезного нарушения кровообращения и часто смерти животного является тромбоэмболия (синдром острого нарушения кровообращения в результате закупорки артерии тромбом). От тромба отслаиваются частицы и распространяются по всему организму животного, забивая мелкие сосуды и нарушая циркуляцию крови. При этом начинается воспалительная реакция, которая растворяет сгустки и может угрожать жизни животного, если поражено слишком много сосудов или большой сосуд (легочная артерия, аорта). Аналогичный процесс нередко наблюдается у человека.

Тромбоэмболия является наиболее частым и опасным осложнением застойной сердечной недостаточности у кошек. Ей предшествует избыточное образование тромбов в венах, где основными механизмами свертывания являются плазменные факторы формирования фибринового сгустка. В случае тромбоэмболии артерии в месте локализации тромба добавляются и тромбоцитарные факторы, приводящие к фиксации сгустка и дополнительного тромбоза артерии ниже места закупорки. Основой лечения кошек является скорейшее восстановление гемодинамики, для чего необходимо ослабить болевой синдром и провести инфузионную терапию коллоидными растворами для улучшения реологических свойств крови. Только на фоне этого лечения используют прямые антикоагулянты и, возможно, тромболитические препараты. Для профилактики ТЭ при хронической сердечной недостаточности при появлении признаков застоя, а также для профилактики рецидивов ТЭ используют непрямые антикоагулянты – ацетилсалициловую кислоту, клопидогрель, варфарин. Назначение антикоагулянтов оправдано теоретическими данными, но эффективность их у кошек пока не имеет однозначных доказательств (Герке, 2014).

Для изучения стадий процесса тромбообразования, роли факторов свертывания, а также для оценки эффективности препаратов и агентов, используемых для профилактики и лечения тромбоза вен применяются модели венозного тромбоза. В отличие от человека, у лабораторных животных отсутствует тромбофилический синдром (состояние, которое в сочетании с факторами риска увеличивает вероятность возникновения тромбов в несколько раз), что является главной проблемой воспроизведения венозного тромбоза в эксперименте. В современных исследованиях, посвященных доклинической оценке эффективности антикоагулянтов, в качестве моделей венозного тромбоза используется экспериментальная технология локальной гиперкоагуляции (Wessler et al., 1959). Тромбоз воспроизводится комбинацией гиперкоагуляции с последующим венозным стазом, путем введения животным гетерогенной сыворотки или раствора тканевого тромбопластина. Венозный стаз достигается путем перевязки или пережатия обычно крупной вены (Сонин и др., 2014).

Одним из основных антитромботических средств в лечении обострений ишемической болезни сердца до настоящего времени

остается ацетилсалициловая кислота. Она подавляет агрегацию тромбоцитов, является вазодилататором (сосудорасширяющее средство) и предупреждает образование тромбов. Вместе с тем, согласно работе (Айнетдинова и др., 2007), от 5 до 45 % пациентов оказываются генетически резистентными к ее действию. Среди лекарственных препаратов, также обладающих антитромботическими свойствами, в настоящее время применяются клопидогрель, тиклопидин, дипиридамол, тирофибан, апиксабан, ривароксабан и другие, включающие в качестве компонентов соединения с азотсодержащими гетероциклами.

Вместе с тем в некоторых случаях, в частности при хирургических вмешательствах, может наблюдаться обильное кровотечение. Подобными примерами также могут служить такие заболевания, как гемофилия типа А, вызванная недостатком фактора свертывания крови VIII (FVIII), или гемофилия типа В, возникающая при недостатке фактора IX (FIX), идиопатическая тромбоцитопения (ITP), вызванная пониженным содержанием тромбоцитов. Гемофилия встречается приблизительно у одного из 10 000 новорожденных. Согласно оценке, основанной на ежегодном глобальном опросе, проводимом Всемирной федерацией гемофилии, число людей с гемофилией в мире составляет приблизительно 400 тыс. человек. Гемофилия А встречается чаще, чем гемофилия В, и составляет 80–85 % от общего числа людей с этим заболеванием. Обычно гемофилия поражает лиц мужского пола со стороны матери. Однако как гены FVIII, так и гены FIX подвержены мутации *de novo*, и в одной трети всех случаев болезнь является результатом спонтанной мутации в отсутствие генетической предрасположенности к заболеванию (Руководство..., 2012).

Поскольку полностью излечить гемофилию невозможно из-за дефекта на уровне генов, то терапия данного заболевания направлена в первую очередь на компенсацию дефицита факторов свертывания. Такая терапия называется заместительной, т. к. в организм человека вводятся препараты, содержащие вещества, которых в организме вырабатывается недостаточно. Заместительная терапия позволяет поддерживать нормальную свертываемость крови и купировать очаг геморрагии.

Дополнительно к заместительной терапии применяют симптоматические средства, которые необходимы для купирования тех или

иных возникающих расстройств функционирования различных органов и систем. Например, для остановки возникшего кровотечения больным гемофилией назначаются препараты аминокaproновой (ацикапрон, афибрин, амикар, карпацид, кармапол, эп-

сикапрон), транексамовой (циклокапрон, транексам, троксаминат, экзацил), а также аминометилбензойной кислот (амбен или десмопрессин (синтетический аналог вазопрессина)) (рис. 1) (Руководство..., 2012).

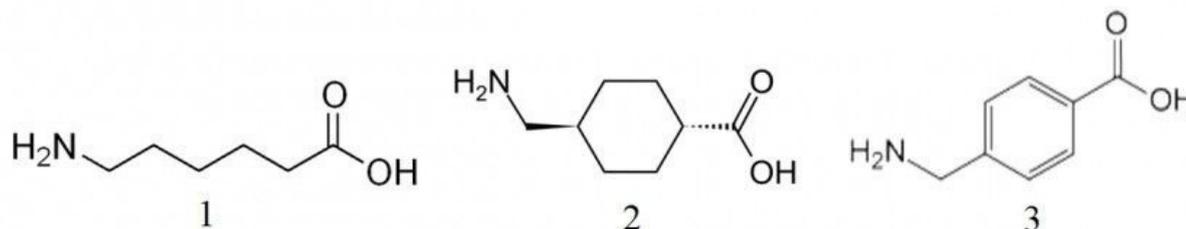


Рис. 1. Формулы 6-аминокапроновой (1), транексамовой (2) и 4-аминометилбензойной (3) кислот
Fig. 1. Formulas of 6-aminocaproic (1), tranexamic (2) and 4-aminomethylbenzoic (3) acids

Ввиду того что среди лекарственных средств, применяемых для регуляции процесса свертывания крови, довольно большая часть содержит аминогруппы или четвертичные атомы азота, мы решили выяснить, насколько важно их присутствие с точки зрения влияния на коагуляционные свойства крови.

Материалы

Соединения (№ 14, 15, 18–27, 33, 34, 36–38; табл. 3; Acros organics, содержание 99 %) использовали без дополнительной очистки. Гидрогалогениды получали взаимодействием соответствующих аминов с соляной или бромистоводородной кислотами. Ацетиленовые амины и четвертичные аммониевые соли (ЧАС) синтезировали, как описано в работе (Андреев, 2007). N¹,N¹-Диметил-N²-фенилформамидин получали согласно (Oszczarowicz, Raczynska, 1983), а диамино- и диметоксифуразано[3,4-b]пиразины – согласно (Sharchenkov, Andrianov, 1997). Соединения 2-бензоил-3-(1-метил-1H-имидазол-2-ил)-3-фенилпропанонитрил (Trofitov, Andriyankova, 2011), (Z)-3-(3-метил-2-тиоксо-2,3-дигидро-1H-имидазол-1-ил)-3-фенил-2-пропенонитрил (Belyaeva, Andriyankova, 2014) и bis-(2-фенетил)-[2-(1H-имидазолил)-этил]фосфанселенид (Gusarova, Malysheva, 2011) были синтезированы и любезно предоставлены для исследований д. х. н. К.В. Беляевой и д. х. н. С.Ф. Малышевой (Иркутский институт химии им. А. Е. Фаворского Сибирского отделения Российской академии наук).

Методы

Изучение влияния различных азотсодержащих органических соединений на скорость свертывания крови выполнено на об-

разцах крови мышей линий C57BL/6, MOLF и их гибридов. Измерение времени образования сгустка крови проводили в пробах, содержащих кровь одной мыши и 0.1 мл диметилсульфоксида (контроль) или 0.1 мл 0.1 % раствора исследуемого соединения в диметилсульфоксиде (опытные пробы) согласно методике (Клиническая..., 2013) в нашей модификации.

Полученные результаты обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики, оценивая достоверность отличий по критерию U Вилкоксона – Манна – Уитни (Гублер, Генкин, 1969). Различия считали достоверными при $p \leq 0.05$.

Результаты

Исследования с использованием 38 как эндогенных (цитидин, уридин), так и экзогенных веществ показали, что наличие атома азота в молекулах, за редким исключением (гидробромид дибензиламина и дипропаргиланилин), приводит к существенному ускорению коагуляции крови мышей. Этот эффект является универсальным и проявляется в случае различных азотсодержащих соединений (предельных, ацетиленовых, ароматических и гетероароматических аминов, их гидрогалогенидов и четвертичных аммониевых солей), сильно различающихся по основности.

В данной статье описаны полученные нами *in vitro* результаты экспериментов по коагуляции крови мышей (C57BL/6, MOLF и их гибридов) в присутствии различных эндогенных (уридин и цитидин) и экзогенных азотсодержащих соединений (предельных, ацетиленовых, ароматических и гетероароматических аминов, их гидрогалогенидов и четвертичных аммониевых солей) (табл. 1).

Таблица 1. Способность аминов и ЧАС изменять время свертывания крови мышей (C57BL/6, MOLF и их гибридов)
 Table 1. The ability of amines and QAS to change the blood clotting time of mice (C57BL/6, MOLF and their hybrids)

№	Название исследуемого вещества и его формула	Время свертывания крови, сек.		Эффект, %	Число опытов	p
		контроль	опыт			
гидрогалогениды аминов						
1	Гидробромид дибензиламина (PhCH ₂) ₂ NH·HBr	35	33	94	14	> 0.05
2	Гидробромид трет-бутиламина трет-BuNH ₂ ·HBr	49	36	74	12	< 0.05
3	Гидробромид н-октиламина C ₈ H ₁₇ NH ₂ ·HBr	53	27	52	13	< 0.001
4	Гидробромид ди-н-октиламина (C ₈ H ₁₇) ₂ NH·HBr	53	32	61	14	< 0.05
5	Гидрохлорид триоктиламина (C ₈ H ₁₇) ₃ N·HCl	53	27	51	9	< 0.05
6	Гидрохлорид н-октил пропаргиламина C ₈ H ₁₇ NH(CH ₂ C≡CH)·HCl	53	21	39	11	< 0.001
ЧАС						
7	Бромид диметилпропаргил октадециламмония [(CH ₃) ₂ N(C ₁₈ H ₃₇)(CH ₂ C≡CH)]Br	37	27	73	16	< 0.001
8	Бромид три-н-бутилпропаргил аммония [(C ₄ H ₉) ₃ NCH ₂ C≡CH]Br	40	34	85	18	< 0.01
9	Бромид три-н- октилпропаргиламмония [(C ₈ H ₁₇) ₃ NCH ₂ C≡CH]Br	47	19	40	15	< 0.001
10	Бромид три-н-октилбутиниламмония [(C ₈ H ₁₇) ₃ NCH ₂ C≡CCH ₃]Br	37	21	57	9	< 0.001
11	Бромид три-н-октилоктиниламмония [(C ₈ H ₁₇) ₃ NCH ₂ C≡CC ₅ H ₁₁]Br	43	29	46	9	< 0.001

Таблица 1. Продолжение

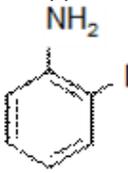
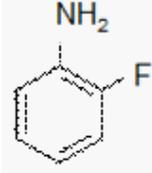
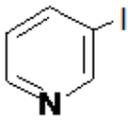
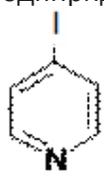
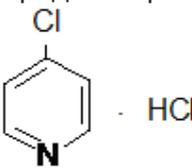
№	Название исследуемого вещества и его формула	Время свертывания крови, сек.		Эффект, %	Число опытов	p
		контроль	опыт			
12	Бромид тетра-н-октиламмония $[(C_8H_{17})_4N]Br$	36	31	87	19	< 0.001
13	Бромид тетрабутиламмония $[(C_4H_9)_4N]Br$	30	22	83	9	< 0.001
производные анилина и пиридина						
14	2-иоданилин 	34	23	68	11	< 0.001
15	2-фторанилин 	34	24	71	10	< 0.001
16	4-фтор-N-пропаргиланилин $4-F-C_6H_4NHCH_2C\equiv CH$	38	29	77	14	< 0.001
17	N,N-дипропаргиланилин $C_6H_5N(CH_2C\equiv CH)_2$	36	34	94	10	< 0.05
18	3-иодпиридин 	34	23	68	10	< 0.001
19	4-иодпиридин 	34	23	68	10	< 0.001
20	Гидрохлорид 4-хлорпиридина 	34	23	68	9	< 0.001

Таблица 1. Продолжение

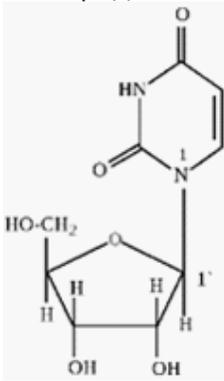
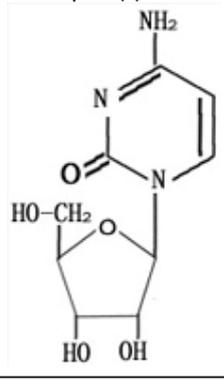
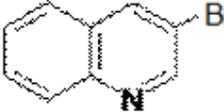
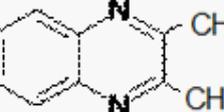
№	Название исследуемого вещества и его формула	Время свертывания крови, сек.		Эффект, %	Число опытов	p
		контроль	опыт			
производные пиридина						
	Уридин					
21		34	25	74	9	< 0.001
	Цитидин					
22		34	22	65	9	< 0.001
производные хинолина и хиноксалина						
	3-бромхинолин					
23		43	29	68	8	< 0.001
	3-аминохинолин					
24		43	27	62	9	< 0.001
	2,3-диметилхиноксалин					
25		34	25	73	10	< 0.001

Таблица 1. Продолжение

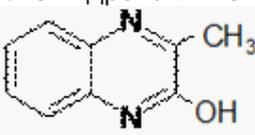
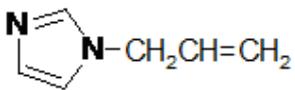
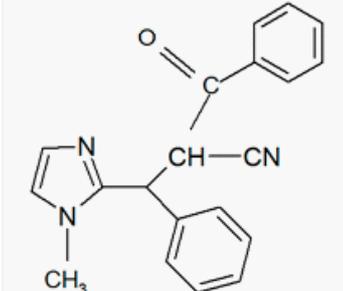
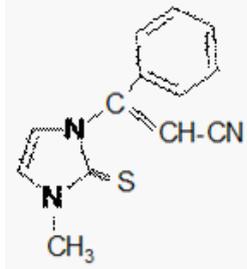
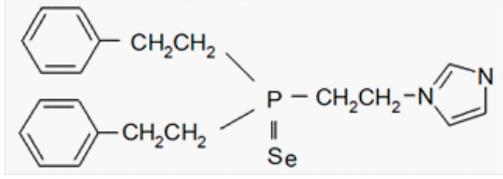
№	Название исследуемого вещества и его формула	Время свертывания крови, сек.		Эффект, %	Число опытов	p
		контроль	опыт			
2-метил-3-гидроксихиноксалин						
26		34	21	63	10	< 0.001
производные имидазола и фуразано[3,4-b]пиразина						
1-аллилимидазол						
27		32	20	64	10	< 0.001
2-бензоил-3-(1-метил-1H-имидазол-2-ил)-3-фенилпропанонитрил						
28		40	29	72	9	< 0.01
(Z)-3-(3-метил-2-тиоксо-2,3-дигидро-1H-имидазол-1-ил)-3-фенил-2-пропенонитрил						
29		39	27	70	11	< 0.01
Bis-(2-фенетил)-[2-(1H-имидазолил)-этил]фосфанселенид						
30		37	27	73	14	< 0.001

Таблица 1. Продолжение

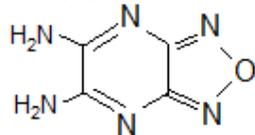
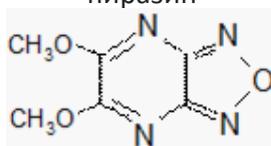
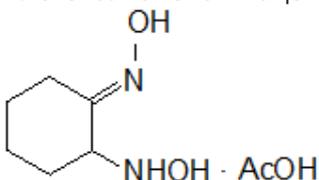
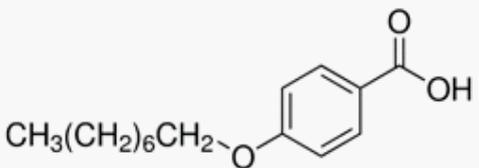
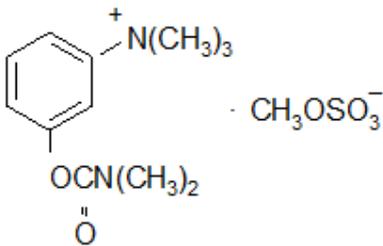
№	Название исследуемого вещества и его формула	Время свертывания крови, сек.		Эффект, %	Число опытов	p
		контроль	опыт			
31	5,6-диаминофуразано [3,4-b]пиразин 	32	20	62	9	< 0.001
32	5,6-Диметоксифуразано [3,4-b] пиразин 	32	23	73	9	< 0.001
другие соединения						
33	2-(N-гидроксиламино) циклогексаноноксим ацетат 	30	22	73	7	< 0.001
34	3-N,N-диметиламино пропионитрил (CH ₃) ₂ NCH ₂ CH ₂ CN	30	24	80	8	< 0.001
35	N ¹ ,N ¹ -диметил- N ² -фенилформамидин (CH ₃) ₂ NCH=N-Ph	36	25	65	9	< 0.001
36	4-октилоксибензойная кислота 	34	25	74	9	< 0.001
лекарственные азотсодержащие препараты						
37	Неостигмин метилсульфат 	30	21	71	9	< 0.001

Таблица 1. Продолжение

№	Название исследуемого вещества и его формула	Время свертывания крови, сек.		Эффект, %	Число опытов	p
		контроль	опыт			
38	Гидразид изоникотиновой кислоты (изониазид) 	38	31	82	22	< 0.05

Обсуждение

В справочном издании М. Д. Машковско-го «Лекарственные средства» (Машковский, 2016) около 400 страниц из 1000 посвящены описанию препаратов с чрезвычайно разно-

образным фармакологическим действием, имеющих в своем составе указанные функциональные группы или азотсодержащие гетероциклы. Примеры некоторых из них представлены в табл. 2.

Таблица 2. Лекарственные средства, являющиеся аминами различных классов и описанные в работе (Машковский, 2016)

Table 2. Medicines that are amines of various classes and described in the work (Mashkovsky, 2016)

Лекарственные средства	Страницы
действующие преимущественно на центральную нервную систему	
снотворные, противосудорожные, психотропные, для неингаляционного наркоза, для лечения паркинсонизма, анальгетические, ненаркотические противокашлевые, рвотные и противорвотные средства	23-197
действующие преимущественно на периферические нейромедиаторные процессы	
ацетилхолин и холиномиметические вещества, ингибиторы и реактиваторы холинэстеразы, антихолинергические, ганглиостимулирующие и блокирующие, курареподобные, адреналин и адреномиметические вещества, антиадренергические соединения, дофамин и дофаминергические вещества, серотонин и действующие преимущественно на серотонинергические рецепторы, гистамин и противогистаминные средства	199-308
действующие преимущественно в области чувствительных нервных окончаний	
местноанестезирующие, муколитические средства	309-364
действующие на сердечно-сосудистую систему	
кардиотонические, антиаритмические, средства, улучшающие кровоснабжение органов и тканей	377-489
усиливающие выделительную функцию почек	
диуретические, тормозящие образование мочевых конкрементов и облегчающие их выведение с мочой	496-512
гепатотропные	
желчегонные, гепатопротекторные средства	519, 523

Таблица 2. Продолжение

Лекарственные средства	Страницы
влияющие на мускулатуру матки	
утеротонические средства	527, 531
регулирующие метаболические процессы	
регулирующие функцию щитовидной железы, витамины и родственные препараты, аминокислоты, различные препараты, стимулирующие метаболические процессы и процессы иммунитета	542-729
иммуномодулирующие	
иммуносупрессоры, средства для профилактики и лечения лучевой болезни	740-754
используемые для лечения инфекционных заболеваний	
антисептические и инсектицидные средства	764-956
противоопухолевые	
алкилирующие соединения, антиметаболиты, противоопухолевые антибиотики, гормональные препараты, ингибиторы протеинкиназ и др.	969-1021

Для того чтобы упростить анализ литературных данных, мы постарались ограничиться соединениями, которые используются внутривенно/внутримышечно, т. е. непосредственно взаимодействуют с тканями и кровеносной системой, не подвергаясь предварительным превращениям, как, на-

пример, при введении перорально (per os).

Данные по некоторым активностям лекарственных средств, представленные в работе (Машковский, 2016), и информация из инструкций по их применению приведены в табл. 3.

Таблица 3. Лекарственные средства, являющиеся аминами или ЧАС, используемые внутривенно/внутримышечно (кроме парמידина) и влияющие на коагуляционные свойства крови

Table 3. Medicinal products, which are amines or QAC, used intravenously/intramuscularly (except for parmidine) and affecting the coagulation properties of blood

№	Препарат	Применение // Противопоказания и побочное действие
активация тромбообразования		
1	ε-аминокапроновая кислота	остановка кровотечений при хирургических вмешательствах и различных патологических состояниях, при которых повышена фибринолитическая активность крови и тканей // склонность к тромбозу и эмболии, нарушения мозгового кровообращения, синдром диссеминированного внутрисосудистого свертывания
2	Амбен (аминометил бензойная кислота)	остановка кровотечений при хирургических вмешательствах и различных патологических состояниях, сопровождающихся повышением фибринолитической активности крови и тканей, а также при геморрагических диатезах тромбоцитопенического происхождения // склонность к тромбозу и эмболии, нарушения мозгового кровообращения, синдром диссеминированного внутрисосудистого свертывания

Таблица 3. Продолжение

№	Препарат	Применение // Противопоказания и побочное действие
3	Транексамовая кислота	кровотечения, обусловленные повышением фибринолиза: гемофилия, геморрагические осложнения фибринолитической терапии, тромбоцитопеническая пурпура, апластическая анемия, лейкозы, кровотечения во время и после операций, при родах, легочное, носовое, желудочно-кишечное кровотечения, моно- и метроррагии // субарахноидальное кровоизлияние, с осторожностью – тромбгеморрагические осложнения (в сочетании с гепарином и непрямыми антикоагулянтами), тромбоз (тромбофлебит, глубоких вен, тромбоэмболический синдром, инфаркт миокарда), гематурия из верхних отделов мочевыводящих путей (возможна обструкция кровяным сгустком), почечная недостаточность (возможна кумуляция)
4	Векуроний (ЧАС)	релаксация скелетной мускулатуры (при хирургических операциях под общей анестезией) // заболевания сердечно-сосудистой системы, выраженные нарушения функции печени и почек, возможны миоглобинемия и миоглобинурия, описано уменьшение парциального тромбопластинового и протромбинового времени
5	Камфоний (ЧАС)	артериальная гипертензия, язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки // противопоказан при тромбозах (ганглиоблокатор), инфаркте миокарда, инсульте, артериальной гипертензии (криз)
6	Бензогексоний (ЧАС)	контролируемая гипертензия, применяют при язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки // противопоказан при тромбозах (ганглиоблокатор), инфаркте миокарда, инсульте
7	Циметидин	язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки, при панкреатитах и желудочно-кишечных кровотечениях // при нарушениях функций печени и почек
8	Ранитидин (гидрохлорид)	обострения язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, профилактика кровотечений желудочно-кишечного тракта // цирроз печени с портосистемной энцефалопатией, острая порфирия, печеночная или/и почечная недостаточность
9	Фамотидин	профилактика и терапия обострений язвенной болезни, симптоматических язв двенадцатиперстной кишки и желудка в послеоперационном периоде, при кровотечении из верхних отделов желудочно-кишечного тракта // при длительном использовании возможны тромбоцитопения, агранулоцитоз, гемолитическая анемия
10	Низатидин	обострения язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, кровотечения из верхних отделов ЖКТ // нарушения функций печени, анемия, тромбоцитопения
11	Серотонин (адипинат)	стимулятор агрегации тромбоцитов, увеличивает концентрацию тромбоцитов в крови, усиливает слипание, предотвращает потерю крови; рекомендуется людям с тромбоцитопенией, тромбоцитопатией // гломерулонефрит, заболевания почек, артериальная гипертензия, острый тромбоз, ангионевротический отек, заболевания, сопровождающиеся гиперкоагуляцией

Таблица 3. Продолжение

№	Препарат	Применение // Противопоказания и побочное действие
12	Адроксон (гидрат)	стимулятор агрегации тромбоцитов, останавливает капиллярные кровотечения, понижает проницаемость стенок капилляров, желудочно-кишечные кровотечения, при артериальных кровотечениях неэффективен // гиперчувствительность, онкологические заболевания, сердечно-сосудистые нарушения
13	Этамзилат (сульфонат диэтиламина)	останавливает капиллярные кровотечения, стимулирует образование тромбоцитов, активирует образование тканевого тромбопластина в месте повреждения мелких сосудов, способствует адгезии и агрегации тромбоцитов, уменьшает кровоточивость // тромбоз, тромбоэмболия, острая порфирия, гемобластоз у детей, геморрагии на фоне антикоагулянтов
14	Роксатидин	язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки // возможны транзиторное повышение уровня трансаминаз в крови, нейтропения, тромбоцитопения
15	Циклозил (гидрохлорид)	м-холиноблокирующее средство, является третичным аналогом хлорозила (ЧАС), но в отличие от него проникает через гематоэнцефалический барьер // при гипертрофии предстательной железы, острой почечной и печеночной недостаточности
16	Апрофен (гидрохлорид)	периферическое и центральное м- и н-холиноблокирующее действие; применяют при спазмах при язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, спазме сосудов головного мозга; расширяет сосуды, в том числе коронарные // при гипертрофии предстательной железы, острой почечной и печеночной недостаточности
антиагрегационное действие		
17	Аминофиллин	бронхообструктивный синдром любого генеза, гипертензия в малом круге кровообращения, нарушение мозгового кровообращения по ишемическому типу // язва желудка или двенадцатиперстной кишки, кровоизлияние в сетчатку глаза, геморрагический инсульт, кровотечение в недавнем анамнезе
18	Ксантинола никотинат (соль никотиновой кислоты)	расширяет периферические сосуды, улучшает периферическое, коллатеральное, мозговое кровообращение и микроциркуляцию в сосудах сетчатой оболочки глаза, подавляет агрегацию тромбоцитов, активирует фибринолиз, снижает вязкость крови // острое кровотечение, острый инфаркт миокарда, острая сердечная недостаточность, артериальная гипотензия, язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки в фазе обострения, острая почечная недостаточность, глаукома
19	Циннаризин	ослабляет сократимость гладких мышц сосудов, положительно влияет на мозговое, коронарное и периферическое кровообращение, увеличивает способность эритроцитов к деформации и снижает повышенную вязкость крови // острый период геморрагического инсульта, ушиба мозга, тяжелая печеночная недостаточность, с осторожностью при нарушениях картины крови и кровоточивости

Таблица 3. Продолжение

№	Препарат	Применение // Противопоказания и побочное действие
20	Пармидин (таблетки, мазь)	препятствует агрегации тромбоцитов, стимулирует фибринолиз, используют в комплексной терапии атеросклероза сосудов мозга, сердца, конечностей, тромбозе вен сетчатки, трофических язвах конечностей // при нарушениях функций печени и почечной недостаточности
21	Фосфаден, АМФ	участвует в нормализации биосинтеза порфиринов, оказывает сосудорасширяющее и антиагрегационное действие, применяют при острой перемежающейся порфирии, тромбозе вен, иногда при ишемической болезни сердца // повышенная чувствительность к аденозинфосфату
22	Эмоксипин (гидрохлорид)	ангиопротекторная, антиагрегационная активность, в офтальмологической практике для лечения тромбоза центральной вены сетчатки и ее ветвей, осложненной миопии, при нарушениях мозгового кровообращения, в неврологии и нейрохирургии назначают при ишемических и геморрагических нарушениях мозгового кровообращения, в том числе и травматического, после операций по поводу эпи- и субдуральных гематом // гиперчувствительность к препарату
23	Пилокарпин (гидрохлорид)	в офтальмологии применяют для улучшения трофики глаза при тромбозе центральной вены сетчатки, острой непроходимости артерии сетчатки, кровоизлияниях в стекловидное тело // гиперчувствительность к пилокарпину
24	Мельдоний, милдронат 3-(2,2,2-Триметилгидразиний) пропионат (моногидрат) (ЧАС)	пониженная работоспособность, послеоперационный период для ускорения реабилитации; в составе комплексной терапии – ИБС (стенокардия, инфаркт миокарда), хроническая сердечная недостаточность, острые и хронические нарушения мозгового кровообращения, в офтальмологии – гемофтальм и кровоизлияния в сетчатку различной этиологии, тромбоз центральной вены сетчатки и ее ветвей // гиперчувствительность, повышение внутричерепного давления (при нарушении венозного оттока, внутричерепных опухолях), осторожность при заболеваниях печени и/или почек; совместим с классическими антикоагулянтами и антиагрегантами
25	Бретилия тозилат (ЧАС)	желудочковые аритмии: желудочковая тахикардия, экстрасистолия // острые нарушения мозгового кровообращения, артериальная гипотензия, выраженная почечная недостаточность, феохромоцитомы

Как видно из табл. 3, лекарственные средства, так или иначе влияющие на коагуляцию крови, можно подразделить на две основные группы: активирующие тромбообразование и обладающие антиагрегационным действием. Вместе с тем необходимо отметить, что у большинства из этих лекарственных средств обозначенные свойства не являются первичными, т. е. они могут проявляться при длительном применении, возникать как побочный эффект либо не проявляться вообще. Все зависит от механизма действия реагента, достаточного количества клеточных мишеней (специфических рецеп-

торов) и генетических особенностей организма. Также следует обратить внимание на то, что эффекты соединений *in vitro* и *in vivo*, особенно при использовании различных модельных систем, нередко бывают прямо противоположными.

Как видно из данных табл. 1, все исследуемые азотсодержащие соединения, за исключением № 1, 17, существенно ускоряют свертывание крови (на 15–60 % по сравнению с контролем). Гидробромиды дибензиламина и дипропаргиланилина, в отличие от других реагентов, содержат по 2 сильные электроноакцепторные (обладающие от-

рицательным индуктивным эффектом) пропаргильные или бензильные группы и имеют низкую основность (рКа дибензиламина 0.79).

Отметим, что максимальную способность к свертыванию крови показывают амины и ЧАС, содержащие *n*-октильные группы: № 3–6, 9–11 (40–60 %). Только у бромида тетраоктиламмония № 12 (68 %) и 4-октилоксибензойной кислоты № 36 (74 %) эффект немного слабее. Особое поведение этих алкильных групп (аномально высокие значения констант устойчивости комплексов) было нами впервые обнаружено при исследовании координации аминов с Zn-тетрафенилпорфирином (Андреев и др., 2014; Андреев, Соболев, 2015). Возможно, при усилении процесса свертывания крови координационная способность лигандов с *n*-октильными группами по отношению к Fe(II)-протопорфиру IX, входящему в состав гемоглобина, также играет не последнюю роль. Отметим, что в случае ЧАС, содержащих алкильные группы другой длины (№ 7, 8, 13), сворачивание крови идет медленнее (70–85 %).

Кроме указанных гидрогалогенидов аминов и ЧАС, быструю коагуляцию крови (62–64 %) провоцируют некоторые гетероциклические производные хинолина (№ 24), хиноксалина (№ 26), имидазола (№ 27) и фуразанопиразина (№ 31).

Принимая во внимание высокую вероятность азотсодержащих соединений ускорять свертывание крови (см. табл. 1), мы провели эксперименты с двумя лекарственными средствами, для которых подобный эффект в литературе однозначно не описан. В качестве таких соединений были выбраны прозерин (см. табл. 1, № 37; неостигмин метилсульфат, применяется в виде таблеток и подкожно) и противотуберкулезный препарат изониазид (см. табл. 1, № 38; гидразид изоникотиновой кислоты, применяется внутримышечно и внутривенно). Оказалось, что оба эти вещества существенно увеличивают свертывание крови (на 30 и 20 % соответственно).

Ввиду того, что многие медицинские препараты (особенно вводимые внутривенно) являются аминами, их солями или ЧАС, мы обращаем внимание, что значительная их часть при длительном использовании может увеличивать риск тромбообразования (подобно препаратам № 1–16, см. табл. 3), даже если в настоящий момент подобные эффекты для них не описаны.

Отметим, что этамзилат (№ 13, см. табл. 3), останавливающий капиллярные кровотечения, является солью простейшего вторичного амина – диэтиламина, а очень популярный в настоящее время мельдоний (милдронат), четвертичное аммониевое производное гидразина, применяют при острых и хронических нарушениях мозгового кровообращения, гемофтальме и кровоизлияниях в сетчатку различной этиологии.

Конечно, в нашем организме присутствует огромное количество эндогенных соединений, являющихся аминами и их производными, – аминокислоты, нейромедиаторы, пептиды и белки, нуклеиновые кислоты и т. д. Однако в процессе эволюции природа не просто «выбрала» наиболее безопасные из них, но и максимально сбалансировала их состав в организме с учетом разнообразного и часто противоположного воздействия на процессы тромбообразования. Кроме того, максимальные концентрации таких соединений находятся внутри клеток организма, т. е. изолированы мембранными структурами, что имеет первостепенное значение для поддержания гомеостаза.

В данной статье мы обсуждаем способность экзогенных азотсодержащих соединений различных классов ускорять свертывание крови (см. табл. 1) и подчеркиваем тот факт, что при создании лекарственных средств на их основе следует особое внимание обращать на это свойство. Однако, как показано в табл. 3, некоторые азотсодержащие препараты проявляют антитромботические свойства. Не исключено, что *in vivo* некоторые из исследованных нами соединений (подобно лекарственным средствам № 17–25, см. табл. 3) также будут проявлять подобный эффект, что, конечно, значительно расширит их применение в практической медицине. В настоящее время требуется разработка принципиально новых медицинских препаратов для изготовления стентов с лекарственным покрытием, которые бы обладали большей (в первую очередь противовоспалительной, цитостатической и антитромботической) эффективностью и широтой спектра воздействия. Поэтому поиск новых антитромботических соединений является актуальным и перспективным направлением научных исследований.

Следует также обратить внимание на то, что химические соединения с азотсодержащими группами используются в пищевой промышленности в качестве антиоксидантов, подсластителей, пищевых красителей,

консервантов и других групп соединений, которые добавляют в продукты питания. Это еще одно направление, в рамках которого следует рассматривать биологическую активность аминов и ЧАС, поскольку в этом случае они попадают в наш организм ежедневно.

Заключение

Таким образом, нами обнаружены пер-

спективные органические азотсодержащие соединения экзогенного и эндогенного происхождения, способные ускорять процесс тромбообразования. В последующем нами планируется продолжить исследования в поиске азотсодержащих органических соединений, способных оказывать влияние на процесс тромбообразования.

Библиография

- Айнетдинова Д. Х., Удовиченко А. Е., Сулимов В. А. Резистентность к антитромбоцитарным препаратам у больных ишемической болезнью сердца // РФК. 2007. № 3. С. 52–59. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/rezistentnost-k-antitrombotsitarnym-preparatam-u-bolnyh-ishemicheskoy-boleznyu-serdtsa> (дата обращения: 27.03.2019).
- Андреев В. П. Молекулярные комплексы гетероароматических N-оксидов и ацетиленовых аминов с v-акцепторами как модель исследования нуклеофильности и основности соединений с пространственно доступными реакционными центрами: Дис. ... д-ра хим. наук . Петрозаводск, 2007. 427 с.
- Андреев В. П., Соболев П. С., Зайцев Д. О., Ремизова Л. А., Тафеенко В. А. Координация вторичных и третичных аминов с Zn-тетрафенилпорфирином // ЖОХ. 2014. Т. 84. № 10. С. 1702–1711.
- Андреев В. П., Соболев П. С. Молекулярные комплексы металлопорфиринов как модельная система исследования донорно-акцепторных взаимодействий n,v-типа . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2015. 355 с.
- Васильев С. А., Виноградов В. Л., Смирнов А. Н., Погорельская Е. П., Маркова М. Л. Тромбозы и тромбофилии: классификация, диагностика, лечение, профилактика // РМЖ. 2013. № 17. С. 896–899.
- Герке В. С. Артериальная тромбоэмболия кошек, применение антикоагулянтов // VetPharma. 2014. № 3 (19). С. 34–41.
- Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях . М.: Медицина, 1969. 29 с.
- Клиническая лабораторная диагностика: национальное руководство : В 2 т. Т. 1 / Под ред. В. В. Долгова, В. В. Меньшикова. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. 928 с.
- Машковский М. Д. Лекарственные средства . 16-е изд. М.: Новая волна: Издатель Умеренков, 2016. 1216 с.
- Руководство по лечению гемофилии . 2-е изд. Blackwell Publishing Ltd., 2012. 74 с. URL: <http://www1.wfh.org/publication/files/pdf-1531.pdf> (дата обращения: 12.09.2019).
- Сонин Д. Л. и др. Экспериментальные модели венозного тромбоза на мелких лабораторных животных // Регионарное кровообращение и микроциркуляция. 2014. Т. 13. № 2. С. 11–20.
- Belyaeva K. V., Andriyankova L. V., Nikitina L. P. et al. Three-component reaction of imidazoles, cyanophenylacetylene, and chalcogens: stereoselective synthesis of 3-alkenyl-2-imidazoletiones and -selones // Tetrahedron. 2014. Vol. 70. № 5. P. 1091–1098.
- Buller H. R., Sohne M., Middeldorp S. Treatment of venous thromboembolism // J. Thromb. Haemost. 2005. Vol. 3. P. 1554–1560.
- Colman R. W., Marder V. J., Clowes A. W. et al. Hemostasis and thrombosis. Basic principles and clinical practice. Philadelphia, 2006. 1827 p.
- Gusarova N. K., Malysheva S. F., Belogorlova N. A. et al. A facile atom-economic synthesis of imidazoles with chalcogenophosphoryl substituents via free-radical addition of secondary phosphine chalcogenides to 1-vinylimidazoles // Synthesis. 2011. № 11. P. 1777–1782.
- Oszczapowicz J., Raczynska E. Amidines. Part XI. Basicity of N¹,N¹-dimethylformamidines // Polish J. Chemistry. 1983. Vol. 57. P. 419–428.
- Sharchenkov I. D., Andrianov V. G. Chemistry of furazanopyrazines 3. Metod for the synthesis of 5,6-disubstituted furazanopyrazines // Chemistry of heterocyclic compounds. 1997. Vol. 3. № 10. P. 1219–1233.
- Trofimov B. A., Andriyankova L. V., Belyaeva K. V. et al. C(2)-Functionalization of 1-substituted imidazoles with cyanoacetylenes and aromatic or heteroaromatic aldehydes // Tetrahedron. 2011. Vol. 67. No 6. P. 1288–1293.
- Wells P. S. Integrated strategies for the diagnosis of venous thromboembolism // J. Thromb. Haemost.

2007. Vol. 5 (S 1). P. 41–50.

Wessler S., Reimer S. M., Sheps M. C. Biologic assay of a thrombosis-inducing activity in human serum // J. Appl. Physiol. 1959. № 14. P. 943–946.

THROMBOTIC PROPERTIES OF SOME NITROGEN-CONTAINING SUBSTANCES

ANDREEV
Vladimir Petrovich

*Petrozavodsk State University,
andreev@psu.karelia.ru; a-alex@rkmail.ru*

BELYAEVA
Kseniya Vasilevna

*Irkutsk Institute of chemistry of Siberian branch of RAS,
belyaeva@irioch.irk.ru*

SOBOLEV
Pavel Sergeevich

Petrozavodsk State University, 16862.10.ns@gmail.com

SHOSHIN
Aleksandr Andreevich

Petrozavodsk State University, alx.shoshin@ya.ru

MOCHALINA
Darya Aleksandrovna

Petrozavodsk State University, mochalina.darya@yandex.ru

MALYSHEVA
Svetlana Filippovna

*Irkutsk Institute of chemistry of Siberian branch of RAS,
mal@irioch.irk.ru*

VOLKOVA
Tatyana Olegovna

Petrozavodsk State University, volkovato@yandex.ru

Key words:
thrombosis
coagulation
blood
amines
amine salts
quaternary ammonium salts
hemophilia

Summary: Among the drugs used to regulate the process of blood clotting, a fairly large portion contains amino groups or quaternary nitrogen atoms. From the point of view of influence on coagulation properties of blood their quantity and the spatial organization are of paramount importance for the realization of physiological functions of an organism. Therefore, the study of the mechanisms of thrombosis activation in different species is a necessary condition for the creation of new drugs of this action. In addition, in everyday life we face not only drugs, but also other substances that also have in their composition amino groups or quaternary nitrogen atoms, in particular, various food additives, household chemicals, pollutants and others substances, which undoubtedly contribute an environmental aspect to the problem under consideration. In the article we present the results of the investigation of the ability of various nitrogen-containing compounds (saturated, acetylene, aromatic and heteroaromatic amines, their hydrochlorides and quaternary ammonium salts), to accelerate coagulation (clotting) of the blood in mice carried out in vitro. It depends not only on the acid-base properties of the compounds, since hydrochlorides of amines and quaternary ammonium salts, which are not involved in acid-base interactions, also possess it. The maximum effect is shown by substances containing octyl substituting groups of normal structure in their composition. It is possible that the coordination ability of ligands with n-octyl groups in relation to Fe (II)-protoporphyrin IX, which is a part of hemoglobin, also plays an important role in enhancing the coagulation process. Due to the fact that many medications (especially intravenous) are amines, their salts or quaternary ammonium salts, we note that a significant part of them with prolonged use may increase the risk of thrombosis, even if at the moment such effects are not described for them. It is

suggested that such compounds can be used as potential components of drugs for the treatment of diseases (for example, some types of hemophilia) associated with a reduced blood clotting ability.

Reviewer: A. V. Ryzhakov

Received on: 18 April 2019

Published on: 19 December 2019

References

- Andreev V. P. Sobolev P. S. Zaycev D. O. Remizova L. A. Tafeenko V. A. Coordination of secondary and tertiary amines with Z-tetraphenylporphyrin, ZrOH. 2014. T. 84. No. 10. P. 1702–1711.
- Andreev V. P. Sobolev P. S. Molecular complexes of metallocporphyrins as a model system of investigation of η, ν -type donor-acceptor interactions. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2015. 355 p.
- Andreev V. P. Molecular complexes of heteroaromatic N-oxides and acetylenic amines with ν -acceptors as a model of investigation of nucleofility and basicity of compounds with spatially accessible reaction centers. Petrozavodsk, 2007. 427 p.
- Aynetdinova D. H. Udovichenko A. E. Sulimov V. A. Resistance to antithrombotic preparations in patients with ischemic heart disease, RFK. 2007. No. 3. P. 52–59. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/rezistentnost-k-antitrombotsitarnym-preparatam-u-bolnyh-ishemicheskoy-boleznyu-serdtsa> (data obrascheniya: 27.03.2019).
- Belyaeva K. V., Andriyankova L. V., Nikitina L. P. et al. Three-component reaction of imidazoles, cyanophenylacetylene, and chalcogens: stereoselective synthesis of 3-alkenyl-2-imidazolethiones and -selones, *Tetrahedron*. 2014. Vol. 70. No. 5. P. 1091–1098.
- Buller H. R., Sohne M., Middeldorp S. Treatment of venous thromboembolism, *J. Thromb. Haemost.* 2005. Vol. 3. R. 1554–1560.
- Clinical laboratory diagnostics: national guidance: V 2 t. T. 1, Pod red. V. V. Dolgova, V. V. Men'shikova. M.: GEOTAR-Media, 2013. 928 p.
- Colman R. W., Marder V. J., Clowes A. W. et al. Hemostasis and thrombosis. Basic principles and clinical practice. Philadelphia, 2006. 1827 p.
- Gerke V. S. Arterial thrombembolia in cats, administration of anticoagulants, *VetPharma*. 2014. No. 3 (19). P. 34–41.
- Gubler E. V. Genkin A. A. Application of statistical criteria for the assessment of the difference between two groups of observation in medico-biological investigations. M.: Medicina, 1969. 29 p.
- Guidlines for the treatment of hemophilia. 2-e izd. Blackwell Publishing Ltd., 2012. 74 c. URL: <http://www1.wfh.org/publication/files/pdf-1531.pdf> (data obrascheniya: 12.09.2019).
- Gusarova N. K., Malysheva S. F., Belogorlova N. A. et al. A facile atom-economic synthesis of imidazoles with chalcogenophosphoryl substituents via free-radical addition of secondary phosphine chalcogenides to 1-vinylimidazoles, *Synthesis*. 2011. No. 11. P. 1777–1782.
- Mashkovskiy M. D. Medicine remedies. 16-e izd. M.: Novaya volna: Izdatel' Umerenkov, 2016. 1216 p.
- Oszczapowicz J., Raczynska E. Amidines. Part XI. Basicity of N1,N1-dimethylformamidines, *Polish J. Chemistry*. 1983. Vol. 57. P. 419–428.
- Sharchenkov I. D. Andrianov V. G. 3,4-bpyrazines 3. Metod for the synthesis of 5,6-disubstituted furazanopyrazines, *Chemistry of heterocyclic compounds*. 1997. Vol. 3. No. 10. P. 1219–1233.
- Sonin D. L. Experimental models of venous thrombosis in small laboratory animals, *Regionarnoe krovoobraschenie i mikrocirkulyaciya*. 2014. T. 13. No. 2. P. 11–20.
- Trofimov B. A., Andriyankova L. V., Belyaeva K. V. et al. C(2)-Functionalization of 1-substituted imidazoles with cyanoacetylenes and aromatic or heteroaromatic aldehydes, *Tetrahedron*. 2011. Vol. 67. No 6. P. 1288–1293.
- Vasil'ev S. A. Vinogradov V. L. Smirnov A. N. Pogorel'skaya E. P. Markova M. L. Thromboses and thrombophilias: classification, diagnostics, treatment, prophylaxis, *RMZh*. 2013. No. 17. P. 896–899.
- Wells P. S. Integrated strategies for the diagnosis of venous thromboembolism, *J. Thromb. Haemost.* 2007. Vol. 5 (S 1). R. 41–50.
- Wessler S., Reimer S. M., Sheps M. C. Biologic assay of a thrombosis-inducing activity in human serum, *J. Appl. Physiol.* 1959. No. 14. P. 943–946.



УДК 577.475

ОБНАРУЖЕНИЕ ВИДА *JASCHNOVIA BREVIS* (FARRAN, 1936) В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

БЕРЧЕНКО
Игорь Васильевич

кандидат биологических наук, Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17, berchenko.igor@gmail.com

ЗИМИНА
Ольга Леонидовна

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17, zimina@mmbi.info

Ключевые слова:

Jaschnovia brevis
Copepoda
ледовая фауна
Баренцево море

Аннотация: Настоящая работа посвящена изучению экологических особенностей вида каляноидных копепод *Jaschnovia brevis*, обнаруженного в районе границы распространения ледового покрова в северо-западной части Баренцева моря в ходе двух экспедиций на НИС «Дальние Зеленцы» в июле и ноябре 2017 г. В Баренцевом море данный вид зарегистрирован впервые. Отмечены существенные отличия в пространственном распределении *J. brevis* и ледовых амфипод, обнаруженных на исследованной акватории. На основании полученных данных и доступных литературных сведений обсуждается обоснованность причисления данного вида к автохтонной ледовой фауне. Рассматривается связь особенностей экологии *J. brevis* с такими абиотическими факторами, как глубина, диапазон температур и солености, а также их роль в распространении вида.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 июля 2019 года

Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Введение

Ассоциированная со льдом фауна, к которой относят ряд представителей ракообразных, является неотъемлемой частью морских сообществ арктических и антарктических вод (Мельников, 1989; Gulliksen, Lønne, 1991; Garrison, 1991; Werner, Arbizu, 1999; Arndt, Swadling, 2006). Входящие в данные сообщества виды подразделяются на автохтонные, весь жизненный цикл которых связан со льдом, и аллохтонные, ассоциированные с ним лишь в определенные периоды жизненного цикла (Horner et al., 1992). К автохтонным представителям арктической подледной фауны относятся амфиподы *Gammarus wilkitzki* Birula, 1897, *Onisimus glacialis* G. O. Sars, 1900, *O. nanseni* G. O. Sars,

1900 и *Apherusa glacialis* (Hansen, 1888), мизиды *Mysis polaris* Holmquist, 1959 и копепода *Jaschnovia brevis* (Gulliksen, Lønne, 1991). Однако принадлежность последнего вида к ледовой фауне вызывает ряд сомнений ввиду отсутствия наблюдений всех стадий жизненного цикла вблизи ледовой поверхности.

Изначальной целью нашей работы являлось изучение особенностей распределения автохтонной ледовой фауны амфипод в районе границы распространения ледового покрова в северной части Баренцева моря в зависимости от сезонных особенностей ледовых условий. Однако, после обнаружения в отобранном материале особей *J. brevis*, фокус работы закономерно сместился на данный вид и описание особенностей его

распределения в новом месте обитания, а также пересмотр имеющихся в литературе представлений относительно распространения вида *J. brevis* с целью уточнения его экологических особенностей.

Материалы

Отбор проб зоопланктона был произведен в ходе двух экспедиций ММБИ КНЦ РАН на НИС «Дальние Зеленцы» в июле и ноябре 2017 г. (рис. 1, табл. 1).

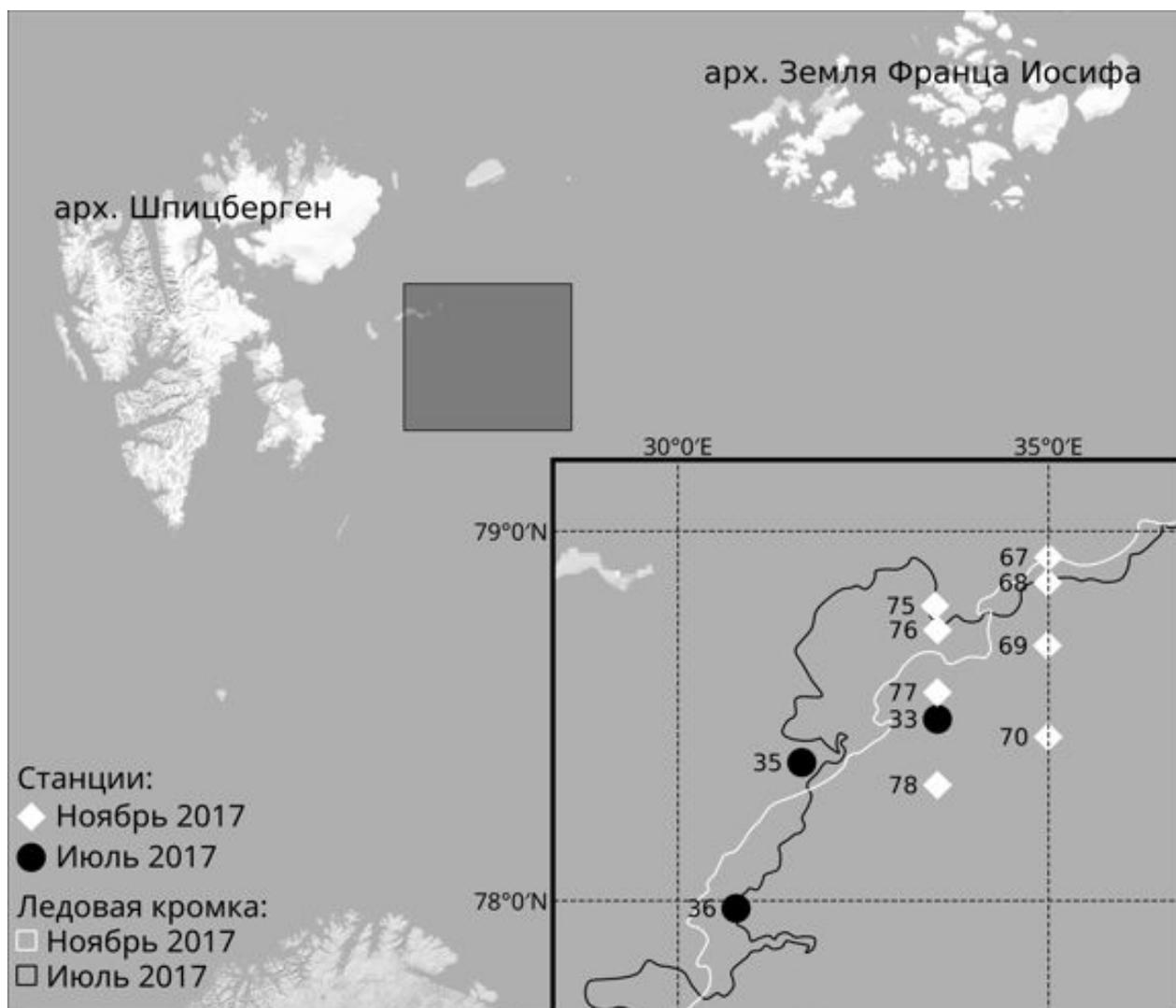


Рис. 1. Схема расположения станций и границы распространения льдов

Fig. 1. Scheme of location of stations and boundaries of ice

Зоопланктон отбирали двумя методами (путем горизонтального и вертикального облова столба воды, см. табл. 1) с использованием сетей ИКС-80 (диаметр входного отверстия 80 см, размер ячеек 500 мкм) и WP-2 (диаметр входного отверстия 50 см, размер ячеек 200 мкм). Вертикальные ловы в июле осуществлялись от дна до поверхности, в ноябре – в слое 0–50 м. Горизонтальные ловы выполнялись в течение 10 минут с момента касания входного обруча поверхности до полного его выхода из воды. В течение этого времени судно циркулировало с постоянной скоростью, равной 3 узлам. Максимальный слой облова не превышал 5–10 метров. На

станциях 67 и 75 (см. рис. 1), ввиду присутствия у поверхности большого количества мелких ледовых образований, горизонтальное траление не проводилось. Всего в ходе экспедиционных работ было отобрано 20 проб на 11 станциях.

Абиотические характеристики среды на станциях, такие как соленость и температура, измерялись при помощи CTD зонда SBE 19 plus V2 и SBE 19 plus фирмы SEA-BIRD ELECTRONICS (США).

Собранный материал фиксировали 4 %-ным раствором формалина. При дальнейшей камеральной обработке каждую пробу просматривали тотально в камере Богорова

Таблица 1. Характеристики станций отбора проб

Станция	Дата	Широта	Долгота	Орудие лова	Горизонтальный лов	Вертикальный лов
33	16.07.2017	78.5020	33.5013	ИКС-80	+	+
35	17.07.2017	78.3843	31.6710	ИКС-80	+	+
36	17.07.2017	77.9786	30.7827	ИКС-80	+	+
67	28.11.2017	78.9322	35.0000	WP-2	-	+
68	28.11.2017	78.8657	34.9877	ИКС-80, WP-2	+	+
69	28.11.2017	78.6998	34.9847	ИКС-80	+	-
70	28.11.2017	78.4542	34.9953	ИКС-80	+	-
75	29.11.2017	78.8050	33.4683	ИКС-80, WP-2	-	+
76	29.11.2017	78.7410	33.5012	ИКС-80, WP-2	+	+
77	29.11.2017	78.5743	33.4997	ИКС-80	+	-
78	29.11.2017	78.3225	33.5007	ИКС-80	+	-

с использованием микроскопа МБС–10.

Информация о границах распространения льдов на исследованной акватории (см. рис.1), о типе льда и его сплоченности была взята на сайте ФГБУ «ААНИИ» (www.aari.ru).

Результаты

Характеристика условий среды

Визуальные наблюдения с борта судна, а также спутниковые данные о положении границы распространения льда во время проведения экспедиционных работ свидетельствуют о том, что ледовая обстановка в районе исследований в июле значительно отличалась от таковой в ноябре. Граница льда была достаточно хорошо видна невооруженным глазом. Сплоченность льда в непосредственной близости от района исследований составляла 7–10 баллов. С другой стороны, в конце ноября ледовый покров только начал формироваться (рис. 1) и был представлен ниласом и молодым льдом низкой сплоченности. Визуально наблюдались отдельные небольшие ледовые поля.

Значения солёности и температуры на станциях в пределах каждого сезона отличались незначительно. Характер их изменения на двух станциях в июле и ноябре в зависимости от глубины представлен на рис. 2. Средние значения температуры и солёности в поверхностном 10-метровом слое на станциях приведены в табл. 2. Особое внимание

с нашей стороны к данному слою вызвано тем, что именно в нем в июле особи *J. brevis* отсутствовали на всех станциях, в то время как в ноябре наблюдалась противоположная картина (за исключением ст. 78). *Jaschnovia brevis* и представители ледовой фауны

В июле на исследованной акватории были обнаружены 3 вида амфипод (*A. glacialis*, *O. glacialis* и *G. wilkitski*) и 1 вид копепод (*J. brevis*), относящихся к представителям ледовой фауны (Gulliksen, Lønne, 1991). Все эти виды присутствовали на наиболее близких к ледовой кромке станциях, в то время как на удалении от нее (ст. 33) были обнаружены только особи *A. glacialis* и *J. brevis*. Следует отметить, что последний вид был зарегистрирован на всех станциях только в вертикальных ловах от дна до поверхности. Глубина в районе проведения работ составляла 220–235 м. Популяция *J. brevis* была представлена II–V копеподитными стадиями развития.

В конце ноября картина пространственного распределения *J. brevis* выглядела сходным образом, за исключением того, что особи вида присутствовали как в поверхностном слое (горизонтальные ловы), так и в нижележащем. Лишь на одной станции – ст. 78 (самая удаленная от границы распространения льда, наравне со ст. 70) не было обнаружено ни одной особи. Возрастная структура популяции *J. brevis*, в

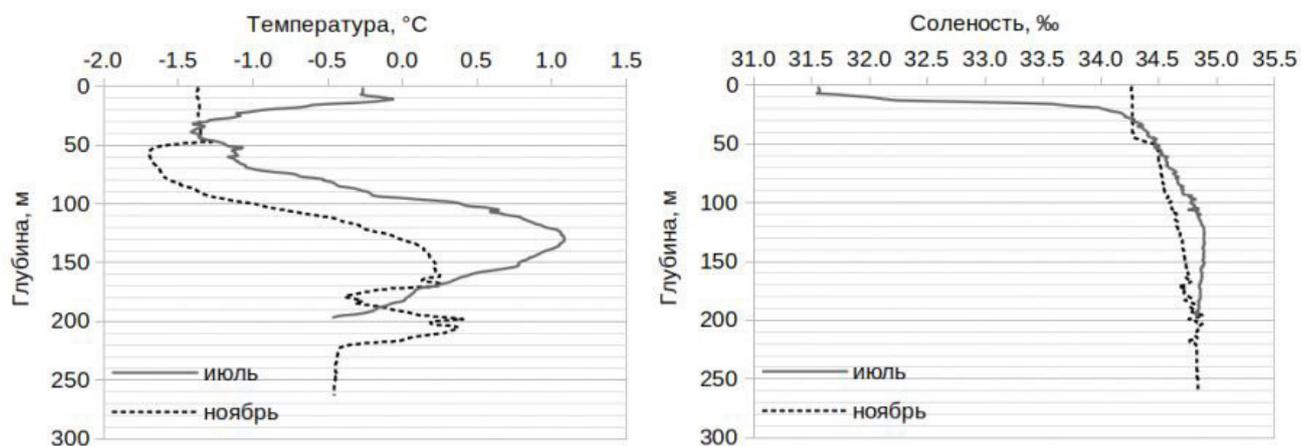


Рис. 2. Распределение показателей температуры и солёности в зависимости от глубины на ст. 35 в июле и ст. 77 в ноябре

Fig. 2. Distribution of temperature and salinity indications depending on depth at st. 35 in July and st. 77 in November

Таблица 2. Значения температуры и солёности в поверхностном слое 0–10 м

Июль						
Станция	Температура, °С			Солёность, ‰		
	Среднее	Мин.	Макс.	Среднее	Мин.	Макс.
33	-0.01	-0.23	0.05	32.42	32.35	32.6
35	-0.24	-0.28	-0.11	31.65	31.55	31.98
36	-0.56	-0.69	-0.38	31.84	31.45	32.51
Ноябрь						
Станция	Температура, °С			Солёность, ‰		
	Среднее	Мин.	Макс.	Среднее	Мин.	Макс.
67	-1.69	-1.69	-1.68	34.04	34.04	34.05
68	н/д			н/д		
69	-1.45	-1.45	-1.45	34.09	34.09	34.09
70	-0.97	-0.97	-0.97	33.96	33.96	33.96
75	-1.78	-1.8	-1.74	34.1	34.1	34.11
76	-1.39	-1.39	-1.38	34.22	34.21	34.22
77	-1.38	-1.38	-1.37	34.26	34.26	34.27
78	-1.48	-1.48	-1.47	34.07	34.07	34.07

отличие от таковой в июле, характеризовалась наличием только старших копепоидных стадий V–VI, причем половозрелые особи были представлены как самками, так и самцами.

Обнаруженные в июле амфиподы практически полностью отсутствовали в конце ноября, за исключением одной особи *G. wilkitski*, обнаруженной в ловах на ст. 69.

Обсуждение

Несмотря на то, что особи *J. brevis* отмечались ранее почти во всех морях российского сектора Арктики, нахождение этого вида на исследованной нами акватории отмечается впервые. Предположение о присутствии *J. brevis* в Баренцевом море высказывалось ранее (Scott et al., 2002), но точного документального подтверждения этому до сих пор получено не было. Ранее на акватории Стур-фьорда были отмечены представители рода *Jaschnovia* (Hirche, Kosobokova, 2011), которые, однако, в равной степени могли являться как видом *J. brevis*, так и *J. tolli* (Linko, 1913). В видовых списках зоопланктона Баренцева моря упоминания *J. brevis* отсутствуют (Dvoretzky, Dvoretzky, 2010). Систематическое описание вида (Markhaseva, 1996) не включает вышеуказанную акваторию в географические границы его местообитания. Однако, если предположить, что *J. brevis* является ассоциированным со льдом видом, и учесть, что в экстремально холодные годы ледовитость Баренцева моря может достигать 86 % от его общей площади (Воды Баренцева..., 2016), то логично заключить, что *J. brevis* в отдельные периоды может иметь широкое распространение, которое не ограничивается лишь северной частью акватории.

Полученный нами материал, а также накопленные к настоящему времени сведения относительно распространения популяции *J. brevis* в различных биотопах позволяют при детальном рассмотрении дать более точную экологическую характеристику данному виду.

Несмотря на многочисленность свидетельств обитания *J. brevis* в непосредственной близости от нижней поверхности ледового покрова, что служит основанием для причисления ее к автохтонной ледовой фауне (Melnikov, Kulikov, 1980; Werner et al., 2002; Scott et al., 2002; Ikävalko, 2004; Kosobokova et al., 2011), можно привести столько же, если не больше, примеров обнаружения

особей этого вида на акваториях, полностью свободных ото льда (Kosobokova et al., 1998; Fetzter et al., 2002; Walkusz et al., 2010, 2013; Ershova et al., 2015).

В дополнение к этому следует отметить и различия в распространении типичных представителей автохтонной ледовой фауны, таких как *G. wilkitski*, *O. glacialis* и *A. glacialis* в прикромочной зоне, обнаруженные нами как в период таяния льда в июле, так и в момент его образования в ноябре. Будучи достаточно жестко привязанными ко льду как субстрату, *G. wilkitski* и *O. glacialis* в июле предсказуемо были обнаружены только на близких к ледовой кромке станциях. Наиболее мобильной из трех видов ледовых амфипод является *A. glacialis*, чем и объясняется ее присутствие на большем расстоянии от ледовой кромки. В конце ноября, когда еще не существует непосредственного контакта только начинающего формироваться ледового покрова с многолетними льдами – центром расселения данных видов (Gulliksen, Lønne, 1991; Нор, Pavlova, 2008), полное отсутствие этих «ледовых» амфипод в нашем материале также является вполне закономерным. При этом *J. brevis* присутствовала на всей исследованной акватории как в июле, так и в ноябре (исключение – ст. 78).

Вместе с тем состав липидов у *J. brevis* сходен с таковым

у *O. glacialis*, *A. glacialis* и *G. wilkitski* (Scott et al., 1999, 2002; Werner, Auel, 2005), что свидетельствует о сходстве их рационов. Отличительной чертой липидов всех этих видов является преобладание триацилглицеролов над восковыми эфирами, что характерно как для арктической, так и антарктической ледовой фауны ракообразных (Lee et al., 2006). Однако в работе Скотт с соавторами (Scott et al., 2002) указывается, что у *J. brevis* значительная доля жирных кислот с короткими цепями (16:0n-7, 16:0, 14:0) сопоставима с таковой у *Metridia longa* (Lubbock, 1854), являющейся типичным арктическим интерзональным всеядным видом (Кособокова, 2012).

Можно предположить, что другой важной абиотической характеристикой, возмозно, ограничивающей распространение *J. brevis*, является соленость. Однако при внимательном рассмотрении имеющихся данных становится ясно, что данный фактор вряд ли может считаться лимитирующим ввиду очень широкого диапазона его значений, при которых данный вид был обнаружен. Так, в Арктическом бассейне *J.*

brevis обитала в районах с соленостью 29.6–31 ‰ (Мельников, 1989), в Чукотском море – 31–33 ‰ (Ершова, 2017), в море Лаптевых – 17–33 ‰ (Kosobokova et al., 1998), в Карском море – 2–33 ‰ (Fetzer et al., 2002), в Баренцевом море – 32–34.9 ‰ (наши данные), в Гренландском море – около 30 ‰ (Werner et al., 2002), в море Бофорта – 31.6–32.7 ‰ (Walkusz et al., 2013).

Из вышесказанного следует, что принадлежность *J. brevis* к автохтонной ледовой фауне, а также ее приуроченность к определенным соленостным характеристикам неоднозначна. В настоящее время в литературе присутствует много аргументов как за, так и против использования этих параметров в качестве определяющих экологические предпочтения данного вида. В значительно большей степени, по нашему мнению, на данную роль подходят такие характеристики, как температура и слой обитания, с помощью которых можно достаточно логично объяснить все несоответствия в экологическом описании вида.

Так, с большой долей вероятности можно говорить, что *J. brevis* является эпипелагическим видом, ограниченным в своем распространении изобатой 50 м. Обнаружение особей у дна в Гренландском море (Markhaseva, 1996) также укладывается в это утверждение, поскольку глубина в районах ее находок составляла 17 и 50 м, а обнаружение всех копеподитных стадий в поверхностных слоях в глубоководной Арктике (Мельников, 1989; наши данные) исключает жесткую связь жизненного цикла с придонным слоем. *J. brevis* обитает на акватории большинства шельфовых арктических морей, где глубина в основном не превышает 50 м, а в более глубоководных районах, таких как Арктический бассейн, обнаруживается лишь в поверхностном слое (Мельников, 1989).

Лучшее объяснение картины пространственного распространения *J. brevis* можно получить, если допустить, что температурный диапазон обитания данного вида включает значения от -1° С и ниже. В пользу этого свидетельствуют и наши данные. Особи вида отсутствовали на всех трех станциях в

поверхностном 10-метровом слое в июле, где температура не опускалась ниже -0.6 °С (см. табл. 2). Несмотря на небольшое количество станций, данный факт можно считать достоверным, поскольку объем профильтрованной воды при горизонтальных ловах на каждой станции составлял более 400 м³, а расстояние траления – около 900 м. Сходная картина наблюдалась в море Бофорта, где особи *J. brevis* присутствовали в ловах из слоя со средней температурой около -1.3 °С и отсутствовали у поверхности, где температура была существенно выше и достигала значений от 3 до 8.5 °С ((Walkusz et al., 2013). Несмотря на то, что в большинстве рассмотренных нами работ (Мельников, 1989; Markhaseva, 1996; Kosobokova et al., 1998; Fetzer et al., 2002; Werner et al., 2002; Walkusz et al., 2013; Ершова, 2017) зоопланктонные ловы осуществлялись тотально, во всех случаях обнаружения *J. brevis* в водной толще отмечались на станциях, где в пределах слоя 0–50 м регистрировалась температура ниже -1 °С.

Заключение

Обобщая вышесказанное, можно предположить, что *J. brevis* скорее является аллохтонным видом ледовой фауны, связанным не со льдом как таковым, а со специфическими температурными условиями, характерными для периода образования/существования ледового покрова, в отсутствие которых температура поверхностного слоя повышается, и данный вид переходит в эпипелагиаль в слое с диапазоном температур от -1 °С до близких к температуре замерзания значений (-1.7 °С).

В заключение хотелось бы отметить, что наши выводы, несмотря на некоторую категоричность высказываний, носят дискуссионный характер. Возможно, по мере накопления новых данных окажется, что жизненный цикл *J. brevis* зависит от наличия субстрата в большей степени, чем это представляется на данном этапе. Например, для прикрепления яиц, что характерно для некоторых представителей семейства Aetideidae (Kosobokova et al., 2007).

Библиография

- Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость / В. К. Ожигин, В. А. Ившин, А. Г. Трофимов, А. Л. Карсаков, М. Ю. Анциферов; ПИНРО. Мурманск: ПИНРО, 2016. 260 с.
- Ершова Е. А. Структура и межгодовая изменчивость зоопланктонных сообществ Чукотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2017. 128 с.
- Кособокова К. Н. Зоопланктон Арктического бассейна // Структура сообществ, экология, закономерности распределения. М.: ГЕОС, 2012. 271 с.

- Мельников И. А. Экосистема арктического морского льда. М.: ИО АН СССР, 1989. 191 с.
- Arndt C. E., Swadling K. M. Crustacea in Arctic and Antarctic sea ice: distribution, diet and life history strategies // *Advances in marine biology*. 2006. Vol. 51. P. 197–315.
- Dvoretsky V. G., Dvoretsky A. G. Checklist of fauna found in zooplankton samples from the Barents Sea // *Polar biology*. 2010. Vol. 33. № 7. P. 991–1005.
- Ershova E. A., Hopcroft R. R., Kosobokova K. N. Inter-annual variability of summer mesozooplankton communities of the western Chukchi Sea: 2004–2012 // *Polar Biology*. 2015. Vol. 38. № 9. P. 1461–1481.
- Fetzer I., Hirche H., Kolosova E. The influence of freshwater discharge on the distribution of zooplankton in the southern Kara Sea // *Polar Biology*. 2002. Vol. 25. № 6. P. 404–415.
- Garrison D. L. Antarctic sea ice biota // *American Zoologist*. 1991. Vol. 31. № 1. P. 17–34.
- Gulliksen B., Lønne O. J. Sea ice macrofauna in the Antarctic and the Arctic // *Journal of Marine Systems*. 1991. Vol. 2. № 1–2. P. 53–61.
- Hirche H. J., Kosobokova K. N. Winter studies on zooplankton in Arctic seas: the Storfjord (Svalbard) and adjacent ice-covered Barents Sea // *Marine biology*. 2011. Vol. 158. № 10. C. 2359–2376.
- Hop H., Pavlova O. Distribution and biomass transport of ice amphipods in drifting sea ice around Svalbard // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2008. Vol. 55. № 20–21. P. 2292–2307.
- Horner R., Ackley S. F., Dieckmann G. S. et al. Ecology of sea ice biota // *Polar Biology*. 1992. Vol. 12. № 3–4. P. 417–427.
- Ikävalko J. Checklist of unicellular and invertebrate organisms within and closely associated with sea ice in the Arctic regions. Merentutkimuslaitos, 2004.
- Kosobokova K. N., Hanssen H., Hirche H. J. et al. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen Basin during summer, 1993 // *Polar Biology*. 1998. Vol. 19. № 1. P. 63–76.
- Kosobokova K. N., Hirche H. J., Hopcroft R. R. Reproductive biology of deep-water calanoid copepods from the Arctic Ocean // *Marine Biology*. 2007. Vol. 151. № 3. P. 919–934.
- Kosobokova K. N., Hopcroft R. R., Hirche H. J. Patterns of zooplankton diversity through the depths of the Arctic's central basins // *Marine Biodiversity*. 2011. Vol. 41. № 1. C. 29–50.
- Lee R. F., Hagen W., Kattner G. Lipid storage in marine zooplankton // *Marine Ecology Progress Series*. 2006. Vol. 307. P. 273–306.
- Markhaseva E. L. Calanoid copepods of the family Aetideidae of the world ocean // *Trudy Zoologicheskogo Instituta*. 1996. Vol. 268.
- Melnikov I. A., Kulikov A. S. The cryopelagic fauna of the central Arctic Basin // *Biology of the central Arctic Basin*. Moscow, 1980. P. 97–111.
- Scott C. L., Falk-Petersen S., Sargent J. R. et al. Lipids and trophic interactions of ice fauna and pelagic zooplankton in the marginal ice zone of the Barents Sea // *Polar Biology*. 1999. Vol. 21. № 2. P. 65–70.
- Scott C. L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S. et al. Lipids and fatty acids in the copepod *Jaschnovia brevis* (Jaschnov) and in particulates from Arctic waters // *Polar Biology*. 2002. T. 25. № 1. C. 65–71.
- Walkusz W., Paulić J. E., Kwaśniewski S. et al. Distribution, diversity and biomass of summer zooplankton from the coastal Canadian Beaufort Sea // *Polar Biology*. 2010. Vol. 33. № 3. P. 321–335.
- Walkusz W., Williams W. J., Kwasniewski S. Vertical distribution of mesozooplankton in the coastal Canadian Beaufort Sea in summer // *Journal of Marine Systems*. 2013. Vol. 127. P. 26–35.
- Werner I., Arbizu P. M. The sub-ice fauna of the Laptev Sea and the adjacent Arctic Ocean in summer 1995 // *Polar Biology*. 1999. Vol. 21. № 2. P. 71–79.
- Werner I., Meiners K., Schünemann H. Copepods in Arctic pack ice and the underlying water column: living conditions and exchange processes // *Ice in the Environment: Proceedings of the 16th IAHR International Symposium on Ice*. 2002. Vol. 3. P. 30–40.
- Werner I., Auel H. Seasonal variability in abundance, respiration and lipid composition of Arctic under-ice amphipods // *Marine Ecology Progress Series*. 2005. Vol. 292. P. 251–262.

Благодарности

Благодарим рецензентов за ценные замечания, высказанные в процессе подготовки рукописи к публикации.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 17-14-01268).

DISCOVERY OF *JASCHNOVIA BREVIS* (FARRAN, 1936) IN THE BARENTS SEA AND ITS PECULIARITIES OF SPATIAL DISTRIBUTION

BERCHENKO
Igor Vasilyevich

Murmansk marine biological institute of KSC RAS,
berchenko.igor@gmail.com

ZIMINA
Olga Leonidovna

Murmansk marine biological institute of KSC RAS,
zimina@mmbi.info

Key words:

Jaschnovia brevis
Copepoda
ice fauna
Barents Sea

Summary: The work is devoted to study of ecological peculiarities of the species colanoid copepod *Jaschnovia brevis*. It was found in the border area of the ice extend in the North-Western part of the Barents Sea during two expeditions of R/V “Dalniye Zelentsy” in July and November 2017. The species has been recorded in the Barents Sea for the first time. Significant differences in the spatial distribution of *J. brevis* and ice amphipods found in the studied water area were noted. On the basis of the obtained data and available literature the validity of the classification of the species belonging to autochthonous ice fauna was discussed. The relationship of *J. brevis* ecology features to abiotic factors such as depth, temperature range, and salinity, as well as their role in species distribution, was considered.

Received on: 11 July 2019

Published on: 19 December 2019

References

- Arndt C. E., Swadling K. M. Crustacea in Arctic and Antarctic sea ice: distribution, diet and life history strategies, *Advances in marine biology*. 2006. Vol. 51. P. 197–315.
- Dvoretzky V. G., Dvoretzky A. G. Checklist of fauna found in zooplankton samples from the Barents Sea, *Polar biology*. 2010. Vol. 33. No. 7. P. 991–1005.
- Ershova E. A. Structure and interannual variability of Zooplankton communities of the Chukchi Sea: Dip. ... kand. biol. nauk. M., 2017. 128 p.
- Ershova E. A., Hopcroft R. R., Kosobokova K. N. Inter-annual variability of summer mesozooplankton communities of the western Chukchi Sea: 2004–2012, *Polar Biology*. 2015. Vol. 38. No. 9. P. 1461–1481.
- Fetzer I., Hirche H., Kolosova E. The influence of freshwater discharge on the distribution of zooplankton in the southern Kara Sea, *Polar Biology*. 2002. Vol. 25. No. 6. P. 404–415.
- Garrison D. L. Antarctic sea ice biota, *American Zoologist*. 1991. Vol. 31. No. 1. P. 17–34.
- Gulliksen B., Lønne O. J. Sea ice macrofauna in the Antarctic and the Arctic, *Journal of Marine Systems*. 1991. Vol. 2. No. 1–2. P. 53–61.
- Hirche H. J., Kosobokova K. N. Winter studies on zooplankton in Arctic seas: the Storfjord (Svalbard) and adjacent ice-covered Barents Sea, *Marine biology*. 2011. Vol. 158. No. 10. P. 2359–2376.
- Hop H., Pavlova O. Distribution and biomass transport of ice amphipods in drifting sea ice around Svalbard, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2008. Vol. 55. No. 20–21. P. 2292–2307.
- Horner R., Ackley S. F., Dieckmann G. S. et al. Ecology of sea ice biota, *Polar Biology*. 1992. Vol. 12. No. 3–4. P. 417–427.
- Ikävalko J. Checklist of unicellular and invertebrate organisms within and closely associated with sea ice in the Arctic regions. Merentutkimuslaitos, 2004.
- Kosobokova K. N. Zooplankton of the Arctic basin, *Struktura soobschestv, ekologiya, zakonomernosti raspredeleniya*. M.: GEOS, 2012. 271 p.
- Kosobokova K. N., Hanssen H., Hirche H. J. et al. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen Basin during summer, 1993, *Polar Biology*. 1998. Vol. 19. No. 1. P. 63–76.
- Kosobokova K. N., Hirche H. J., Hopcroft R. R. Reproductive biology of deep-water calanoid copepods from the Arctic Ocean, *Marine Biology*. 2007. Vol. 151. No. 3. P. 919–934.

- Kosobokova K. N., Hopcroft R. R., Hirche H. J. Patterns of zooplankton diversity through the depths of the Arctic's central basins, *Marine Biodiversity*. 2011. Vol. 41. No. 1. P. 29–50.
- Lee R. F., Hagen W., Kattner G. Lipid storage in marine zooplankton, *Marine Ecology Progress Series*. 2006. Vol. 307. P. 273–306.
- Markhaseva E. L. Calanoid copepods of the family Aetideidae of the world ocean, *Trudy Zoologicheskogo Instituta*. 1996. Vol. 268.
- Mel'nikov I. A. Ecosystem of Arctic marine ice. M.: IO AN SSSR, 1989. 191 p.
- Melnikov I. A., Kulikov A. S. The cryopelagic fauna of the central Arctic Basin, *Biology of the central Arctic Basin*. Moscow, 1980. P. 97–111.
- Scott C. L., Falk-Petersen S., Sargent J. R. et al. Lipids and trophic interactions of ice fauna and pelagic zooplankton in the marginal ice zone of the Barents Sea, *Polar Biology*. 1999. Vol. 21. No. 2. P. 65–70.
- Scott C. L., Kwasniewski S., Falk-Petersen S. et al. Lipids and fatty acids in the copepod *Jaschnovia brevis* (Jaschnov) and in particulates from Arctic waters, *Polar Biology*. 2002. T. 25. No. 1. P. 65–71.
- Walkusz W., Paulić J. E., Kwaśniewski S. et al. Distribution, diversity and biomass of summer zooplankton from the coastal Canadian Beaufort Sea, *Polar Biology*. 2010. Vol. 33. No. 3. P. 321–335.
- Walkusz W., Williams W. J., Kwasniewski S. Vertical distribution of mesozooplankton in the coastal Canadian Beaufort Sea in summer, *Journal of Marine Systems*. 2013. Vol. 127. P. 26–35.
- Waters of the Barents Sea: structure, circulation, variability, V. K. Ozhigin, V. A. Ivshin, A. G. Trofimov, A. L. Karsakov, M. Yu. Anciferov; PINRO. Murmansk: PINRO, 2016. 260 p.
- Werner I., Arbizu P. M. The sub-ice fauna of the Laptev Sea and the adjacent Arctic Ocean in summer 1995, *Polar Biology*. 1999. Vol. 21. No. 2. P. 71–79.
- Werner I., Auel H. Seasonal variability in abundance, respiration and lipid composition of Arctic under-ice amphipods, *Marine Ecology Progress Series*. 2005. Vol. 292. P. 251–262.
- Werner I., Meiners K., Schünemann H. Copepods in Arctic pack ice and the underlying water column: living conditions and exchange processes, *Ice in the Environment: Proceedings of the 16th IAHR International Symposium on Ice*. 2002. Vol. 3. P. 30–40.



УДК 591.431.4

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖЕВАТЕЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ЗУБА МЗ *MYODES RUTILUS* PALLAS, 1779 (ARVICOLINAE, RODENTIA) СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

ГАШЕВ

Сергей Николаевич

д. б. н., ФГАОУ ВО Тюменский государственный университет,
г. Тюмень, ул. Пирогова, 3, gsn-61@mail.ru

СОРОКИНА

Наталья Владимировна

к. б. н., ФГАОУ ВО Тюменский государственный университет,
г. Тюмень, ул. Пирогова, 3, natalya_sorokina@rambler.ru

КОРОВИНА

Татьяна Юрьевна

ФГАОУ ВО Тюменский государственный университет, г. Тюмень, ул. Пирогова, 3, t.korovina1996@yandex.ru

Ключевые слова:

Myodes rutilus
морфотип
изменчивость
коренные зубы
жевательная
поверхность
динамика численности
популяционный цикл

Аннотация: В данной работе были проведены исследования морфотипической изменчивости коренных зубов *Myodes rutilus* Среднего Приобья Тюменской области. Выявлены морфотипы зуба МЗ красной полевки? характерные для подзоны средней тайги Тюменской области. Прослежена возрастная изменчивость структуры жевательной поверхности зуба МЗ красной полевки. В группе зимовавших особей отмечается достоверное увеличение доли морфотипов средней сложности при достоверном снижении доли сложных морфотипов. Коэффициент сложности зуба МЗ зимовавших особей красной полевки значительно ниже, чем у сеголеток. Упрощение строения зуба МЗ красной полевки по мере увеличения возраста связано со стачиванием призмы зуба в течение жизни. Для красной полевки Среднего Приобья выявлено изменение частот встречаемости морфотипов зуба МЗ в ходе популяционных циклов. Отмечено, что частоты встречаемости морфотипов средней сложности на всех фазах популяционного цикла были относительно стабильны, а снижение относительного обилия красной полевки сопровождалось достоверным увеличением частоты встречаемости простых морфотипов. Пики численности характеризуются снижением частоты встречаемости простых морфотипов. Вероятно, простые морфотипы имеют адаптивное значение для популяции красной полевки в период с низким относительным обилием вида при стабильной частоте встречаемости морфотипов средней сложности. Также отмечено влияние биотопических характеристик местообитаний красной полевки на структуру зуба МЗ. В наиболее благоприятных условиях обитания структура жевательной поверхности характеризуется меньшей сложностью, в менее благоприятных отмечена тенденция усложнения строения зуба.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 02 июля 2019 года

Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Введение

Строение жевательной поверхности коренных зубов полевок традиционно используется в таксономических (Огнев, 1940; Громов, Ербаева, 1995) и микроэволюционных исследованиях (Большаков и др., 1980; Chaline et al., 1993), поскольку для строения коренных зубов характерна, с одной стороны, видоспецифичность, с другой – значительная изменчивость (Runck et al., 2009; Дубинин, 2016).

В настоящее время существует несколько подходов к оценке сложности жевательной поверхности полевок подсемейства Arvicolinae, учитывающие такие признаки, как число, форма, положение и степень слияния элементов жевательной поверхности (Маркова, 2013). Наиболее удобным, на наш взгляд, является морфотипический анализ с выделением вариаций строения жевательной поверхности – морфотипов – и оценкой их встречаемости в популяциях. Схемы морфотипической изменчивости разработаны для большинства современных видов (Ангерманн, 1973; Большаков и др., 1980; Поздняков, 1993 и др.) и ископаемых форм полевок (Малеева, 1976; Малеева, Шувалова, 1980; Смирнов и др., 1986). Применение морфотипического анализа позволяет использовать результаты изучения современных животных в качестве сравнительной базы для исследования ископаемых остатков, а также для выяснения вопросов о происхождении и эволюции видов (Малеева, 1976).

Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов полевок – это случай морфологического полиморфизма, при котором наблюдается направленный сдвиг во времени и пространстве преобладающего типа строения, в данном случае – строения жевательной поверхности коренных зубов. Она отражает генетическое многообразие вида, накопившееся за всю историю его развития. По различным проявлениям морфотипической изменчивости можно понять, как вид приспособился к условиям существования, и оценить характер давления естественного отбора в процессе формирования вида (Большаков и др., 1980). Подобную изменчивость удобно описывать в виде ряда морфотипов (Ларина, Еремина, 1988), а расчет частот встречаемости морфотипов дает возможность говорить о морфотипической изменчивости популяции и позволяет получить представление

о вызывающих ее факторах. Анализ ряда работ по морфотипической изменчивости зубов корнезубых полевок показывает, что данная морфологическая характеристика находится под влиянием нескольких факторов. По мнению Т. А. Андреевой (2008), изменчивость структуры жевательной поверхности M³ связана с географическими особенностями территорий в пределах ареалов видов: например, для *M. rutilus* установлено усложнение строения коренных зубов в восточном направлении, а для *M. glareolus* – в северном. А. В. Бобрецов (2010) отмечает, что на территории Печеро-Ильчского заповедника частотный состав морфотипов меняется в ландшафтном градиенте, а именно: частота сложных морфотипов M³ увеличивается от равнины к горам. Рядом авторов отмечается связь между структурой жевательной поверхности M³ и питанием на основании анализа содержимого желудков (соотношение зеленых и семенных кормов) *M. glareolus* с рисунком жевательной поверхности зуба, при этом подчеркивается адаптивная значимость этих структур (Воронцов, 1967; Емельянова, 2008; Окулова, Андреева, 2008). При увеличении доли зеленых кормов в рационе *M. glareolus* показано увеличение частоты встречаемости простых морфотипов жевательной поверхности коренных зубов. Кроме этого изменчивость структуры жевательной поверхности зубов подвержена возрастной изменчивости (Коурова, 1986; Бородин и др., 2006; Емельянова, 2008). Таким образом, данные факторы оказывают существенное влияние на морфотипическую изменчивость зубов полевок.

Учитывая широкое географическое распространение и высокое обилие в бореальных экосистемах Тюменской области, красная полевка (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) представляет собой удобную модель для изучения морфотипической изменчивости.

В настоящее время региональные закономерности проявления морфотипической изменчивости даже у широко распространенных видов остаются малоизученными, поэтому цель нашей работы – описание морфотипической изменчивости жевательной поверхности зуба M³ *Myodes rutilus* на территории Среднего Приобья Тюменской области, изучение возрастной изменчивости и изменчивости структуры жевательной поверхности зуба M³, связанной с фазами популяционного цикла и биотопическими особенностями местообитания зверьков.

Материалы

Материалом для нашей работы послужили коллекционные сборы черепов *M. rutilus* на территории Среднего Приобья Тюменской области с 1987 по 1990 г., хранящихся в Зоологическом музее ТюмГУ. Схема сбора материала представлена на рис. 1, распределение объема выборки по точкам сбора и частоты морфотипов М³ – в табл. 1. В ходе работы всего было просмотрено 538 черепов красной полевки. Для исследования

морфотипической изменчивости структуры жевательной поверхности был использован третий верхний коренной зуб М³. В основу классификации морфотипов жевательной поверхности зуба М³ была положена методика И. В. Ереминой (1981) с дополнениями (Окулова, Андреева, 2008), разработанная для рыжей полевки. На основании близкого родства красной и рыжей полевки мы сочли возможным использование данных методик и для красной полевки.

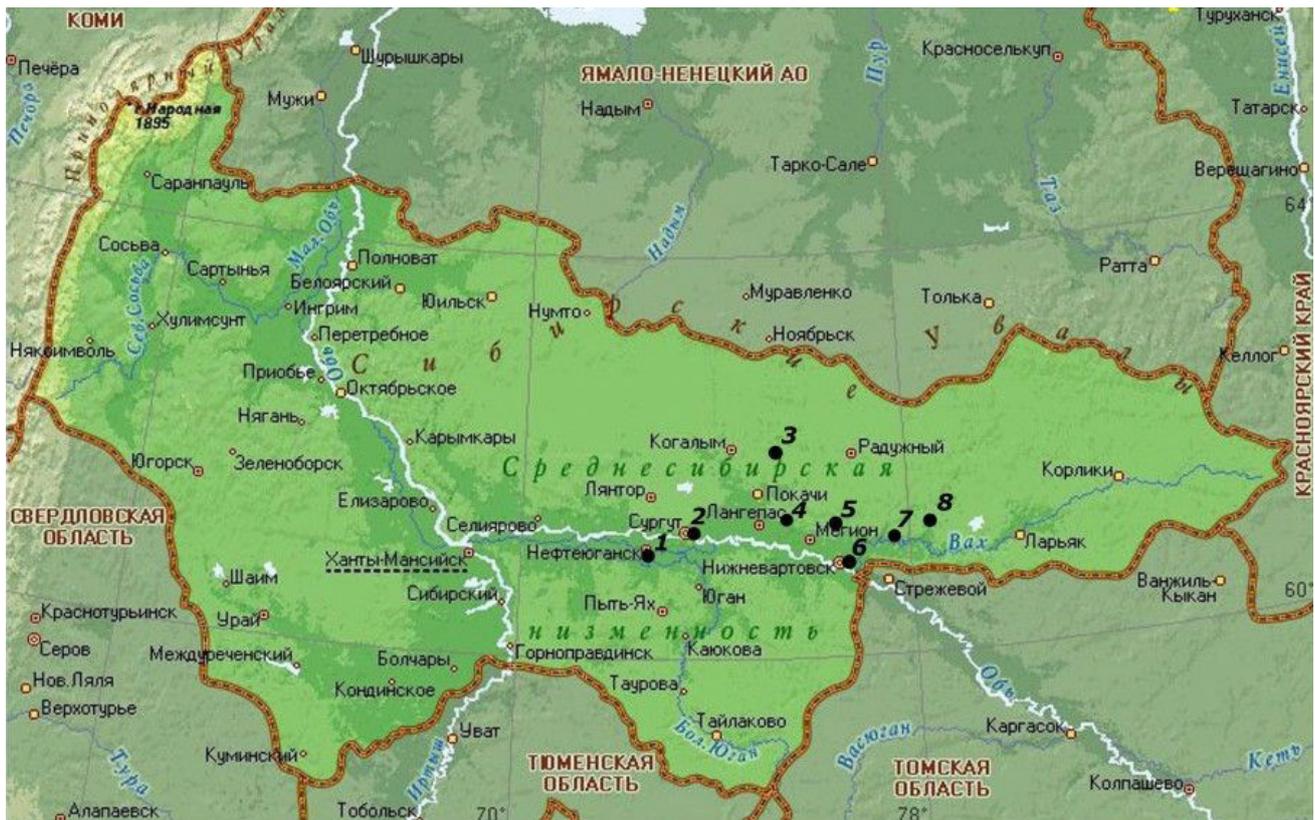


Рис. 1. Схема сбора материала:

1 – г. Нефтеюганск (Нефтеюганский р-н), 2 – г. Сургут (Сургутский р-н), 3 – п. Аган (Сургутский р-н), 4 – п. Ватинск (Нижневартовский р-н), 5 – Мыхпайское месторождение (Нижневартовский р-н), 6 – г. Нижневартовск (Нижневартовский р-н), 7 – р. Пасол (Нижневартовский р-н), 8 – р. Вах (Нижневартовский р-н)

Fig. 1. The scheme of collecting material:

1 – Nefteyugansk (Nefteyugansky district), 2 – Surgut (Surgut district), 3 – Agan village (Surgut district), 4 – Vatinsk (Nizhnevartovsk district), 5 – Myhpayskoye field (Nizhnevartovsk district), 6 – Nizhnevartovsk (Nizhnevartovsk district), 7 – r. Pasol (Nizhnevartovsk district), 8 – r. Vakh (Nizhnevartovsk district)

Таблица 1. Частоты морфотипов МЗ красной полевки

№	Место сбора материала	n	Число выбо-рок	Частоты морфотипов М ³						
				<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>glf</i>	<i>ss</i>
1	г. Нефтеюганск (Нефтеюганский р-н)	11	1	0.091	-	0.818	0.091	-	-	
2	г. Сургут (Сургутский р-н)	18	1	0.056	-	0.778	0.167	-	-	-
3	п. Аган (Сургутский р-н)	230	14	0.018	0.014	0.764	0.193	0.004	0.002	0.006
4	п. Ватинск (Нижневартовский р-н)	47	5	0.101	-	0.712	0.187	-	-	-
5	Мыхпайское месторождение (Нижневартовский р-н)	20	2	0.056	-	0.889	0.056	-	-	-
6	г. Нижневартовск (Нижневартовский р-н)	84	3	0.017	0.006	0.895	0.071	0.006	0.006	-
7	р. Пасол (Нижневартовский р-н)	37	2	0.180	-	0.578	0.124	-	0.019	0.100
8	р. Вах (Нижневартовский р-н)	91	7	0.022	-	0.712	0.266	-	-	-

Примечание. n – объем выборки, а – ss – частота встречаемости морфотипов.

Методы

Строение жевательной поверхности зуба М³ (левый зубной ряд) рассматривали с помощью бинокулярного микроскопа МБС при увеличении в 20 раз. Анализ морфотипической изменчивости проводился для неполовозрелых, достигших размеров взрослых, и взрослых половозрелых особей, как самцов, так и самок, для которых характерны зубы с полностью раскрытой от эмали поверхностью. Старые и ювенильные особи использовались только при оценке разнообразия морфотипов и изучении возрастной изменчивости. Для изучения возрастной изменчивости все зверьки были разделены на две возрастные группы: сеголетки и зимовавшие. Возраст зверьков определялся по степени редукции альвеолярного бугра (Кошкина, 1955).

При выделении дискретных вариантов (морфотипов) зуба М³ пользовались методикой Окуловой, Андреевой (2008), где учитывалось количество входящих и выходящих углов на лингвальной и буккальной сторонах зуба М³ (рис. 2). После были рассчитаны частоты встречаемости морфотипов в выборке и коэффициенты сложности зуба М³ (КСЗ). Подсчет коэффициентов сложности зуба вели, придав баллы сложности морфотипам зуба М³: *a* – 1, *b* – 2, *c* – 3, *d* – 4, *e* – 5, *f* – 6, более сложным – 7. Затем рассчитывали КСЗ по следующей формуле: $КСЗ = Va \times Fa + Vb \times Fb + Vc \times Fc + Vd \times Fd + Ve \times Fe$ и т. д., где *V* – баллы сложности данного морфотипа, а *F* – частота встречаемости данного морфотипа. Статистическая обработка данных проводилась с применением программного пакета StatSoft Statistica 10.

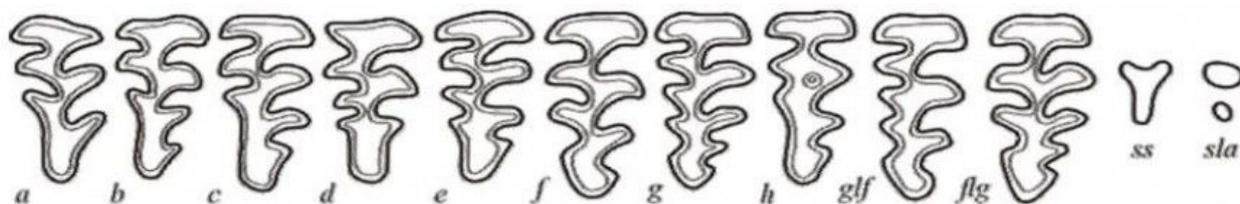


Рис. 2. Вариации рисунка жевательной поверхности зуба М³
Fig. 2. Variations of the chewing surface pattern of the M³ tooth

Результаты

В популяции красной полевки, обитающей на территории Среднего Приобья Тюменской области, были обнаружены 7 (*a, b, c, e, f, glf, ss*) из 12 известных морфотипов зуба М³, что свидетельствует о невысоком разнообразии морфотипов.

Морфотип *a* встретился у 4.46 % особей (на М³ имеется два входящих угла на лингвальной стороне зуба) и только у единичных особей. Как правило, у данного вида полевок преобладают морфотипы, зуб М³ которых характеризуется наличием трех входящих углов на лингвальной стороне (морфотипы *b, c, e, f*). Этот признак является диагностическим (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов

и др., 2002) и он присутствует у 94.42 % полевок. Однако только у 71.75 % особей имеется типичное для красной полевки строение М³, а именно: наличие двух входящих углов на буккальной стороне и трех входящих углов на лингвальной стороне зуба (морфотипы *b* и *c*). У 5.02 % особей зуб М³ имеет иное количество входящих углов. Морфотипы *e, f* имеют у 22.67 % особей красной полевки, для них характерны по три входящих угла с обеих сторон зуба. Морфотип *glf* имеет четыре входящих угла на наружной стороне и три на внутренней стороне М³ и был обнаружен лишь у 0.56 % особей. Морфотип *ss* характеризуется редукцией входящих и исходящих углов вследствие истирания и встречается также у 0.56 % особей (табл. 2).

Таблица 2. Разнообразие морфотипов зуба М³ *M. rutilus* Среднего Приобья

	<i>n</i>	Морфотипы жевательной поверхности зуба М ³							КСЗ
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>glf</i>	<i>ss</i>	
Количество особей	538	24	8	378	118	4	3	3	
Процентное соотношение, %		4.46	1.49	70.26	21.93	0.74	0.56	0.56	3.40

Примечание: *n* – количество особей.

В соответствии с методикой, все морфотипы зуба М³ были распределены следующим образом: к группе «простых» отнесены морфотипы *a* и *b*, к группе «средней сложности» – *c* и *d* (в нашем случае морфотип *d* отсутствует), к группе «сложные» – *e, f, glf* и *ss*.

Морфотипическая изменчивость жева-

тельной поверхности зуба М³ характеризуется невысокой частотой встречаемости простых морфотипов (5.95 %). Наиболее часто встречающимися являются морфотипы средней сложности, частота встречаемости которых равна 70.26 %, частота встречаемости сложных морфотипов – 23.79 % (табл. 3).

Таблица 3. Частоты морфотипов зуба М³ *M. rutilus* Среднего Приобья

	<i>n</i>	Морфотипы жевательной поверхности зуба М ³		
		простые <i>a + b</i>	средняя степень сложности <i>c</i>	сложные <i>e + f</i> и сложнее
Количество особей	538	32	378	128
Процентное соотношение морфотипов М ³ , %	100	5.95	70.26	23.79

Примечание. *n* – объем выборки.

Для изучения возрастной изменчивости зуба М³ было проведено сравнение частот встречаемости морфотипов разной степени сложности и КСЗ в группах зимовавших особей и сеголеток красной полевки. Анализ особенностей строения М³ показал, что у зимовавших особей частота встречаемости простых морфотипов и морфотипов средней

сложности достоверно выше, чем у сеголеток. В группе зимовавших особей отмечается достоверное увеличение доли морфотипов средней сложности при достоверном снижении доли сложных морфотипов, в связи с чем КСЗ М³ зимовавших особей красной полевки значительно ниже, чем у сеголеток (табл. 4).

Таблица 4. Средние частоты морфотипов зуба МЗ ($M \pm m$) *M. rutilus* Среднего Приобья в различных возрастных группах

Возрастная группа	<i>n</i>	Частоты морфотипов М ³			КСЗ
		простые <i>a + b</i>	средняя степень сложности <i>c</i>	сложные <i>e + f</i> и сложнее	
Зимовавшие	121	0.102 ± 0.027*	0.831 ± 0.041***	0.067 ± 0.048***	2.81
Сеголетки	405	0.049 ± 0.026	0.675 ± 0.038	0.277 ± 0.025	3.53

Примечание. *n* – объем выборки, * – различия достоверны при $p < 0.05$, *** – различия достоверны при $p < 0.001$.

В период сбора материала, с 1987 по 1990 г., была выявлена динамика относительного обилия красной полевки. Данный показатель достигает высоких значений (14.03 экз./100 лов.-сут.) в 1987 г., в следующие 2 года отмечено последовательное снижение относительного обилия зверьков, а в 1989 г. оно было минимальным – 2.93 экз./лов.-сут., что, вероятно, связано с аномально высокими летними температурами. В 1990 г. относительное обилие вида значительно увеличивается до 14.93 экз./лов.-сут.

При изучении разнообразия морфотипов зуба М³ красной полевки, в зависимости от показателя относительного обилия зверьков, было выявлено, что морфоти-

пы *a*, *c* и *e* встречались в течение всего популяционного цикла 1987–1990 гг., следовательно, они являются основой морфотипического разнообразия жевательной поверхности М³ красной полевки в исследуемый период (табл. 5). Морфотип *f* встречается единично практически во все годы, за исключением 1989 г., с наименьшим относительным обилием. Только в 1990 г. отсутствует морфотип *b* и присутствует морфотип *glf*. Таким образом, в год, характеризующийся депрессией численности красной полевки (1989), отмечено уменьшение разнообразия морфотипов, однако это может быть связано со снижением объема выборки.

Таблица 5. Разнообразие морфотипов зуба МЗ *M. rutilus* Среднего Приобья в период 1987–1990 гг.

Год	N	n	Морфотипы М ³					
			a	b	c	e	f	glf
1987	14.03	140	+	+	+	+	+	-
1988	4.33	131	+	+	+	+	+	-
1989	2.93	64	+	+	+	+	-	-
1990	14.93	146	+	-	+	+	+	+

Примечание. N – относительное обилие красной полевки (экз./100 лов.-сут.), n – количество особей, + – присутствие морфотипа в выборке, – – отсутствие морфотипа в выборке.

Для красной полевки Среднего Приобья выявлено изменение частот встречаемости морфотипов зуба М³ в ходе популяционных циклов, характеризующихся различным относительным обилием (табл. 6). Частоты встречаемости морфотипов средней сложности (c) на всех фазах популяционного цикла с 1987 по 1990 г. были относительно стабильны. Снижение относительного обилия красной полевки (1988 и 1989 гг.) сопровождалось достоверным увеличением частоты встречаемости простых морфотипов (a + b) зуба М³. А в годы с высоким относительным обилием красной полевки (1987 и 1990) отмечается достоверно низкая частота встречаемости простых морфотипов.

Таблица 6. Средние частоты морфотипов зуба М³ (M ± m) *M. rutilus* Среднего Приобья в период 1987–1990 гг.

Год	N	Частоты морфотипов М ³			
		простые a + b	средняя степень сложности c	сложные e + f и сложнее	КСЗ
1987	14.03	0.065 ± 0.034 *	0.722 ± 0.011	0.212 ± 0.046 ●	3.41
1988	4.33	0.082 ± 0.017 ◆◆◆	0.711 ± 0.042	0.207 ± 0.032	3.31
1989	2.93	0.095 ± 0.006 ●●	0.734 ± 0.112	0.171 ± 0.002	3.19
1990	14.93	0.040 ± 0.027	0.789 ± 0.020	0.170 ± 0.040	3.40

Примечание. N – относительное обилие красной полевки (экз./100 лов.-сут.), * – сравнение 1987 и 1988 гг., ◆ – сравнение 1988 и 1990 гг., ● – сравнение 1989 и 1990 гг., различия достоверны при: 1 знак – p < 0.05, 2 знака – p < 0.01, 3 знака – p < 0.001.

Также была выявлена связь между показателем относительного обилия красной полевки и коэффициентом сложности зуба М³ (рис. 3). Изменения частот встречаемости зубов с различной сложностью находят отражение в значениях КСЗ М³ (см. табл. 6). Поскольку большинство выборок отклонялись от нормального распределения, нами был использован непараметрический метод – расчет коэффициента корреляции Спирмена (r_{sp}). В результате проведенного анализа была выявлена достоверная положительная связь между величиной относительного обилия и КСЗ М³: коэффициент корреляции Спирмена - r_{sp} = 0.79 ± 0.02 при p < 0.05.

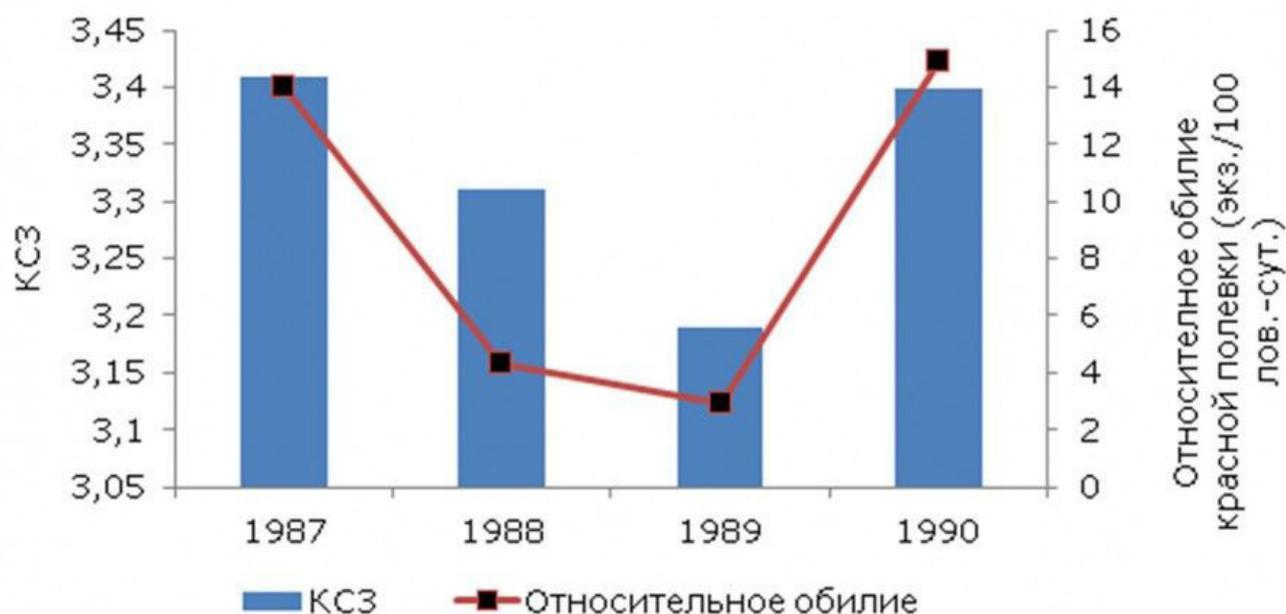


Рис. 3. Зависимость КСЗ М³ от относительного обилия красной полевки Среднего Приобья
 Fig. 3. The dependence of the complexity factor of the M³ tooth on the relative abundance of the red vole in the Middle Ob area

Красная полевка широко распространена в средней тайге и способна заселять самые различные по степени благоприятности местообитания. Для анализа влияния биотопического распределения зверьков на морфотипы зуба М³ красной полевки были взяты типичные для средней тайги биотопы: разнотравные ассоциации, осоковые болота, производные леса (опушки, гари, поросли), долгомошные ассоциации, приручьевые и травяно-болотные ассоциации.

Анализ данных табл. 7 показал изменение частот встречаемости морфотипов различной сложности зуба и КСЗ М³ красной полевки для местообитаний с различными биотопическими особенностями. Наиболее высокий коэффициент сложности зуба М³ наблюдается у полевок, обитающих в разнотравных ассоциациях (3.54) и в осоковых болотах (3.48), где усложнение зуба происходит за счет высокой частоты встречаемости сложных морфотипов (0.318). Зеленомошные, травяно-болотные и приручьевые ассоциации характеризуются наибольшей частотой встречаемости простых морфотипов и невысокими частотами сложных морфотипов, вследствие чего КСЗ М³ имеет низкие значения. Производные леса и долгомошные ассоциации занимают промежуточное положение по значению КСЗ М³.

Обсуждение

На основании долевого участия отдельных морфотипов был рассчитан коэффи-

циент сложности зуба (КСЗ) М³. КСЗ М³ красной полевки, обитающей в подзоне средней тайги Среднего Приобья Тюменской области, равен 3.40 (см. табл. 1). По результатам наших исследований (Сорокина, 2011), для популяции красной полевки в северной тайге Тюменской области значения КСЗ М³ выше и составляют 3.66. По данным Сорокиной и Сидоровой (2016), величина КСЗ М³ красной полевки в северной тайге Среднего Зауралья составила 3.76, а в подтайге – 3.09. Коэффициент сложности зуба М³ красной полевки в южной тайге Европейской части России (Удмуртия) равен 2.88 (Окулова, Андреева, 2008). Таким образом, при сравнении коэффициентов сложности зуба М³ красной полевки в вышеуказанных подзонах можно отметить, что КСЗ М³ красной полевки средней тайги в исследуемом районе хорошо вписывается в ряд, характеризующий географическую изменчивость строения жевательной поверхности М³ и отражает последовательное усложнение жевательной поверхности этого зуба в северном направлении.

Об изменении морфотипических характеристик зубов полевок на разных возрастных стадиях неоднократно упоминалось в литературе (Воронцов, 1967; Андреева, Окулова, 2005; Емельянова, 2005; Бородин и др., 2006). Для красной полевки, обитающей в подзоне средней тайги Среднего Приобья, также характерна возрастная изменчивость структуры жевательной поверхности зуба М³. Упрощение строения зуба М³ красной

Таблица 7. Средние частоты морфотипов зуба М3 ($M \pm m$) красной полевки Среднего Приобья в различных местообитаниях

Биотоп	n	Частоты морфотипов М ³			КСЗ
		простые $a + b$	средняя степень сложности c	сложные $e + f$ и сложнее	
Разнотравные ассоциации	48	0.121 ± 0.091	0.652 ± 0.035	0.318 ± 0.041	3.54
Осоковые болота	21	0	0.743 ± 0.019	0.257 ± 0.019	3.48
Производные леса	43	0.036 ± 0.021	0.839 ± 0.059	0.125 ± 0.072	3.35
Долгомощные ассоциации	93	0.114 ± 0.012	0.676 ± 0.068	0.211 ± 0.017	3.33
Приручейниковые ассоциации	38	0.054 ± 0.004	0.720 ± 0.041	0.225 ± 0.043	3.32
Травяно-болотные ассоциации	84	0.082 ± 0.005	0.727 ± 0.003	0.191 ± 0.001	3.30
Зеленомощные ассоциации	108	0.038 ± 0.024	0.827 ± 0.048	0.135 ± 0.039	3.26

Примечание. n – кол-во особей.

полевки по мере увеличения возраста, вероятно, связано со стачиванием призмы зуба в течение жизни. Поскольку входящие углы моляров залегают на неодинаковые глубины по всей высоте коронки и в прикорневой части они наименьшие, следовательно, при стирании коронки уменьшается количество входящих углов, а значит, упрощается строение зуба. Следовательно, строение коренных зубов М³ красной полевки подвержено возрастной изменчивости.

Изучение частот встречаемости различных по сложности морфотипов в ходе популяционных циклов показало, что морфотип средней сложности (c) характеризуется относительно постоянной частотой встречаемости, поэтому можно полагать, что они обладают наибольшей адаптивной ценностью. Увеличение частот встречаемости простых морфотипов ($a + b$) жевательной поверхности зуба М³ связано с комплексом адаптаций, повышающих выживаемость зверьков в условиях низкого относительного обилия. Возможно, простые морфотипы имеют адаптивное значение для популяции красной полевки в период с низким относительным обилием вида при стабильной частоте встречаемости морфотипов средней сложности. Изменение частоты встречаемости морфотипов на разных фазах динамики численности отмечено и для рыжей полевки Т. А. Андреевой (2008).

Выявленная достоверная положительная связь между показателем относительного обилия красной полевки и коэффициентом

сложности зуба М³ свидетельствует о том, что при снижении относительного обилия красной полевки отмечается более простое строение жевательной поверхности зуба М³, и наоборот: с увеличением относительного обилия вида наблюдается наиболее сложное строение жевательной поверхности зуба М³. Аналогичная закономерность прослеживается в работах Т. А. Андреевой (2008), которая изучала изменчивость коренного зуба М³ рыжей полевки в различных частях ареала вида. Возможно, выявленная тенденция зависимости КСЗ зуба М³ от относительного обилия красной полевки связана с переживанием неблагоприятных условий (в первую очередь климатических). Т. А. Андреева, Н. М. Окулова (2005) отмечают сходную тенденцию: увеличение частоты встречаемости простых морфотипов М³ рыжей полевки Приокско-Террасного заповедника в засушливое лето.

Исследование изменения частот встречаемости морфотипов различной сложности зуба и КСЗ М³ красной полевки для местообитаний с различными биотопическими особенностями показало определенную зависимость. Анализ литературных данных свидетельствует о том, что наиболее богатыми по числу видов и относительному обилию мелких млекопитающих являются зеленомощные, травяно-болотные и приручейниковые ассоциации (Гашев, 1991). По нашим данным, в вышеперечисленных местообитаниях наблюдается невысокая сложность жевательной поверхности зуба М³ красной

полевки. Кроме этого, С. Н. Гашев (1996) утверждает, что зеленомошные кедровники являются для красной полевки наиболее благоприятными местообитаниями, а также в зеленомошниках красная полевка переживает неблагоприятные годы и (или) сезоны, и относительное обилие вида здесь меняется незначительно, даже в годы депрессий. Работы Э. В. Ивантера и Е. А. Моисеевой (2015) подтверждают предположение о том, что красная полевка в условиях Карелии также отдает предпочтение хвойным зеленомошным лесам.

Следовательно, степень благоприятности местообитаний оказывает влияние на сложность строения жевательной поверхности зуба M³, т. е. в наиболее благоприятных условиях структура жевательной поверхности зуба M³ имеет меньшее число входящих углов, в менее благоприятных – большее, что ведет к усложнению строения зуба. Данное предположение основано на уже изученной зависимости структуры жевательной поверхности от биотопических особенностей и состава растительного покрова и, следовательно, от рациона питания зверьков (Емельянова, Суворова, 2008; Souto-Lima, Millien, 2014; Ямборко, 2015).

Заключение

При исследовании жевательной поверхности *M. rutilus* Среднего Приобья Тюмен-

ской области были выявлены следующие морфотипы: *a, b, c, e, f, glf, ss*. 94.42 % встречаемых морфотипов характеризуются тремя входящими углами на лингвальной стороне зуба M³; у 5.58 % особей количество входящих углов на лингвальной стороне иное (либо два, либо четыре).

Для *M. rutilus* Среднего Приобья выявлена возрастная изменчивость строения жевательной поверхности зуба M³. У зимовавших особей жевательная поверхность зуба M³ имеет более простую структуру по сравнению с сеголетками вследствие истирания коронки зуба.

Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности M³ красной полевки проявляется в достаточно стабильной частоте встречаемости морфотипов средней сложности при повышении частоты встречаемости простых морфотипов в годы с низким относительным обилием вида. Изменения частотного состава морфотипов находят отражение и в КСЗ M³.

На строение жевательной поверхности M³ красной полевки Среднего Приобья влияют биотопические особенности местообитаний. В наиболее благоприятных условиях структура жевательной поверхности характеризуется меньшей сложностью, в менее благоприятных отмечена тенденция усложнения строения зуба.

Библиография

- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 104–119.
- Андреева Т. А., Окулова Н. М. Изменчивость рыжей полевки Приокско-Террасного заповедника // Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник. Экосистемы Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пущино, 2005. С. 160–167.
- Андреева Т. А. Внутривидовая дифференциация европейской рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Sshr., 1780 : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский гос. университет им. М. В. Ломоносова, 2008. 26 с.
- Бобрецов А. В. Морфотипическая изменчивость зубов красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского заповедника. 2010. С. 10–17.
- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок . М.: Наука, 1980. 140 с.
- Бородин А. В., Давыдова Ю. А., Елькина М. А. Одонтологические характеристики полевок рода *Clethrionomys* (Tilesius, 1850) Висимского заповедника // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике: Материалы научной конференции, посвященной 35-летию Висимского заповедника. Екатеринбург, 2–3.10.2006 г. Екатеринбург, 2006. С. 73–81.
- Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные) . Новосибирск, 1967. 240 с.
- Гашев С. Н. Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО АН СССР, 1991. 25 с.
- Гашев С. Н. Состояние фауны мелких млекопитающих Среднего Приобья // Биоразнообразие Западной Сибири – результаты исследований / Под ред. В. Р. Цибульского. Тюмень: Изд-во Института проблем освоения Севера СО РАН, 1996. С. 9–16.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий: Зайцео-

- бразные и грызуны . СПб.: Зоологический институт РАН, 1995. 522 с.
- Дубинин Е. А. Темпоральная изменчивость строения жевательной поверхности M^3 красной полевки северо-востока Сибири // Вестник Северо-восточного государственного университета. 2016. Вып. 25. С. 38–46.
- Емельянова А. А. Возрастная изменчивость одонтологических признаков рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2005. Вып. 1. № 4 (10). С. 88–96.
- Емельянова А. А. Питание европейской рыжей полевки верховий Волги и смежных территорий // Вестник ТвГУ. 2008. № 10. С. 109–118.
- Емельянова А. А., Суворова А. А. Некоторые закономерности полиморфической изменчивости одонтологических признаков европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), обитающей в верховьях Волги и на сопредельных территориях // Вестник ТвГУ. 2008. № 7. С. 79–88.
- Еремина И. В. Вариации строения моляров рецентных и ископаемых форм // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 87–97.
- Ивантер Э. В., Моисеева Е. А. К экологии красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) на юго-Западной периферии ареала // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 37–47.
- Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. Вып. 3. С. 631–639.
- Коурова Т. П. Изменение рисунка жевательной поверхности зубов трех видов полевок на постювенильных стадиях развития // IV съезд Всесоюзного териологического общества: Тез. докл. М., 1986. Т. 2. С. 65.
- Ларина Н. И., Еремина И. В. Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 8–52.
- Малеева А. Г. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л.: Изд-во Зоол. ин-та АН СССР, 1976. С. 48–57.
- Малеева А. Г., Шувалова Т. Г. Различные типы усложнения передней непарной петли M_1 , характерные для узкочерепной полевки // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Уральский гос. ун-т, 1980. С. 5–14.
- Маркова Е. А. Оценка сложности щечных зубов полевок (ARVICOLINAE, RODENTIA): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. 2013. Т. 92. № 8. С. 968–980.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны . М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1940. Т. IV. 570 с.
- Окулова Н. М., Андреева Т. А. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) по данным изменчивости жевательной поверхности зуба M^3 // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 8. С. 991–1003.
- Павлинов И. Я., Крусков С. В., Варшавский А. А., Борисенко А. В. Наземные звери России: Справочник-определитель . М.: КМК, 2002. 304 с.
- Поздняков А. А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*taximowiczii*» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа // Зоологический журнал. 1993. Т. 72. Вып. 11. С. 114–125.
- Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири . М.: Наука, 1986. 145 с.
- Сорокина Н. В. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зуба M^3 красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) (RODENTIA, CRICETIDAE) северной и средней тайги Тюменской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 1 (5). С. 1154–1157.
- Сорокина Н. В., Сидорова С. К. Морфотипическая изменчивость структуры жевательной поверхности зубов M_1 и M^3 полевок р. *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Среднего Зауралья // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. № 2. С. 498–501.
- Ямборко А. В. Популяционная экология лесных полевок (рода *Clethrionomys*) Северо-Восточной Азии : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 2015. 24 с.
- Chaline J., Laurin P., Brunet-Lecjmtte P., Vitiot L. Morphological trends and rates of evolution in arvicolids (Arvicolidae, Rodentia): Towards a punctuated equilibria/diselibrria model // Quaternary International. 1993. Vol. 19. P. 27–39.
- Souto-Lima R. B., Millien V. The influence of environmental factors on the morphology of red-backed voles *Myodes gapperi* (Rodentia, Arvicolinae) in Québec and Western Labrador // Biological Journal of the Linnean Society. 2014. Vol. 112 (1). P. 204–218. DOI: [10.1111/bij.12263](https://doi.org/10.1111/bij.12263)
- Runck A., Matocq M. D., Cook J. A. Historic hybridization and persistence of a novel mito-nuclear combination in red-backed voles (genus *Myodes*) // Evolutionary Biology. 2009. Vol. 9. P. 114. DOI: [10.1186/1471-2148-9-114](https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-114)

MORPHOTYPICAL VARIABILITY OF THE CHEWING SURFACE OF THE M3 TOOTH *MYODES RUTILUS PALLAS*, 1779 (ARVICOLINAE, RODENTIA) IN THE MIDDLE OB AREA OF THE TYUMEN REGION

GASHEV
Sergey Nikolaevich

Tyumen State University, gsn-61@mail.ru

SOROKINA
Natalya Vladimirovna

Tyumen State University, natalya_sorokina@rambler.ru

KOROVINA
Tatyana Yuryevna

Tyumen State University, t.korovina1996@yandex.ru

Key words:
Myodes rutilus
morphotype
variability
molars
chewing surface
population
dynamics
population cycle

Summary: In this paper we present the results of the studies of the morphotypic variability of the molars *Myodes rutilus* of the Middle Ob, Tyumen region. The morphotypes of the M3tooth of the red vole characteristic of the subzone of the middle taiga of Tyumen region were revealed. The age variability of the structure of the chewing surface of the M3tooth of the red vole was traced. In the group of wintering individuals there was a significant increase in the proportion of morphotypes of medium complexity with a significant decrease in the proportion of complex morphotypes. The complexity coefficient of the M3tooth of wintering red vole individuals is significantly lower than that of this-year brood. Simplification of the structure of the M3tooth in the red vole as the age increasing is associated with the grinding of the tooth prism during life. For the red vole of the Middle Ob area, a change in the occurrence of M3 tooth morphotypes during population cycles was revealed. It was noted that the occurrence of morphotypes of medium complexity at all phases of the population cycle were relatively stable, and the decrease in the relative abundance of the red vole was accompanied by a significant increase in the occurrence of simple morphotypes. Population peaks are characterized by a decrease in the occurrence of simple morphotypes. Probably, simple morphotypes have an adaptive value for the red vole population in the period with a low relative abundance of the species at a stable frequency of occurrence of morphotypes of medium complexity. The influence of biotopic characteristics of red vole habitats on the M3tooth structure was also noted. In the most favorable living conditions, the structure of the chewing surface is characterized by less complexity, but in less favorable conditions there is a tendency to complicate the structure of the tooth.

Received on: 02 July 2019

Published on: 19 Decembe 2019

References



УДК 631.461

ВЫБОР МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДЛЯ ВЫПОЛНЕНИЯ ИНТЕГРАЛЬНОЙ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ПОЧВ ПРИ ПЕРЕУВЛАЖНЕНИИ

КУЛАГИНА

Валентина Ивановна

к.б.н., Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28, viksoil@mail.ru

СУНГАТУЛЛИНА

Люция Мансуровна

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28, sunlyc@yandex.ru

ТАГИРОВ

Рамис Марселевич

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28, ramis.tagirov@yandex.ru

РЯЗАНОВ

Станислав Сергеевич

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28, erydit@yandex.ru

ХИСАМОВА

Алина Маратовна

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, 420087, г. Казань, ул. Даурская, 28, his.alina94@mail.ru

Ключевые слова:

микроорганизмы почвы
интегральный показатель
переувлажнение почв
эколого-биологическое
состояние
биологическая активность
микромитозы
биомониторинг

Аннотация: Интегральный эколого-биологический показатель представляет широкие возможности для оценки антропогенного воздействия на почвы и биомониторинга. Каждый вид антропогенного воздействия характеризуется изменениями определенного набора биологических параметров почвы. Для расчета интегрального показателя следует выбрать параметры, статистически значимо изменяющиеся под влиянием конкретного неблагоприятного фактора. В статье представлены результаты работы по выявлению микробиологических показателей, наиболее чувствительных к переувлажнению почв. Материалами исследования послужили образцы чернозема выщелоченного и аллювиальной дерновой почвы, находившиеся 3.5 месяца в контролируемых условиях модельного опыта по влиянию переувлажнения на почвы. Образцы выдерживались в пластиковых контейнерах при затоплении и оптимальной влажности, с добавлением и без добавления раствора сахарозы. По окончании опыта в образцах методом посева на твердые питательные среды определялась численность пяти экологотрофических групп микроорганизмов. Определение проводилось в

трех повторностях. Определялась статистическая значимость разницы численности групп микроорганизмов между затопленными почвами и почвами с оптимальной влажностью. Показано, что затопление приводит к снижению численности большинства изученных микроорганизмов. Установлено, что по чувствительности микроорганизмов к затоплению и процессам оглеения можно расположить их в следующий ряд по убыванию: микроскопические грибы, актиномицеты, амилитические, аммонификаторы, споровые. Наиболее устойчивы к затоплению почв споровые микроорганизмы. Статистическая обработка результатов не выявила зависимости между их численностью в аллювиальных почвах и окислительно-восстановительным потенциалом. Интегральный показатель, рассчитанный с учетом численности только трех наиболее чувствительных групп микроорганизмов, имеет более высокий коэффициент корреляции с окислительно-восстановительным потенциалом почвы, чем рассчитанный с учетом всех пяти групп.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 27 июня 2019 года

Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Введение

Методика расчета интегрального показателя эколого-биологического состояния была разработана Казеевым, Колесниковым и Вальковым (Казеев и др., 2003, 2012) для оценки и сравнения почв при разных уровнях антропогенного воздействия. Под антропогенным воздействием в первую очередь понималось загрязнение тяжелыми металлами и нефтепродуктами (Казеев и др., 2003, 2012). Благодаря универсальности способа подсчетов, а также взаимозаменяемости используемых показателей, за прошедшее время интегральный показатель применялся для оценки состояния городских почв (Сальников и др., 2018), для оценки состояния почв при разных технологиях земледелия (Григорьян и др., 2014), для оценки корреляции биологической активности почв со структурным состоянием черноземов (Турусов и др., 2017), для сравнения биологической активности автоморфных почв (Горбцова и др., 2015) и урбаноземов (Калинкина и др., 2016).

В данной работе сделана попытка применить интегральный показатель при оценке негативного воздействия на почвы Республики Татарстан такого явления, как переувлажнение, которое часто носит антропогенный характер. Переувлажнение изменяет не только физико-химические, но и биологические показатели почвы. Причем, по литературным данным, биологическая активность дает наиболее быстрый отклик по сравнению с физико-химическими показателями.

Поэтому весьма полезным было бы найти эколого-трофические группы микроорганизмов, являющиеся индикаторными для переувлажненных почв данной зоны, и оценить

суммарный эффект переувлажнения на несколько почвенных параметров.

Цель данного исследования – выбрать наиболее информативные микробиологические показатели, коррелирующие с важнейшими физико-химическими параметрами переувлажненных почв, для расчета интегрального показателя эколого-биологического состояния почв, и подсчитать этот показатель для переувлажненных почв и почв с оптимальным увлажнением.

Выявленные показатели могут быть использованы при биомониторинге переувлажнения и временного затопления почв.

Материалы

Исследования проводились с образцами естественных природных почв, для которых искусственно были созданы условия переувлажнения в лабораторном модельном опыте.

Опыты проводились с образцами гумусовых горизонтов зональной и незональной почвы:

- аллювиальная дерновая среднесуглинистая из поймы р. Свияга Буинского района Республики Татарстан с содержанием гумуса 3.9 %, реакцией среды водной вытяжки 8.3;

- чернозем выщелоченный среднесуглинистый из Мензелинского района Республики Татарстан с содержанием гумуса 8.6 %, реакцией среды водной вытяжки 7.8.

Лабораторный модельный эксперимент включал по 4 варианта для каждой почвы: 1) застойный режим; 2) застойный режим с добавлением 1 % раствора сахарозы; 3) оптимальная влажность (60 % от общей влагоем-

кости); 4) оптимальная влажность с добавлением 1 % раствора сахарозы. Подразумевалось, что раствор сахарозы должен создать более благоприятные условия для развития анаэробных микроорганизмов.

Окислительно-восстановительный потенциал (ОВП) почв в первый день опыта составлял для аллювиальной дерновой почвы 272 mV, для чернозема – 291 mV.

Примерно через 3.5 месяца из контейнеров с исследуемыми вариантами были отобраны образцы на микробиологический анализ и определение окислительно-восстановительного потенциала почвы.

Методы

Определение численности групп микроорганизмов проводилось методом посева почвенной суспензии на твердые питательные среды:

1) способных использовать азот органических соединений (аммонифицирующих) – на мясо-пептонный агар (МПА), или, по-другому, nutrient agar;

2) амилотических (использующих минеральный азот) – на крахмал-аммиачный агар (КАА);

3) актиномицетов – также на КАА;

4) спорных микроорганизмов – на МПА после кратковременной пастеризации;

5) микроскопических грибов (микромикетов) – на среду Чапека (Методы..., 1991; Churkina и др., 2012; Szegi, 1976; Asadu et al., 2015).

Определение проводилось в трех повторностях. Коэффициент минерализации и иммобилизации (Кмин), по Е. Н. Мишустину (1956), рассчитывали как соотношение численности амилотических (выращенных на крахмал-аммиачном агаре) и аммонифицирующих (выращенных на мясо-пептонном агаре) микроорганизмов.

Интегральный показатель эколого-биологического состояния почв рассчитывался по методике, предложенной авторами (Казеев и др., 2003, 2012).

Окислительно-восстановительный потенциал почв определялся потенциометрическим методом.

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программы Excel.

Результаты

Установлено, что через 3.5 месяца в вариантах с затоплением окислительно-восстановительный потенциал сместился в сторону отрицательных значений, что свидетельствует о протекании процессов оглеения (рис. 1).

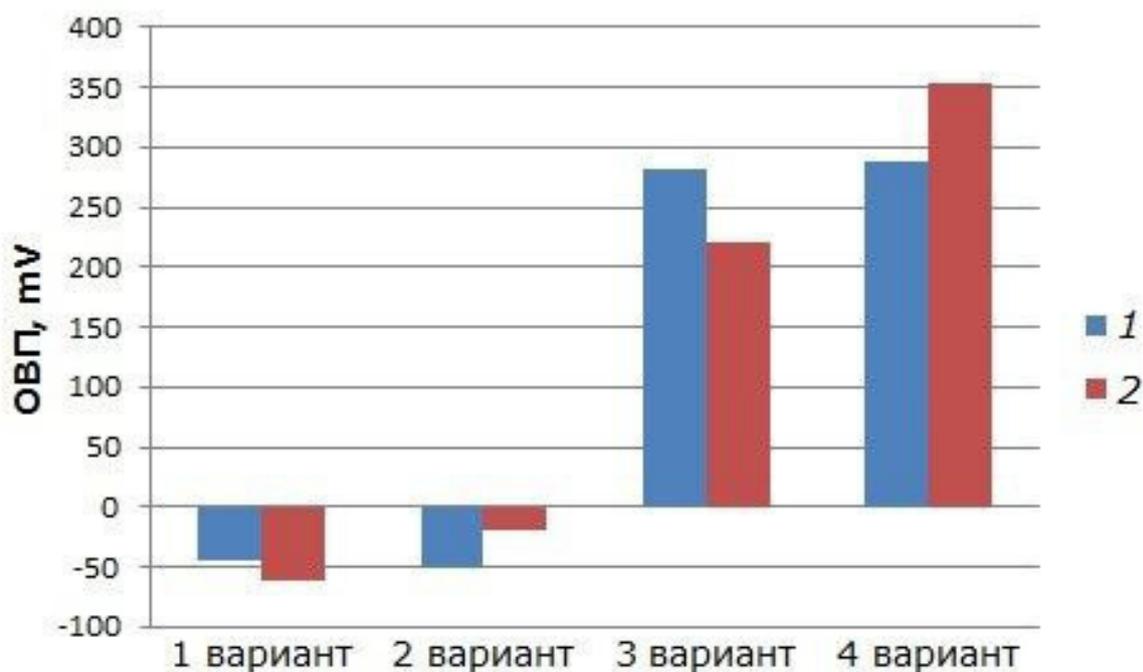


Рис. 1. Окислительно-восстановительный потенциал через 3.5 месяца после начала проведения модельного опыта: 1 – в аллювиальной почве, 2 – в черноземе

Fig. 1. Redox potential 3.5 months after the start of the model experiment: 1 – in the alluvial soil, 2 – in the black soil

Полученные результаты показали, что численность микроорганизмов, способных потреблять органический азот (аммонификаторы), в вариантах с затоплением через 3.5 месяца имела тенденцию к снижению по сравнению с образцами тех же почв, выдерживаемых при оптимальной влажности (рис. 2). Однако статистическая обработка

результатов подтвердила значимую разницу при $p = 0.05$ лишь для аллювиальных почв. Значимой разницы по содержанию данной эколого-трофической группы микроорганизмов между черноземом выщелоченным и аллювиальной дерновой почвой не наблюдалось.

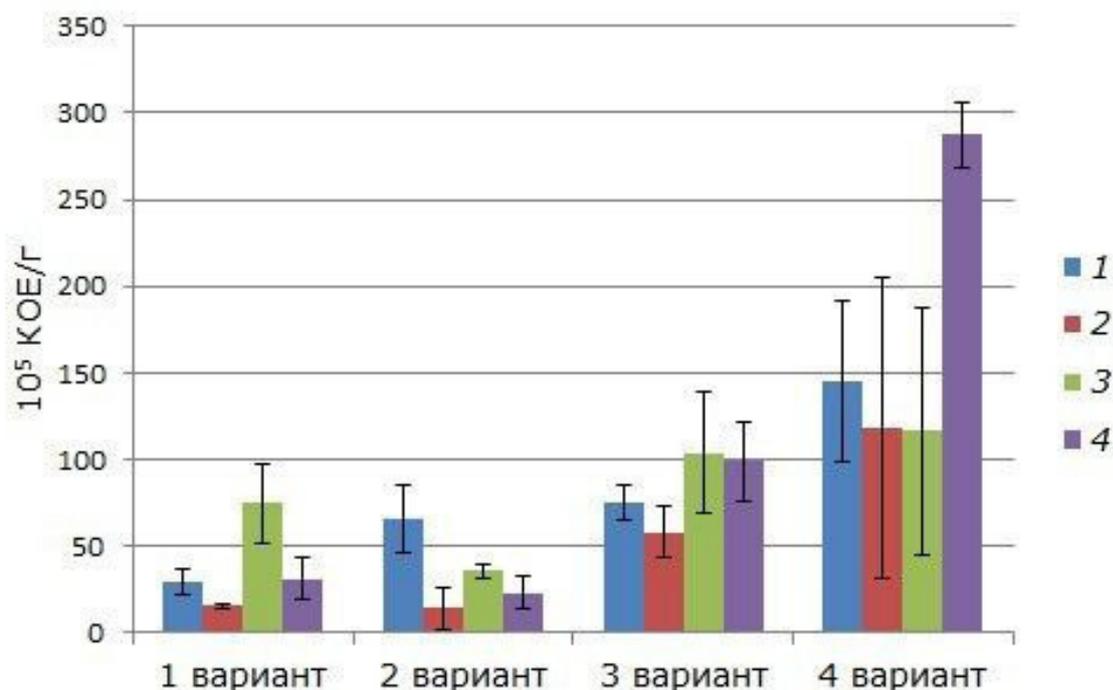


Рис. 2. Численность аммонификаторов и амилолитических микроорганизмов через 3.5 месяца после начала проведения модельного опыта по переувлажнению (среднее и стандартные отклонения): 1 – численность аммонификаторов в аллювиальной почве, 2 – численность амилолитических микроорганизмов в аллювиальной почве, 3 – численность аммонификаторов в черноземе, 4 – численность амилолитических микроорганизмов в черноземе

Fig. 2. The number of ammonifiers and amylolytic microorganisms 3.5 months after the start of the model experiment on waterlogging (mean and standard deviations): 1 – the number of ammonifiers in the alluvial soil, 2 – the number of amylolytic microorganisms in the alluvial soil, 3 – the number of ammonifiers in black soil, 4 – the number of amylolytic microorganisms in the black soil

Коэффициент корреляции между численностью микроорганизмов-аммонификаторов и окислительно-восстановительным потенциалом через несколько месяцев проведения опыта для аллювиальной почвы составил 0.75, для чернозема – 0.84 (коэффициент корреляции Пирсона при $p < 0.05$), что свидетельствует о высокой степени зависимости между этими признаками.

Численность микроорганизмов, потребляющих минеральный азот (амилолитических), также снижалась в вариантах с затоплением по сравнению с вариантами с оптимальной влажностью. Статистическая обработка результатов показала значимые различия между переувлажненными и не-

переувлажненными вариантами при $p = 0.05$ как для аллювиальной почвы, так и для чернозема выщелоченного. В целом данные по численности амилолитических микроорганизмов согласуются с полученными ранее для других почв (Кандашова, 2016; Кандашова и др., 2015), но в нашем случае результат оказался более выраженным.

Численность актиномицетов, также выращиваемых на КАА, но подсчитываемых отдельно, в целом повторяет закономерности распределения по вариантам всей группы микроорганизмов, потребляющих минеральный азот (рис. 3). При затоплении также прослеживается угнетение по сравнению с оптимальной влажностью, заметен всплеск численности на варианте «чернозем при

оптимальной влажности + сахароза», объясняемый теми же причинами. Статистическая обработка результатов подтвердила значимые различия между вариантами с затопле-

нием и вариантами с оптимальной влажностью как для аллювиальной почвы, так и для чернозема.

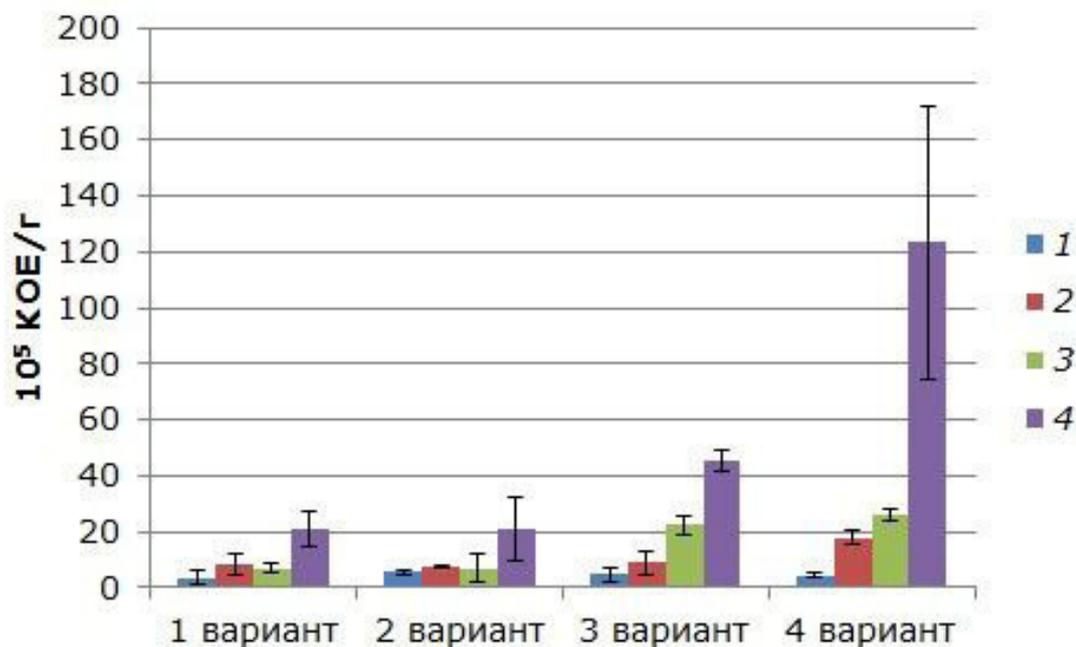


Рис. 3. Численность актиномицетов и споровых микроорганизмов через 3.5 месяца после начала проведения модельного опыта по переувлажнению почв (среднее и стандартные отклонения): 1 – численность споровых микроорганизмов в аллювиальной почве, 2 – численность споровых микроорганизмов в черноземе, 3 – численность актиномицетов в аллювиальной почве, 4 – численность актиномицетов в черноземе

Fig. 3. The number of actinomycetes and spore microorganisms 3.5 months after the start of the model experiment on waterlogging (mean and standard deviations): 1 – the number of spore microorganisms in the alluvial soil, 2 – the number of spore microorganisms in black soil, 3 – the number of actinomycetes in the alluvial soil, 4 – the number of actinomycetes in black soil

Коэффициент корреляции между ОВП и численностью актиномицетов для аллювиальных почв равен 0.99, для черноземов – 0.90, что свидетельствует об очень высокой корреляционной связи.

Затопление не оказало заметного влияния на численность споровых микроорганизмов (см. рис. 3). Для аллювиальных почв статистическая обработка результатов не выявила значимых отличий между всеми вариантами опыта. Для черноземов статистически достоверная разница обнаружена лишь для варианта при оптимальной влажности с сахарозой со всеми остальными вариантами. Дополнительный источник питания в комплексе с оптимальным увлажнением привел к увеличению численности наиболее устойчивых сапротрофных микроорганизмов в два с лишним раза. Зато статистически значимые отличия были отмечены между численностью споровых микроорганизмов в

разных типах почв при одном и том же варианте увлажнения, что свидетельствует о том, что для каждого типа почв характерно определенное количество споровых микроорганизмов.

Численность споровых микроорганизмов в аллювиальной почве не связана с ОВП. Коэффициент корреляции между этими признаками равен -0.009, что свидетельствует об отсутствии какой-либо зависимости. Для чернозема коэффициент корреляции между этими признаками составляет 0.81, что может говорить о достаточно высокой зависимости.

Численность микроскопических грибов, определяемая посевом на среду Чапека, оказалась более чувствительным показателем застойного переувлажнения (рис. 4). Затопление и переувлажнение привели к уменьшению численности микромицетов в 40–70 раз по сравнению с оптимальной

влажностью почв. Статистическая обработка результатов подтвердила значимые различия между вариантами с затоплением и без него как для аллювиальной дерновой почвы, так и для чернозема выщелоченного. Интересно, что статистически значима разница между черноземом и аллювиальной почвой по численности микромицетов при оптимальной влажности. Вероятно, данный

показатель пригоден для выявления отличий между типами почв.

Коэффициент корреляции между ОВП и численностью микроскопических грибов (микромицетов) в вариантах с черноземом равен 0.92, а в случае аллювиальных почв приближается к единице и составляет 0.99, что позволяет говорить о прямой, очень сильной зависимости.

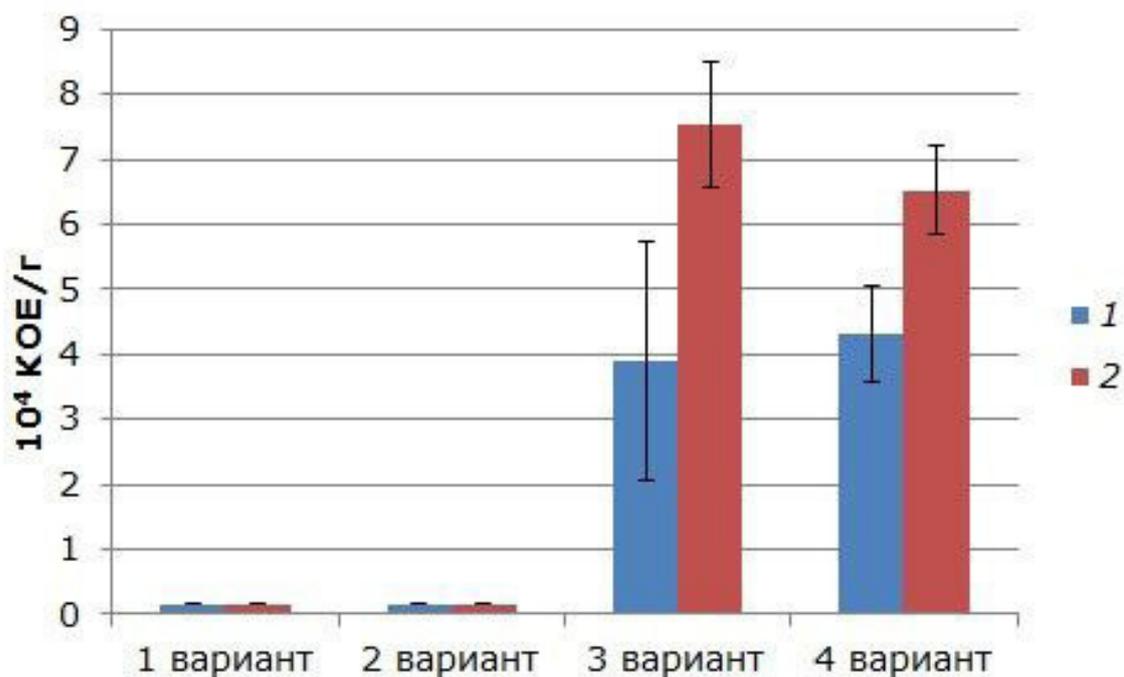


Рис. 4. Численность микроскопических грибов через 3.5 месяца после начала проведения модельного опыта: 1 – в аллювиальной почве, 2 – в черноземе

Fig. 4. The number of microscopic fungi 3.5 months after the start of the modeling experiment: 1 – in alluvial soil, 2 – in black soil

Обсуждение

Проведенные исследования показывают, что в аллювиальных и черноземных почвах Республики Татарстан чувствительность микробиологических показателей к затоплению и процессам оглеения можно расположить в следующий ряд по убыванию: микромицеты > актиномицеты > амилолитические > аммонификаторы > споровые. Полученный ряд в целом близок к результатам Кандашовой (2015, 2016), отмечавшей максимальную чувствительность микромицетов. Полученные нами результаты согласуются с данными других исследователей (Churkina et al., 2012; Gadd, 2007), которые подчеркивали, что микроскопические грибы – это наиболее требовательные к кислороду сапрофиты и наибольшую роль в экосистеме играют в аэробных условиях. Анаэробные условия, возникающие при затоплении, для

микромицетов крайне неблагоприятны и ведут к подавлению их численности.

Споровые микроорганизмы оказались наиболее устойчивы к условиям затопления. Их численность достоверно не изменялась от условий увлажнения. Вместе с тем необходимо отметить, что доля споровых микроорганизмов от общей численности микробного сообщества при затоплении возрастает, что обычно наблюдается при ухудшении условий жизни в почве (Hristeva et al., 2015).

Численность аммонификаторов через 3.5 месяца затопления не возросла, что несколько расходится с данными Кандашовой, которая отмечала увеличение численности аммонификаторов на 100-й день опыта при затоплении по сравнению с вариантом с влажностью почвы 60 % (Кандашова, 2016; Кандашова и др., 2015). По-видимому, это связано с тем, что в опыте использовались разные почвы. Возможно также явление,

отмеченное другими исследователями, участвующими затопляемые почвы: из-за истощения лабильного органического вещества микробная активность снижается примерно через четыре месяца (Sjogaard et al., 2018). В нашем случае численность аммонификаторов не показала себя ярким индикатором переувлажнения почв.

Интересно, что добавление сахарозы привело к уменьшению численности амилитических микроорганизмов при затоплении, но к увеличению при оптимальной влажности. Предположительно, это связано с более значительным смещением в сторону отрицательных значений окислительно-восстановительного потенциала почв именно при внесении сахарозы в переувлажненную почву. Внесение сахарозы в черноземную почву при оптимальной влажности через 3.5 месяца привело к значительному (в два с лишним раза) увеличению численности амилитических микроорганизмов. По-видимому, причина в изменении соотношения C:N при внесении сахарозы. Многие исследователи отмечают, что смещение соотношения C:N за счет внесения какого-либо компонента в почву приводит к изменению

направленности процессов от минерализации к иммобилизации азота (Singh et al., 2010; Van Zwieten et al., 2010; Hagemann et al., 2016; Wang et al., 2011). Обычно отмечается, что аммонификаторы интенсивно работают при соотношении C:N до 20–25. Если соотношение более широкое, начинается интенсивная иммобилизация азота амилитическими микроорганизмами, что и произошло в данном случае.

Зависимость между численностью микроорганизмов, потребляющих минеральный азот, и ОВП почв оказалась даже более тесной, чем между численностью аммонификаторов и ОВП. Коэффициент корреляции для аллювиальной почвы составил 0.87, для чернозема – 0.92 (при $p < 0.05$).

Коэффициент минерализации/иммобилизации, по Мишустину, представлен в табл. 1. Процессы минерализации и иммобилизации находятся в равновесии в черноземе, инкубируемом при оптимальной влажности. В этом варианте коэффициент наиболее близок к единице. Полученный результат согласуется с литературными данными (Гридасова и др., 2015).

Таблица 1. Коэффициент минерализации/иммобилизации (по Мишустину)

Коэффициент минерализации	Затопление	Затопление + сахароза	Оптимальная влажность	Оптимальная влажность + сахароза
Для аллювиальной почвы	0.54	0.22	0.78	0.82
Для чернозема	0.42	0.65	0.95	2.47

При значении коэффициента, равном единице или около единицы, разночтений в его интерпретации у разных авторов нет, в отличие от других вариантов.

Дело в том, что в части работ коэффициент меньше единицы считается показателем преобладания процессов минерализации, больше единицы – иммобилизации азота (Мишустин, 1956; Концевая и др., 2018). В других работах значения коэффициента трактуются противоположным образом (Кутюва и др., 2018; Churkina et al., 2012).

Процессы, протекающие в почве, гораздо более сложны, могут чередоваться во времени, уменьшение или увеличение численности групп микроорганизмов может быть вызвано разными причинами. По-видимому, и в том, и в другом варианте интерпретации

имеется своя логика, и оба имеют право на существование.

Добавление сахарозы в чернозем с оптимальной влажностью привело к резкому увеличению коэффициента минерализации. Таким образом, если рассматривать первый вариант интерпретации, в данной почве через 3.5 месяца инкубации преобладают процессы иммобилизации. В этом случае можно применить первый вариант интерпретации.

В вариантах с затоплением коэффициент минерализации получился меньше единицы. В данном случае дать однозначную интерпретацию по коэффициенту Мишустина не представляется возможным. В переувлажненных почвах низкое содержание микроорганизмов, потребляющих минеральный азот, а следовательно, и доступного мине-

рального азота. Вероятно, он был потерян в результате процессов, которые развиваются при затоплении почв (Singandhupe, Rajput, 1989; Sjogaard et al., 2018). Могут быть и другие причины. Интерпретация вызывает затруднения.

Напрашивается вывод, что в данном случае коэффициент минерализации не стоит использовать для оценки эколого-биологического состояния как из-за сложности интерпретации, так и из-за дублирования взаимосвязанных показателей (численность аммонификаторов и амилитических микроорганизмов).

Далее была предпринята попытка рассчитать два варианта интегрального эколого-

биологического показателя: на основе всех пяти определенных микробиологических параметров и только трех наиболее чувствительных.

На первом этапе расчета необходимо какое-то значение параметра принять за 100 %. В качестве такого был выбран вариант с оптимальной влажностью без добавления сахарозы, поскольку он более всего соответствовал критериям контроля. Другие значения этого показателя выражались в процентах к нему. Затем рассчитывалось среднее арифметическое выбранных показателей.

В табл. 2 представлены результаты расчетов.

Таблица 2. Интегральный эколого-биологический показатель (ИПЭБС), рассчитанный по пяти и по трем микробиологическим параметрам

ИПЭБС	Затопление	Затопление + сахароза	Оптимальная влажность	Оптимальная влажность + сахароза
Чернозем выщелоченный				
По 5 параметрам	49.8	38.1	100.0	192.7
По 3 параметрам	26.8	24.0	100.0	216.3
Аллювиальная дерновая				
По 5 параметрам	35.4	53.6	100.0	144.3
По 3 параметрам	20.4	19.6	100.0	143.1

В обоих случаях при затоплении наблюдается снижение значений ИПЭБС по сравнению с контролем, а при добавлении сахарозы при оптимальной влажности – повышение. Однако при использовании в расчетах только самых чувствительных микробиологических параметров коэффициент корреляции между ОВП почвы и ИПЭБС был выше, чем при использовании всех исследованных пяти параметров (соответственно 0.96 и 0.95 для аллювиальной почвы и 0.96 и 0.92 для чернозема).

Заключение

Проведенные исследования показали, что наиболее чувствительными к затоплению микроорганизмами являются микроскопические грибы, численность которых уменьшается в 40–70 раз. После 3.5 месяца затопления достоверно снижается численность актиномицетов и в целом амилити-

ческих микроорганизмов в аллювиальных дерновых почвах и черноземе выщелоченном. Численность аммонификаторов при затоплении также уменьшилась, хотя это уменьшение статистически значимо только для аллювиальной почвы. Численность спорных микроорганизмов достоверно не изменилась в результате затопления. Численность всех групп микроорганизмов, кроме спорных, коррелирует с окислительно-восстановительным потенциалом почвы. Таким образом, к индикаторным микробиологическим показателям среди изученных можно отнести численность микромицетов, актиномицетов и амилитических микроорганизмов. При расчете интегрального эколого-биологического показателя для выявления отличий переувлажненных почв рекомендуются именно эти микробиологические показатели.

Библиография

- Горобцова О. Н., Хезева Ф. В., Улигова Т. С., Темботов Р. Х. Эколого-географические закономерности изменения биологической активности автоморфных почв равнинных и предгорных территорий северного макросклона Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) // Почвоведение. 2015. № 3. С. 347–359.
- Григорьян Б. Р., Кольцова Т. Г., Сунгатуллина Л. М. Методические рекомендации по оценке почвенно-экологического состояния земель сельскохозяйственного назначения на соответствие требованиям органического земледелия. Казань, 2014. 52 с.
- Гридасова О. В., Верховцева Н. В., Проценко А. А., Проценко Е. П., Савченко Л. А., Неведров Н. П. Особенности микробных сукцессий в вегетационной и многолетней динамике в черноземах заповедной луговой степи и черного пара // Проблемы агрохимии и экологии. 2015. № 4. С. 37–44.
- Казеев К. Ш., Колесников С. И., Вальков В. Ф. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов н/Д: Изд-во РГУ, 2003. 216 с.
- Казеев К. Ш., Колесников С. И. Биодиагностика почв: методология и методы исследований. Ростов н/Д: Изд-во Южного федерального университета, 2012. 260 с.
- Калинкина В. Е., Сальникова Н. А., Сальников А. Л. Интегральный показатель эколого-биологического состояния нарушенных земель как объектов рекультивации // Естественные науки. 2016. № 1. С. 9–12.
- Кандашова К. А. Изменение эколого-биологических свойств почв юга России при переувлажнении: Дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 2016. 142 с.
- Кандашова К. А., Казеев К. Ш., Колесников С. И. Изменение биологических свойств чернозема обыкновенного при глеевом процессе (модельный опыт) // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2015. № 112. С. 707–717.
- Концевая И. И., Дайнеко Н. М., Минина А. В. Влияние микробного препарата АгроМик на агрономически полезные группы микроорганизмов почвы в посевах кукурузы // Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. 2018. № 3. С. 49–54.
- Кутовая О. В., Гребенников А. М., Тхакахова А. К., Исаев В. А., Гармашов В. М., Беспалов В. А., Чевердин Ю. И., Белобров В. П. Изменение почвенно-биологических процессов и структуры микробного сообщества агрочерноземов при разных способах обработки почвы // Бюллетень Почвенного института им. В. В. Докучаева. 2018. № 92. С. 35–61.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии. / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и плодородие почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 342 с.
- Сальников А. Л., Сальникова Н. А., Синцов А. В., Валов М. В. Особенности системного подхода в экологическом мониторинге урбанизированных почв // Геология, география и глобальная энергия. 2018. № 1 (68). С. 109–119.
- Турусов В. И., Чевердин Ю. И., Титова Т. В., Беспалов В. А., Сапрыкин С. В., Гармашова Л. В., Чевердин А. Ю. Взаимосвязь микробиологических параметров и физических свойств черноземных почв // Агрохимия. 2017. № 11. С. 3–12.
- Asadu C. L. A., Nwafor I. A., Chibuikwe G. U. Contributions of Microorganisms to Soil Fertility in Adjacent Forest, Fallow and Cultivated Land Use Types in Nsukka, Nigeria // International Journal of Agriculture and Forestry. 2015. Vol. 5. № 3. P. 199–204.
- Churkina G., Kunanbayev K., Akhmetova G. The taxonomic composition of soil microorganisms in the ecosystems of southern chernozems of Northern Kazakhstan // Applied Innovations and Technologies. 2012. Vol. 8. № 3. P. 13–19.
- Gadd G. M. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation // Mycological research. 2007. Vol. 111. № 1. P. 3–49.
- Hagemann N., Harter J., Behrens S. Elucidating the Impacts of Biochar Applications on Nitrogen Cycling Microbial Communities // Biochar Application: Essential Soil Microbial Ecology. Elsevier Inc., 2016. P. 163–198. URL: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803433-0.00006-0> (дата обращения: 21.06.2019).
- Hristeva Ts., Yanev M., Bozukov Hr., Kalinova Sht. Condition of soil microbial communities when exposed to some chloroacetamide herbicides // Bulgarian Journal of Agricultural Science. 2015. Vol. 21. № 4. P. 730–735.
- Singandhupe R. B., Rajput R. K. Ammonia volatilization from rice fields in alkaline soil as influenced by soil moisture and nitrogen // The Journal of Agricultural Science. 1989. Vol. 112. № 2. P. 185–190.
- Singh B. P., Hatton B. J., Singh B., Cowie A. L., Kathuria A. Influence of biochars on nitrous oxide emission and nitrogen leaching from two contrasting soils // J. of Environmental Quality. 2010. Vol. 39. № 4. P. 1224–1235.

- Sjogaard K. S., Valdemarsen T. B., Treusch A. H. Responses of an Agricultural Soil Microbiome to Flooding with Seawater after Managed Coastal Realignment // *Microorganisms*. 2018. Vol. 6 (1). № 12. URL: <https://doi.org/10.3390/microorganisms6010012> (дата обращения: 24.06.2019).
- Szegi J. Talajmikrobiológiai vizsgálati módszerek. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó, 1976. 311 p.
- Van Zwieten L., Kimber S., Morris S., Downie A., Berger E., Rust J., Scheer C. Influence of biochars on flux of N₂O and CO₂ from Ferrosol // *Austr. J. Soil. Res.* 2010. Vol. 48. P. 555–568.
- Wang J., Zhang M., Xiong Z., Liu P., Pan G. Effects of biochar addition on N₂O and CO₂ emissions from to paddy soils // *Biology and Fertility of Soils*. 2011. Vol. 47. P. 887–896.

SELECTION OF MICROBIOLOGICAL INDICATORS TO PERFORM AN INTEGRATED ECOLOGICAL-AND-BIOLOGICAL ASSESSMENT OF WATERLOGGED SOILS

KULAGINA *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of*
Valentina Ivanovna *Tatarstan Academy of Sciences, viksoil@mail.ru*

SUNGATULLINA *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of*
Lutsia Mansurovna *Tatarstan Academy of Sciences, sunlyc@yandex.ru*

TAGIROV *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of*
Ramis Marselevich *Tatarstan Academy of Sciences, ramis.tagirov@yandex.ru*

RYAZANOV *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of*
Stanislav Sergeevich *Tatarstan Academy of Sciences, erydit@yandex.ru*

KHISAMOVA *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of*
Alina Maratovna *Tatarstan Academy of Sciences, his.alina94@mail.ru*

Key words:

soil microorganisms
integrated indicator
waterlogging of soil
ecological-and-
biological state
biological activity
micromycetes
bio-monitoring

Summary: Integrated ecological and biological indicator provides wide possibilities for assessment of anthropogenic impact on soils and bio-monitoring. Each type of anthropogenic impact is characterized by changes in certain sets of biological soil parameters. To calculate the integrated indicator, one should select the parameters that change statistically significantly under the influence of a particular adverse factor. The article presents the results of work on the identification of microbiological parameters most sensitive to water logging in soil. The research was performed using samples of leached chernozem and alluvial sod soils which were 3.5 months in controlled conditions of the model experiment on the effect of water logging on soils. Soil samples were kept in plastic containers in conditions of water logging, at optimal moisture content, with and without addition of sucrose solution. At the end of the experiment, the population of five ecological trophic groups of microorganisms was determined by seeding on solid nutrient media. The determination was carried out in triplicate. The statistical significance of the difference in the population of microorganism groups between flooded soils and soils with optimal humidity was determined. It was shown that water logging led to a reduction in population of the most studied microorganisms. It was established that according to their sensitivity to water logging and the processes of gleization, the microorganisms can be arranged in the following series in descending order: microscopic fungi, actinomycetes, amylolyticus, ammonifiers, and spores. The spore microorganisms are most resistant to water logging. Statistical analysis did not reveal a relationship between their population in alluvial soils and ox-redox potential. It was shown that the integrated indicator calculated taking into account the population of only the three most sensitive groups of microorganisms has a higher correlation coefficient with the soil ox-redox potential than that calculated taking into account all five groups.

Received on: 27 June 2019

Published on: 19 December 2019

References

Sjogaard K. S., Valdemarsen T. B., Treusch A. H. Responses of an Agricultural Soil Microbiome to Flooding with Seawater after Managed Coastal Realignment, *Microorganisms*. 2018. Vol. 6 (1). No. 12. URL:

- <https://doi.org/10.3390/microorganisms6010012> (data obrascheniya: 24.06.2019).
- Asadu C. L. A., Nwafor I. A., Chibuikwe G. U. Contributions of Microorganisms to Soil Fertility in Adjacent Forest, Fallow and Cultivated Land Use Types in Nsukka, Nigeria, *International Journal of Agriculture and Forestry*. 2015. Vol. 5. No. 3. P. 199–204.
- Churkina G., Kunanbayev K., Akhmetova G. The taxonomic composition of soil microorganisms in the ecosystems of southern chernozems of Northern Kazakhstan, *Applied Innovations and Technologies*. 2012. Vol. 8. No. 3. P. 13–19.
- Gadd G. M. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation, *Mycological research*. 2007. Vol. 111. No. 1. P. 3–49.
- Gorobcova O. N. Hezeva F. V. Uligova T. S. Tembotov R. H. Ecological and geographical patterns of changes in the biological activity of automorphic soils of lowland and foothill territories of the northern macroslope of the Central Caucasus (within Kabardino-Balkaria), *Pochvovedenie*. 2015. No. 3. P. 347–359.
- Gridasova O. V. Verhovceva N. V. Procenko A. A. Procenko E. P. Savchenko L. A. Nevedrov N. P. Features of microbial successions in vegetative and long-term dynamics in the chernozems of the protected meadow steppe and black vapor, *Problemy agrohimii i ekologii*. 2015. No. 4. P. 37–44.
- Grigor'yan B. R. Kol'cova T. G. Sungatullina L. M. Guidelines for the assessment of the soil-ecological state of agricultural land for compliance with the requirements of organic farming. Kazan', 2014. 52 p.
- Hagemann N., Harter J., Behrens S. Elucidating the Impacts of Biochar Applications on Nitrogen Cycling Microbial Communities, *Biochar Application: Essential Soil Microbial Ecology*. Elsevier Inc., 2016. P. 163–198. URL: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803433-0.00006-0> (data obrascheniya: 21.06.2019).
- Hristeva Ts., Yanev M., Bozukov Hr., Kalinova Sht. Condition of soil microbial communities when exposed to some chloroacetamide herbicides, *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2015. Vol. 21. No. 4. P. 730–735.
- Kalinkina V. E. Sal'nikova N. A. Sal'nikov A. L. Integrated indicator of the ecological and biological state of disturbed lands as objects of reclamation, *Estestvennye nauki*. 2016. No. 1. P. 9–12.
- Kandashova K. A. Kazeev K. Sh. Kolesnikov S. I. Change in biological properties of ordinary chernozem during the gleying process (model experiment), *Politematicheskii setevoy elektronnyy nauchnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2015. No. 112. P. 707–717.
- Kandashova K. A. Changes in the ecological and biological properties of soils in the south of Russia under waterlogging: Dip. ... kand. biol. nauk. Rostov n/D, 2016. 142 p.
- Kazeev K. Sh. Kolesnikov S. I. Val'kov V. F. Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods. Rostov n/D: Izd-vo RGU, 2003. 216 p.
- Kazeev K. Sh. Kolesnikov S. I. Biodiagnostics of soils: methodology and research methods. Rostov n/D: Izd-vo Yuzhnogo federal'nogo universiteta, 2012. 260 p.
- Koncevaya I. I. Dayneko N. M. Minina A. V. The influence of the microbial preparation AgroMik on agronomically useful groups of soil microorganisms in corn crops, *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny*. 2018. No. 3. P. 49–54.
- Kutovaya O. V. Grebennikov A. M. Thakahova A. K. Isaev V. A. Garmashov V. M. Bepalov V. A. Cheverdin Yu. I. Belobrov V. P. Changes in soil-biological processes and the structure of the microbial community of agro-chernozems with different methods of tillage, *Byulleten' Pochvennogo instituta im. V. V. Dokuchaeva*. 2018. No. 92. P. 35–61.
- Methods of soil microbiology and biochemistry., Pod red. D. G. Zvyaginceva. M.: Izd-vo MGU, 1991. 304 p.
- Mishustin E. N. Microorganisms and soil fertility. M.: Izd-vo AN SSSR, 1956. 342 p.
- Sal'nikov A. L. Sal'nikova N. A. Sincov A. V. Valov M. V. Features of the system approach in environmental monitoring of urbanized soils, *Geologiya, geografiya i global'naya energiya*. 2018. No. 1 (68). P. 109–119.
- Singandhupe R. B., Rajput R. K. Ammonia volatilization from rice fields in alkaline soil as influenced by soil moisture and nitrogen, *The Journal of Agricultural Science*. 1989. Vol. 112. No. 2. P. 185–190.
- Singh B. P., Hatton B. J., Singh B., Cowie A. L., Kathuria A. Influence of biochars on nitrous oxide emission and nitrogen leaching from two contrasting soils, *J. of Environmental Quality*. 2010. Vol. 39. No. 4. P. 1224–1235.
- Szegi J. Talajmikrobiológiai vizsgálati módszerek. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó, 1976. 311 p.
- Turusov V. I. Cheverdin Yu. I. Titova T. V. Bepalov V. A. Saprykin S. V. Garmashova L. V. Cheverdin A. Yu. Interrelation of microbiological parameters and physical properties of chernozem soils, *Agrohimiya*. 2017. No. 11. P. 3–12.
- Van Zwieten L., Kimber S., Morris S., Downie A., Berger E., Rust J., Scheer C. Influence of biochars on flux of N₂O and CO₂ from Ferrosol, *Austr. J. Soil. Res.* 2010. Vol. 48. P. 555–568.
- Wang J., Zhang M., Xiong Z., Liu P., Pan G. Effects of biochar addition on N₂O and CO₂ emissions from paddy soils, *Biology and Fertility of Soils*. 2011. Vol. 47. P. 887–896.



УДК 332.368

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УРОВНЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОРГАНОГЕННОГО ГОРИЗОНТА AL-Fe-ПОДЗОЛОВ И БОЛОТНЫХ ПОЧВ В ЛОКАЛЬНОЙ ЗОНЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ МЕДНО-НИКЕЛЕВОГО КОМБИНАТА

ЛЯНГУЗОВА
Ирина Владимировна

*д. б. н., Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376,
Llyanguzova@binran.ru*

БАРКАН
Валерий Шмерович

*к. т. н., Лапландский государственный биосферный заповедник,
184506, Мончегорск, ул. Зеленая, 8, barcan.valery2010@yandex.ru*

Ключевые слова:

Al-Fe-гумусовые почвы
Folic/Histic Albic Podzols
торфяные болотные верховые почвы
Cryic Ombric Fibric Histosols
аэротехногенное загрязнение
тяжелые металлы
Кольский полуостров

Аннотация: На Кольском полуострове наиболее распространены торфяные болотные почвы и Al-Fe-гумусовые подзолы (по классификации WRB соответственно Cryic Ombric Fibric Histosols и Folic/Histic Albic Podzols), однако сравнения уровня их загрязнения тяжелыми металлами (ТМ) никогда не проводилось. Цель данной работы – сравнительный анализ уровня загрязнения ТМ верхних горизонтов торфяных болотных почв и Al-Fe-гумусовых подзолов в зоне воздействия медно-никелевого комбината. Почвенное опробование проведено в 37 близко расположенных местообитаниях (лесных и болотных) для каждого типа почв, находящихся в зоне воздействия атмосферных выбросов комбината «Североникель» (Мурманская обл.). Валовое содержание Ni и Cu в пробах почв определено методом атомно-абсорбционной спектрометрии после их растворения в смеси концентрированных кислот HNO₃ и HCl. Статистическая обработка результатов анализа почв проведена в пакете Statistica 12 с использованием непараметрических критериев Краскела – Уоллиса, Манна – Уитни и Вилкоксона. Установлено, что оба типа исследуемых почв значимо не различаются по валовому содержанию ТМ в верхних горизонтах почвенного профиля. Уровень загрязнения сравниваемых почв определяется расстоянием от источника загрязнения, розой преобладающих ветров и орографией местности. Содержание Ni практически во всех образцах почв превышает концентрацию Cu, что обусловлено превышением объемов атмосферных выбросов техногенных соединений Ni по сравнению с содержанием в них соединений Cu. Фитотоксичность обоих типов исследуемых почв варьирует в широких пределах: от ее полного отсутствия до высокой и очень высокой степени. При одинаковом уровне загрязнения почв ТМ болотные местообитания более благополучны вследствие лучшей обеспеченности влагой болотных почв.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 августа 2019 года

Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Введение

В настоящее время в зоне воздействия предприятий цветной металлургии наблюдаются нарушения в функционировании биогеоценозов вплоть до полной их деградации с формированием техногенных пустошей (Влияние..., 1990; Лукина, Никонов, 1996; Barcan, 2002a; Kozlov, Zvereva, 2007; Динамика..., 2009; Кашулина и др., 2018). Эродированные почвы часто имеют повышенную кислотность, обеднены элементами питания и загрязнены различными ТМ (Влияние..., 1990; Динамика..., 2009; Евдокимова и др., 2011; Кашулина и др., 2016; Лянгузова и др., 2016; Barcan, 2002b; Kozlov et al., 2009).

На равнинной территории Кольского полуострова преобладают низкопродуктивные лишайниковые и кустарничково-зеленомошные еловые и сосновые леса на Al-Fe-гумусовых подзолах, а также болота или заболоченные территории, для которых характерны почвы болотного типа (Переверзев, 2006; Лукина и др., 2010; Национальный..., 2011). Для биогеоценозов особое значение имеет органогенный (для подзолов) или торфяной (для болотных почв) горизонт, который в значительной степени определяет химические свойства, водный и тепловой режим верхнего корнеобитаемого слоя почв, является областью концентрации сосущих корней, банка семян, средой обитания абсолютного большинства видов грибов, микроорганизмов и беспозвоночных и оказывает существенное влияние на организацию и функционирование лесного фитоценоза. В связи с этим представляет интерес сравнительный анализ уровня загрязнения органогенных горизонтов Al-Fe-гумусовых подзолов и болотных торфяных почв, на которых произрастают хвойные леса.

Цель работы – выявить общие закономерности и особенности загрязнения верхних горизонтов Al-Fe-гумусовых подзолов и торфяных болотных почв в близко расположенных лесных и болотных местообитаниях в зоне воздействия атмосферных выбросов комбината «Североникель» (Мурманская обл.).

Материалы

Лапландский государственный природный биосферный заповедник и его охранная зона, на территории которых были проведены исследования, расположены в центральной части Кольского полуострова в северо-таежной лесной зоне, где распространены

Al-Fe-гумусовые подзолы и болотные почвы. Вся исследуемая территория подвергается воздействию атмосферных выбросов комбината «Североникель», основными ингредиентами которых являются диоксид серы и полиметаллическая пыль, где преобладают сульфиды и оксиды металлов, а также металлические Ni и Cu (Barcan, 2002a, b). Динамика объемов атмосферных выбросов ТМ представлена на рис. 1.

Для почвенного опробования подбирали по возможности близко расположенные лесные и болотные местообитания соответственно с подзолами и болотными торфяными почвами (рис. 2, табл. 1). В результате аэротехногенного загрязнения в радиусе примерно 5 км от комбината «Североникель» сформировалась техногенная пустошь со смытым верхним органогенным горизонтом почвы, поэтому наиболее близко расположенный пункт почвенного опробования № 24 находился лишь в 6.5 км от комбината.

Методы

В каждом пункте пробы органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов и верхнего (0–5 см) горизонта болотных торфяных почв отбирали из трех точек, расположенных по треугольнику со стороной 50–100 м, затем индивидуальные пробы объединяли в одну среднюю пробу.

Навески почвенных проб нагревали в царской водке (смеси концентрированных кислот HNO_3 и HCl). Содержание металлов в отфильтрованном растворе определяли атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре ААС-36. Относительная ошибка определения каждого металла не превышала 10–15 %, погрешность определений соответствует нормам погрешности при определении химического состава минерального сырья по III категории точности (ОСТ 41-08-212-04). Контроль правильности и точности результатов анализа осуществлен в соответствии с ОСТ 41-08-214-04 и ОСТ 41-08-265-04.

Статистическую обработку результатов анализов проводили с помощью пакетов Excel и Statistica. Проведенная проверка распределений содержания ТМ в почвах на соответствие нормальному распределению показала значимое несоответствие этому закону, поэтому для оценки значимости различий применяли непараметрические критерии Краскела – Уоллиса, Манна – Уитни и Вилкоксона.

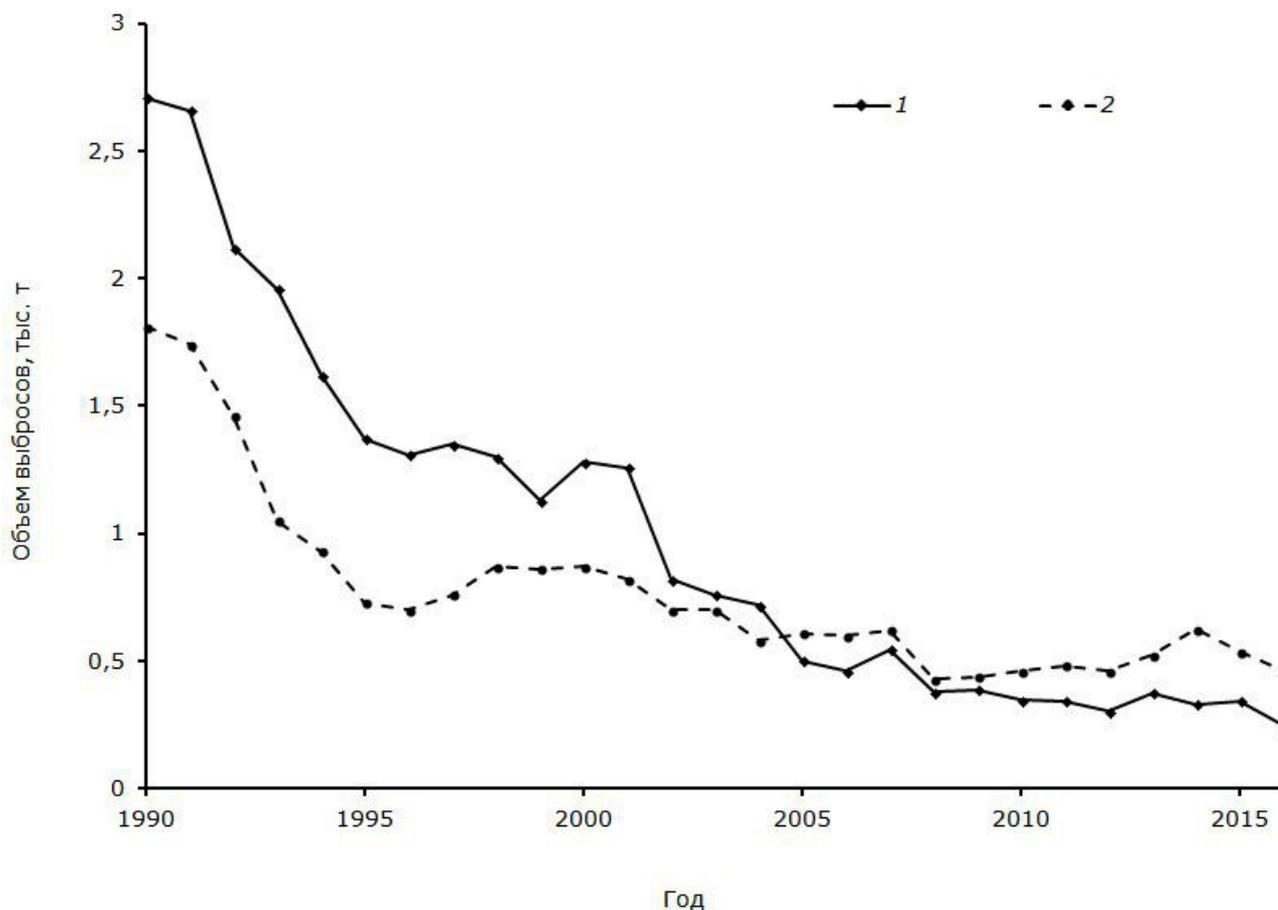


Рис. 1. Динамика объемов атмосферных выбросов Ni и Cu комбината «Североникель» за период с 1990 по 2016 г. (по официальным опубликованным данным). 1 – Ni, 2 – Cu

Fig. 1. Dynamics of atmospheric emissions of Ni and Cu of the Severonickel plant from 1990 to 2016 (according to official published data). 1 – Ni, 2 – Cu

Результаты

Средние значения валового содержания ТМ в верхних горизонтах болотных почв и подзолов составляют: Ni – 402 ± 84 и 387 ± 85 ; Cu – 247 ± 57 и 226 ± 56 мг/кг соответственно, что в 10–40 (Ni) и 6–25 (Cu) раз превосходит региональные фоновые величины. Согласно критерию Манна – Уитни, оба типа почв значимо не различаются ни по валовому содержанию Ni ($z = -0.24$, $p = 0.81$), ни по валовому содержанию Cu ($z = 0.39$, $p = 0.69$). Интервалы варьирования содержания ТМ в сравниваемых типах почв также близки, для болотных почв: Ni – 40–2540, Cu – 14–1770, для подзолов: Ni – 20–2500, Cu – 12–1635 мг/кг (см. табл. 1). Нижний предел варьирования содержания ТМ в обоих типах почв близок к региональным фоновым значениям (10–40 мг/кг). Превышение максимальных значений содержания Ni и Cu над минимальными составляло в болотных почвах 64 и 126 раз, в подзолах – 125 и 136 раз соответственно. Наименьшими концентрациями

Ni и Cu характеризуются почвы пунктов отбора проб № 8, 17–19, 33–36, наиболее удаленных от комбината либо экранируемых сопками от источника атмосферных выбросов загрязняющих веществ (см. табл. 1, рис. 2). Максимальные значения содержания ТМ отмечены в пунктах отбора проб № 10 и 29, удаленных в южном направлении примерно на одинаковое расстояние (15 км) от комбината.

Как видно из рис. 3, отношение концентраций Ni или Cu в болотных почвах к их соответствующему содержанию в подзолах может быть как меньше 1, так и больше 1, и варьирует в достаточно широком интервале от 0.3 до 5.0 раз, при этом минимальные и максимальные различия наблюдаются в разных пунктах отбора проб. Так, например, минимальные различия (0.3 раза) в отношении содержания Ni в болотных почвах к его концентрации в подзолах отмечены в пункте отбора проб № 6, для Cu – в № 34, а максимальные (4.8–5.0) – в пунктах отбора проб № 8 и 32 соответственно. Сопоставление дан-

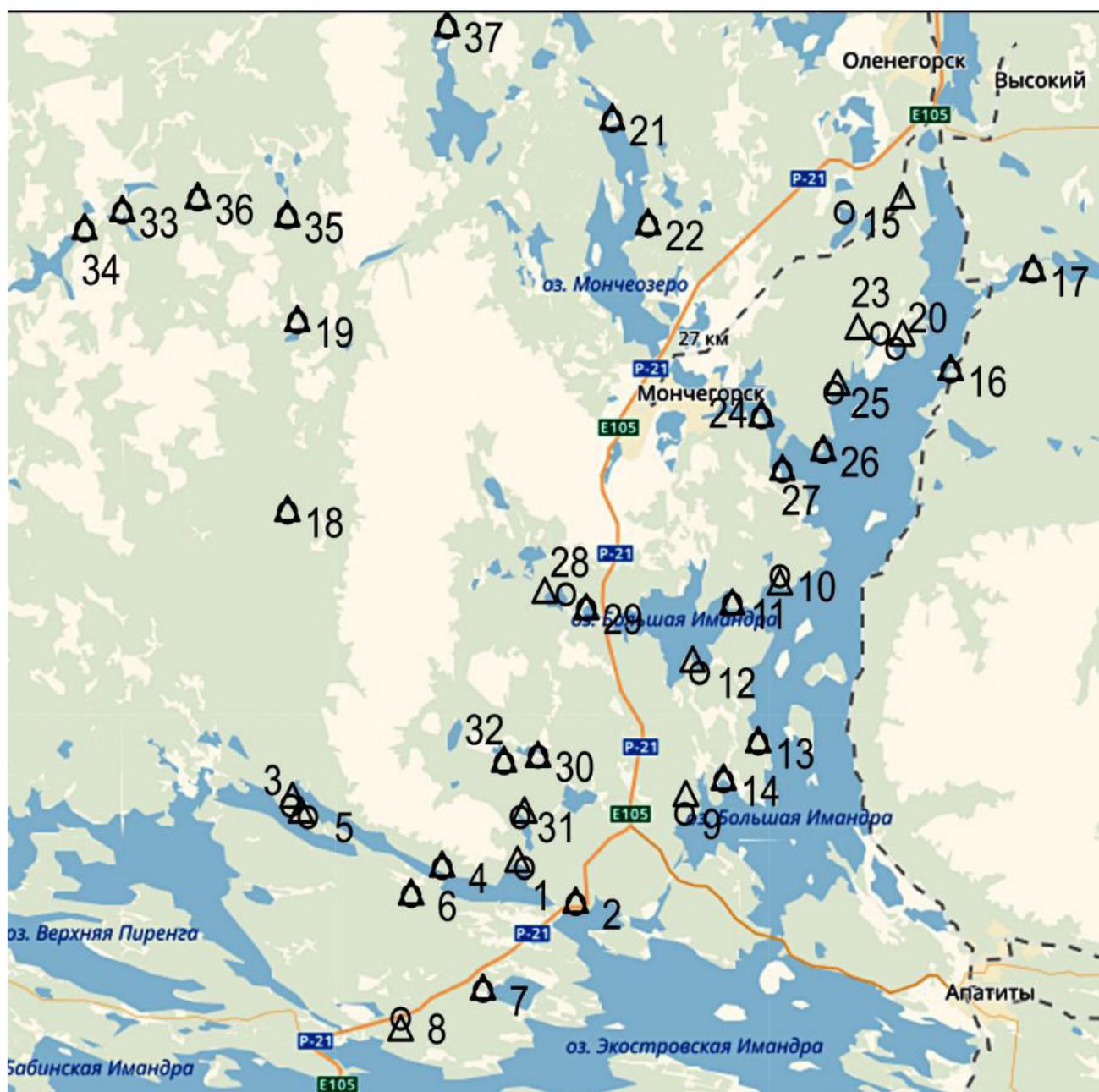


Рис. 2. Карта-схема территории почвенного опробования: кружки – болотные торфяные почвы; треугольники – подзолы

Fig. 2. Map-scheme of soil testing territory: circles – peat bog soils; triangles – podzols

ных табл. 1 и рис. 2 показало, что в 46 % от общего числа проб валовое содержание Ni в болотных почвах больше или меньше такового в органогенном горизонте подзолов, одинаковое содержание этого металла в обоих типах почв наблюдается лишь в 8 % случаев. В болотных почвах валовое содержание Cu в 55 % случаев больше по сравнению с этой величиной в подзолах, в 27 % случаев это соотношение имеет обратную величину, и в 12 % случаев содержание Cu одинаково в сравниваемых почвах. Следует отметить, что в большинстве случаев соотношение валовых концентраций ТМ в почвах изменяется

синхронно, т. е. если содержание Ni больше в болотных почвах, то и содержание Cu также больше по сравнению с этими величинами в органогенном горизонте подзолов (см. табл. 1).

Сравнительный анализ отношения Ni/Cu в болотных почвах и подзолах показал, что практически во всех случаях в обоих типах почв это отношение больше 1, лишь в 5 % проб подзолов и 12 % проб болотных почв это отношение меньше 1. Интервал варьирования отношения Ni/Cu достаточно широк и составляет в болотных почвах 0.5–3.4, в подзолах – 0.6–6.4 раза. Критерий Вилкок-

Таблица 1. Характеристика пунктов отбора почвенных проб и валовое содержание тяжелых металлов в верхнем органогенном горизонте почв

№ пункта отбора проб	Местоположение пункта отбора проб	Тип почвы*	Географические координаты пункта отбора проб**		Расстояние от комбината, км	Содержание, мг/кг	
			с. ш.	в. д.		Ni	Cu
1	Чунозерская усадьба	1	67.650	32.650	33.2	340	323
		2	67.653	32.639	33.0	120	188
2	Устье р. Нижняя Чуна (близ Курт-Варенч)	1	67.628	32.733	34.8	275	94
		2	67.628	32.733	34.8	130	70
3	Берег Охтозера, водораздел Чуна-Охта	1	67.688	32.272	37.6	117	113
		2	67.692	32.275	37.2	77	39
4	Северный берег Чунозера	1	67.650	32.517	35.2	46	34
		2	67.650	32.517	35.2	125	51
5	Южный берег Чунозера	1	67.681	32.300	37.4	63	36
		2	67.683	32.289	37.5	113	73
6	Южный берег Чунозера	1	67.633	32.467	37.8	110	44
		2	67.633	32.467	37.8	252	146
7	183 км дороги М-18	1	67.575	32.583	42.0	205	126
		2	67.575	32.583	42.0	185	101
8	191 км дороги М-18	1	67.558	32.450	45.7	45	92
		2	67.550	32.450	46.6	43	19
9	Долина р. Курки	1	67.683	32.909	28.0	293	256
		2	67.693	32.911	27.0	847	347
10	Губа Воронья (оз. Имандра)	1	67.828	33.063	14.2	676	—***
		2	67.822	33.063	14.7	2541	1771
11	Губа Сучья (оз. Имандра)	1	67.811	32.986	14.5	1050	917
		2	67.810	32.986	14.6	1103	608
12	Губа Кулебячья (оз. Имандра)	1	67.769	32.933	18.6	540	485
		2	67.775	32.922	17.9	1805	1105
13	Ручей Ястребиный	1	67.726	33.028	24.0	348	329
		2	67.726	33.028	24.0	303	190
14	Губа Кислая	1	67.703	32.972	26.1	350	—
		2	67.703	32.972	26.1	350	330
15	Разъезд Ягельный Бор	1	68.050	33.167	17.5	90	63
		2	68.058	33.261	21.0	258	176

Таблица 1. Продолжение

№ пункта отбора проб	Местоположение пункта отбора проб	Тип почвы*	Географические координаты пункта отбора проб**		Расстояние от комбината, км	Содержание, мг/кг	
			с. ш.	в. д.		Ni	Cu
16	Устье р. Малая Куна	1	67.953	33.339	19.2	63	68
		2	67.953	33.339	19.2	108	69
17	Печ-озеро, нижний конец	1	68.014	33.472	26.2	42	61
		2	68.014	33.472	26.2	82	61
18	Долина Чуны ниже Суэнь-лага	1	67.867	32.267	26.8	47	43
		2	67.867	32.267	26.8	78	33
19	Оз. Верхний Ташким	1	67.983	32.283	25.5	29	27
		2	67.983	32.283	25.5	57	27
20	Губа Пустая (оз. Имандра)	1	67.967	33.250	15.8	123	156
		2	67.974	33.261	16.5	290	130
21	Сухой порог (оз. Монче)	1	68.106	32.792	19.4	1600	900
		2	68.106	32.792	19.4	660	240
22	Пивнус губа (оз. Монче)	1	68.042	32.850	12.0	900	570
		2	68.042	32.850	12.0	680	725
23	Койм озеро, верхний конец	1	67.976	33.225	15.1	275	189
		2	67.978	33.189	13.7	170	50
24	Имандра, Монче-губа, ЮЗ берег	1	67.925	33.033	6.5	503	302
		2	67.925	33.033	6.5	420	270
25	Имандра, берег против Койм о-ва	1	67.940	33.150	11.3	200	169
		2	67.944	33.156	11.5	170	50
26	Ольховый мыс (оз. Имандра)	1	67.904	33.133	11.1	652	290
		2	67.904	33.133	11.1	240	100
27	Бобровая губа (оз. Имандра)	1	67.892	33.067	9.2	450	308
		2	67.892	33.067	9.2	170	160
28	Оз. Островское, западный берег	1	67.817	32.717	14.9	1400	–
		2	67.817	32.683	15.6	670	220
29	Оз. Островское, восточный берег	1	67.808	32.750	15.1	2500	1634
		2	67.807	32.750	15.3	1300	580
30	Оз. Кензис	1	67.718	32.672	25.7	513	222
		2	67.717	32.672	25.8	420	260

Таблица 1. Продолжение

№ пункта отбора проб	Местоположение пункта отбора проб	Тип почвы*	Географические координаты пункта отбора проб**		Расстояние от комбината, км	Содержание, мг/кг	
			с. ш.	в. д.		Ni	Cu
31	Оз. Ель-явр, северный конец	1	67.681	32.643	30.0	425	125
		2	67.683	32.650	29.7	275	125
32	Оз. Тулп, южный берег	1	67.714	32.617	27.0	700	294
		2	67.714	32.617	27.0	140	100
33	Оз. Купес	1	68.050	32.000	38.9	20	12
		2	68.050	32.000	38.9	60	38
34	Оз. Нявка, СЗ губа	1	68.039	31.939	41.0	23	12
		2	68.039	31.939	41.0	90	14
35	Устье Урд-реки	1	68.047	32.267	28.5	30	25
		2	68.047	32.267	28.5	80	22
36	Оз. Сиговое	1	68.058	32.122	34.5	30	27
		2	68.058	32.122	34.5	40	25
37	Между оз. В. Волчьим и Н. Волчьим	1	68.163	32.525	29.3	138	–
		2	68.163	32.525	29.3	180	60

сона подтвердил значимое превышение содержания Ni над содержанием Cu как в болотных почвах ($z = 4.1$, $p = 0.0000$), так и в подзолах ($z = 4.9$, $p = 0.0000$). Это вполне объяснимо, т. к. в составе атмосферных выбросов в период исследований содержание техногенных соединений Ni превышало соответствующее содержание Cu (см. рис. 1).

Для оценки пространственного распределения содержания ТМ в верхних горизонтах почв все пункты почвенного опробования были разделены на квадранты по отношению к источнику загрязнения: северо-восточный, юго-восточный, юго-западный и северо-западный. Сопоставление данных о содержании Ni и Cu в исследуемых почвах показывает, что наименьшие концентрации ТМ в почвах обоих типов отмечаются в северо-восточном квадранте, а максимальные значения этого показателя наблюдаются в юго-восточном направлении от комбината (табл. 2). Согласно критерию Краскела – Уол-

лиса, между содержанием ТМ в исследуемых почвах в разных квадрантах существуют значимые различия: в болотных почвах – $z_{Ni} = 9.39$, $p = 0.024$; $z_{Cu} = 9.34$, $p = 0.025$; в подзолах соответственно $z_{Ni} = 8.69$, $p = 0.041$; $z_{Cu} = 8.84$, $p = 0.032$. Однако, вследствие очень большого интервала варьирования концентраций ТМ во всех рассматриваемых направлениях от комбината (см. табл. 2), значимые различия, согласно критерию Манна – Уитни, в содержании Ni и Cu в обоих типах исследуемых почв выявлены только между северо-восточным и юго-восточным квадрантами ($z_{Ni} = 3.32$, $p = 0.001$; $z_{Cu} = 3.20$, $p = 0.001$). Это можно объяснить преобладанием ветров, дующих в южном направлении от г. Мончегорска (Архив..., 2018). Соотношение Ni > Cu сохраняется в обоих типах почв во всех направлениях от источника загрязнения, что, как уже говорилось выше, обусловлено соотношением техногенных соединений Ni и Cu в атмосферных выбросах комбината.

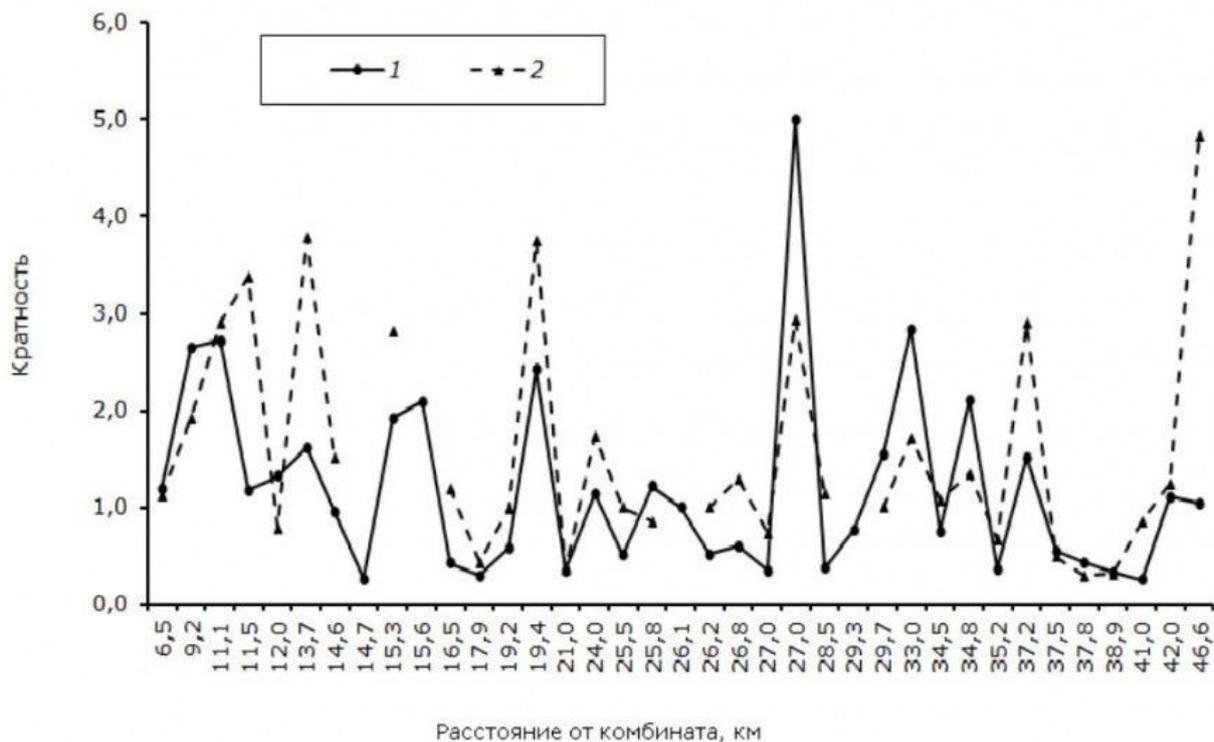


Рис. 3. Отношение содержания Ni или Cu в верхнем горизонте болотных почв к его содержанию в органогенном горизонте подзолов: 1 – Ni, 2 – Cu

Fig. 3. The ratio of the content of Ni or Cu in the upper horizon of bog soils to its content in the organo-genic horizon of podzols: 1 – Ni, 2 – Cu

Таблица 2. Среднее содержание Ni и Cu в верхних горизонтах болотных почв и подзолов в разных направлениях от комбината «Североникель»

Направление от комбината	Содержание ТМ в болотных почвах, мг/кг		Содержание ТМ в подзолах, мг/кг	
	Ni	Cu	Ni	Cu
Северо-восток	120 ± 93* (42–275)	107 ± 61 (60–190)	182 ± 90 (82–290)	97 ± 54 (50–175)
Юго-восток	530 ± 247 (200–1050)	400 ± 246 (170–920)	790 ± 854 (170–2540)	510 ± 575 (50–1770)
Юго-запад	470 ± 663 (45–2500)	245 ± 411 (35–1635)	320 ± 356 (43–1300)	157 ± 150 (20–580)
Северо-запад	345 ± 590 (20–1600)	225 ± 360 (12–900)	230 ± 274 (40–680)	144 ± 246 (14–725)

Примечание. * – представлены средние значения со стандартными отклонениями, в скобках приведены минимальные и максимальные значения.

Корреляционный анализ данных выявил значимую связь между содержанием ТМ в обоих типах почв и расстоянием от комбината, однако значения коэффициентов кор-

реляции не слишком велики, для болотных почв: $r_{Ni} = -0.45$, $r_{Cu} = -0.47$, $p < 0.05$; для подзолов: $r_{Ni} = -0.43$, $r_{Cu} = -0.41$, $p < 0.05$.

Обсуждение

Сопоставление валового содержания ТМ в верхних горизонтах болотных почв и подзолов с их предельно допустимыми концентрациями (ПДК) (Предельно допустимые концентрации..., 2006) в почвах показало, что оно в среднем превышает ПДК по Ni в 10 раз, по Cu – 7 раз в обоих типах почв. Интервал варьирования этого показателя для болотных почв достаточно широкий и составляет 0.5–63 (Ni) и 0.4–50 (Cu) раз, для подзолов соответственно 1.0–64 и 0.4–54 раза. В пунктах отбора почвенных проб № 4, 5, 8, 17–19, 33–36 диапазон превышения ПДК составляет 0.4–2 раза, т. е. можно констатировать, что здесь практически отсутствует техногенное загрязнение почв тяжелыми металлами. Максимальный уровень загрязнения подзолов отмечается в пункте отбора проб № 10, а болотных почв – № 29, где превышение ПДК составляет соответственно по Ni 63 и 64 раза, по Cu – 50 и 54 раза, что свидетельствует об очень высоком уровне загрязнения почв ТМ. Однако можно предположить, что вследствие лучшей обеспеченности влагой фитотоксичность болотных почв меньше по отношению к лесной подстилке подзолов. Эта гипотеза получила подтверждение в работах (Кашулина, 2017, 2018; Кашулина и др., 2018). При исследовании распределения общего содержания Ni, Cu, Co, Cd, Pb и Zn в профиле почв шести катен в локальной зоне воздействия медно-никелевого предприятия авторы пришли к заключению, что именно лучшие условия увлажнения в подчиненных элементах ландшафта обуславливают значительно более высокую устойчивость сосудистых растений в этих условиях к воздействию техногенного фактора, даже при экстремальном его уровне.

Заключение

В результате проведенного сравнительного анализа уровня загрязнения верхних

горизонтов торфяных болотных почв и Al-Fe-гумусовых подзолов в зоне воздействия атмосферных выбросов комбината «Североникель» (г. Мончегорск, Мурманская обл.) установлено отсутствие значимых различий в валовом содержании как Ni, так и Cu в сравниваемых типах почв. Нижние пределы варьирования содержания ТМ в обоих типах почв близки к региональным фоновым значениям и отмечаются либо в наиболее удаленных от источника загрязнения пунктах отбора проб, либо в экранируемых сопками местообитаниях. Средние значения валового содержания ТМ в исследуемых типах почв превышают региональные фоновые значения в 6–40 раз, что свидетельствует о высокой степени токсичности этих почв.

Уровень загрязнения ТМ верхних горизонтов почв варьирует в достаточно широком диапазоне от полного отсутствия до очень высокого (валовое содержание Ni и Cu превышает ПДК в 50–64 раза) и обусловлен удаленностью от источника атмосферных выбросов ($r_{Ni} = -(0.43-0.45)$, $r_{Cu} = -(0.41-0.47)$, $p < 0.05$), розой преобладающих ветров (в южном направлении от комбината средние значения содержания ТМ в обоих типах почв значимо больше по сравнению с их концентрациями в почвах северного направления) и орографией местности (экранирование сопками).

Отношение концентраций Ni/Cu практически во всех пробах исследуемых почв больше 1, т. е. содержание Ni почти всегда превышает таковое Cu независимо от типа почв, что обусловлено составом атмосферных выбросов техногенных соединений Ni и Cu.

При одинаковом уровне загрязнения почв ТМ экологические условия болотных местообитаний более благоприятны для растительности вследствие лучшей обеспеченности влагой болотных почв.

Библиография

- Архив погоды в Мончегорске // Расписание погоды. URL: <https://rpru/> (дата обращения: 14.12.2018).
- Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л.: БИН АН СССР, 1990. 195 с.
- Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ООО «ВВМ», 2009. 276 с.
- Евдокимова Г. А., Калабин Г. В., Мозгова Н. П. Содержание и токсичность тяжелых металлов в почвах зоны воздействия воздушных выбросов комбината «Североникель» // Почвоведение. 2011. № 2. С. 261–268.
- Кашулина Г. М., Кубрак А. Н., Баскова Л. А., Коробейникова Н. М. Влияние длительного экстремального загрязнения выбросами комбината «Североникель» на содержание доступных для растений P, K, Ca и Mg в подзолах // Почвоведение. 2017. № 7. С. 860–873. DOI: [10.1134/](https://doi.org/10.1134/)

S1064229317070031

- Кашулина Г. М. Мониторинг загрязнения почв тяжелыми металлами в окрестностях медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове // Почвоведение. 2018. № 4. С. 493–505. DOI: [1134/S1064229318040063](https://doi.org/10.1134/S1064229318040063)
- Кашулина Г. М., Литвинова Т. И., Коробейникова Н. М. Сравнительный анализ пространственного распределения загрязненности почв тяжелыми металлами и состояния экосистем в локальной зоне воздействия медно-никелевого предприятия // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 2018. № 15. С. 464–467. DOI: [10.31241/FNS.2018.15.118](https://doi.org/10.31241/FNS.2018.15.118)
- Лукина Н. В., Никонов В. В. Биогеохимические циклы в лесах севера в условиях аэротехногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН, 1996. Ч. 1. 213 с.; Ч. 2. 192 с.
- Лукина Н. В., Орлова М. А., Исаева Л. Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва – растительность // Лесоведение. 2010. № 5. С. 45–56.
- Лянгузова И. В., Гольдвирт Д. К., Фадеева И. К. Пространственно-временная динамика загрязнения Al-Fe-гумусового подзола в зоне влияния комбината цветной металлургии // Почвоведение. 2016. № 10. С. 1261–1276. DOI: [1134/S1064229316100094](https://doi.org/10.1134/S1064229316100094)
- Национальный атлас почв Российской Федерации. М.: АСТРЕЛЬ, 2011. 632 с.
- Переверзев В. Н. Современные почвенные процессы в биогеоценозах Кольского полуострова. М.: Наука, 2006. 153 с.
- Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почвах: Гигиенические нормативы. ГН 2.1.7.2041-06. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2006. 15 с.
- Barcan V. Leaching of nickel and copper from a soil contaminated by metallurgical dust // Environmental International. 2002a. Vol. 28. № 1–2. P. 63–68.
- Barcan V. Nature and origin of multicomponent aerial emissions of the copper-nickel smelter complex // Environment International. 2002b. Vol. 28. P. 451–456.
- Kozlov M. V., Zvereva E. L. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy // Rev. Environ. Sci. Biotechnol. 2007. Vol. 6. P. 231–259.
- Kozlov M. V., Zvereva E. L., Zverev V. E. Impacts of point polluters on terrestrial biota. Dordrecht; Heidelberg; London, New-York: Springer, 2009. 466 p.

Благодарности

Авторы благодарят к. б. н. А. Ю. Лянгузова, ведущего специалиста Ресурсного центра «Обсерватория экологической безопасности» Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета, за помощь в статистической обработке данных и представлении результатов исследования.

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE LEVEL OF POLLUTION OF THE ORGANOGENIC HORIZON OF AL-FE-PODZOLS AND BOG SOILS IN THE LOCAL IMPACT ZONE OF THE COPPER-NICKEL PLANT

LYANGUZOVA
Irina Vladimirovna

V. L. Komarov Botanical Institute RAS, ILyanguzova@binran.ru

BARCAN
Valery Shmerovich

Lapland State Biosphere Reserve, barcan.valery2010@yandex.ru

Key words:

Al-Fe-humus soils
Folic / Histic Albic Podzols
peat boggy soils
Cryic Ombric Fibric Histosols
aerotechnogenic pollution
heavy metals
Kola Peninsula

Summary: On the Kola Peninsula, peat bog soils and Al-Fe-humus podzols (according to the WRB classification, Cryic Ombric Fibric Histosols and Folic/Histic Albic Podzols, respectively) are the most common. However, comparison of their level of pollution with heavy metals (HM) has never been carried out. The purpose of this work is a comparative analysis of the level of HM pollution of the upper horizons of peat bog soils and Al-Fe-humus podzols in the impact zone of the copper-nickel plant. Soil testing was carried out in 37 closely located habitats (forest and swamp) situated in the zone of atmospheric emissions of the Severonikel plant (Murmansk region). The total content of Ni and Cu in soil samples was determined by atomic absorption spectrometry after their dissolution in a mixture of concentrated acids HNO₃ and HCl. Statistical analysis of the soil analysis results was carried out in Statistica 12 using nonparametric Kruskal – Wallis, Mann – Whitney and Wilcoxon tests. It was established that both types of studied soils did not significantly differ in the total content of HM in the upper horizons of the soil profile. The level of pollution of compared soils is determined by the distance from the source of pollution, the rose of the prevailing winds and the orography of the terrain. The Ni content in almost all soil samples exceeds the Cu concentration, which is due to the excess of atmospheric emissions of technogenic Ni compounds compared to the content of Cu compounds in them. The phytotoxicity of both types of studied soils varies widely: from its complete absence to a high and very high degree. At the same level of soil pollution with HM swamp habitats are more prosperous due to better moisture content of peat bog soils

Received on: 05 August 2019

Published on: 19 December 2019

References

- Barcan V. Leaching of nickel and copper from a soil contaminated by metallurgical dust, *Environmental International*. 2002a. Vol. 28. No. 1–2. P. 63–68.
- Barcan V. Nature and origin of multicomponent aerial emissions of the copper-nickel smelter complex, *Environment International*. 2002b. Vol. 28. P. 451–456.
- Dynamics of forest communities in the North-West of Russia. SPb.: OOO «VVM», 2009. 276 p.
- Evdokimova G. A. Kalabin G. V. Mozgova N. P. Content and toxicity of heavy metals in soils of the zone affected by aerial emissions from the Severonikel enterprise, *Pochvovedenie*. 2011. No. 2. P. 261–268.
- Kashulina G. M. Litvinova T. I. Korobeynikova N. M. Comparative analysis of the spatial distribution of soil pollution with heavy metals and the state of ecosystems in the local impact zone of the copper-nickel enterprise, *Trudy Fersmanovskoy nauchnoy sessii GI KNC RAN*. 2018. No. 15. P. 464–467. DOI: [10.31241/FNS.2018.15.118](https://doi.org/10.31241/FNS.2018.15.118)
- Kashulina G. M. Extreme pollution of soils by emissions of the Copper-Nickel industrial complex in the Kola Peninsula, *Pochvovedenie*. 2017. No. 7. P. 860–873. DOI: [10.1134/S1064229317070031](https://doi.org/10.1134/S1064229317070031)

- Kashulina G. M. Monitoring of soil contamination with heavy metals in the impact zone of copper-nickel enterprise on the Kola Peninsula, *Pochvovedenie*. 2018. No. 4. P. 493–505. DOI: [1134/S1064229318040063](https://doi.org/10.1134/S1064229318040063)
- Kashulina G. M., Kubrak A. N., Baskova L. A., Korobeynikova N. M. Vliyanie dlitel'nogo ekstremal'nogo zagryazneniya vybrosami kombinata «Severonikel'» na sodержanie dostupnyh dlya rasteniy P, K, Ca i Mg v podzolah [Influence of prolonged extreme pollution from the «Severonikel'» industrial complex on the content of P, K, Ca and Mg available for plants fo in podzols, *Vestnik MGTU*. 2016. T. 19. No. 1/2. P. 184–193.
- Kozlov M. V., Zvereva E. L. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy, *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 2007. Vol. 6. P. 231–259.
- Kozlov M. V., Zvereva E. L., Zverev V. E. Impacts of point polluters on terrestrial biota. Dordrecht; Heidelberg; London, New-York: Springer, 2009. 466 r.
- Lukina N. V. Nikonov V. V. Biogeochemical cycles in the forests of the North in conditions of aerotechnogenic pollution. *Apatity: KNC RAN*, 1996. Ch. 1. 213 p.; Ch. 2. 192 p.
- Lukina N. V. Orlova M. A. Isaeva L. G. Forest soil fertility as the base of the relationship soil – vegetation, *Lesovedenie*. 2010. No. 5. P. 45–56.
- Lyanguzova I. V. Gol'dvirt D. K. Fadeeva I. K. Spatiotemporal dynamics of the pollution of Al-Fe-Humus Podzols in the impact zone of the nonferrous metallurgical plant, *Pochvovedenie*. 2016. No. 10. P. 1261–1276. DOI: [1134/S1064229316100094](https://doi.org/10.1134/S1064229316100094)
- Maximum permissible concentrations (MPC) of chemicals in soils: hygienic standards. GN 2.1.7.2041-06. M.: Federal'nyy centr gigeny i epidemiologii Rospotrebnadzora, 2006. 15 p.
- National Atlas of Soils of the Russian Federation. M.: ASTREL', 2011. 632 p.
- Pereverzev V. N. Modern soil processes in the biogeocenoses of the Kola Peninsula. M.: Nauka, 2006. 153 p.
- The influence of industrial air pollution on pine forests of the Kola Peninsula. L.: BIN AN SSSR, 1990. 195 p.
- Weather archive in Monchegorsk, Raspisanie pogody. URL: <https://rpru/> (data obrascheniya: 14.12.2018).



УДК 556:550.47

ОСОБЕННОСТИ СУЛЬФАТРЕДУКЦИИ И НАКОПЛЕНИЯ СОЕДИНЕНИЙ ВОССТАНОВЛЕННОЙ СЕРЫ В ПРЕСНОВОДНОМ НЕГЛУБОКОМ ОЗЕРЕ НАЗАРОВСКОЕ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

ТИТОВА

Ксения Владимировна

к. г. н., ФГБУН ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР КОМПЛЕКСНОГО ИЗУЧЕНИЯ АРКТИКИ ИМЕНИ АКАДЕМИКА Н.П. ЛАВЕРОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК, Архангельск, Набережная Северной Двины, 23, ksyu_sev@mail.ru

КОКРЯТСКАЯ

Наталья Михайловна

к. г.-м. н., ФГБУН ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР КОМПЛЕКСНОГО ИЗУЧЕНИЯ АРКТИКИ ИМЕНИ АКАДЕМИКА Н.П. ЛАВЕРОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК, Архангельск, Набережная Северной Двины, 23, nkokr@yandex.ru

ЖИБАРЕВА

Татьяна Александровна

ФГБУН ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР КОМПЛЕКСНОГО ИЗУЧЕНИЯ АРКТИКИ ИМЕНИ АКАДЕМИКА Н.П. ЛАВЕРОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК, Архангельск, Набережная Северной Двины, 23, ostrivok.vi_nt@mail.ru

ЗАХАРОВА

Елена Евгеньевна

ФГУ Федеральный исследовательский центр; Фундаментальные основы биотехнологии; Российской академии, Москва, пр-т 60-летия Октября, д. 7, корп. 2, vilenta@gmail.com

Ключевые слова:
биогеохимические процессы
восстановление сульфатов
соединения серы
реакционноспособное железо
донные отложения
малые озера
Архангельская область

Аннотация: Были выполнены исследования по изучению процесса сульфатредукции в пресноводном озере Назаровское (Коношский район Архангельской области). Полевые работы проводились в зимний (март) и летний (июль) сезоны с 2013 по 2017 г. Определены биогеохимические показатели (содержание сульфатов, железа, органического вещества, форм серы) и скорость бактериального процесса сульфатредукции в отобранных образцах с использованием общепринятых или апробированных методик. Вода в озере была охарактеризована как пресная, гидрокарбонатного класса кальциевой группы. В водной толще максимальные количества сульфатов 107 мг/л и сероводорода 1355 мкг/л были отмечены в зимний период. В донных отложениях оз. Назаровское более интенсивно восстановление сульфатов осуществлялось в летний период (максимальная скорость процесса составляла 555 мкг S/дм³ сут). В отличие от большинства ранее исследованных нами пресноводных озер на территории Архангельской области, в данном водоеме отмечены наибольшие содержания сульфатов и сероводорода в воде, при этом зафиксирована наименьшая скорость бактериального

процесса сульфатредукции как в воде, так и донных отложениях. Однако среди производных сероводорода в донных осадках из сульфидных форм в оз. Назаровском доминировала пиритная сера, что может косвенно свидетельствовать о довольно активном протекании процесса сульфатредукции в отложениях этого неглубокого водоема. Можно предположить, что, несмотря на большую скорость процесса, летом образующиеся сульфидные формы в верхних слоях отложений могут окисляться из-за проникновения кислорода до дна водоема ввиду небольшой глубины озера, а накапливаются соединения восстановленной серы, донных осадках в зимний период (в водоеме отмечены анаэробные условия даже в водной толще).

© Петрозаводский государственный университет

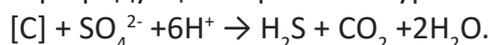
Рецензент: Н. Г. Шерышева

Получена: 16 января 2019 года

Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Введение

В гидросфере среди соединений серы сульфаты являются одним из важнейших анионов и присутствуют практически во всех поверхностных водах. В зависимости от истории образования водоема, формы озерной ванны, климатических условий, характера окружающих пород и гидрологического режима озера содержание этих ионов в воде может варьировать в широких пределах (Глобальный биохимический цикл..., 1983). В анаэробных условиях может протекать процесс, в котором сульфат используется сульфатредуцирующими бактериями (СРБ) в качестве конечного акцептора электронов при окислении органических веществ или водорода (Иванов, 1979; Глобальный биохимический цикл..., 1983; Волков, 1984; Вайнштейн, 1996). Схематически сущность процесса сульфатредукции отражается уравнением:



В результате данного процесса образуется сероводород. Особое внимание уделяется именно недиссоциированному соединению. Это связано с его большей токсичностью, в результате чего молекулярный сероводород представляет опасность для гидробионтов, в том числе и для серобактерий (Тимофеева, 1991). В кислой среде практически отсутствуют ионные формы сероводорода, поэтому данное соединение находится в растворенном состоянии в виде молекул. При повышении значения рН уменьшается количество растворенного молекулярного сероводорода и увеличивается доля ионизированных форм сульфид- и гидросульфид-ионов (Хатчинсон, 1969). В воде окисление сероводорода происходит в основном до элементной серы и сульфат-иона. В донных отложениях образующийся в результате бактериального восстановления

сульфатов сероводород может связываться ионами металлов в малорастворимые сульфиды, которые, как и он сам, в дальнейшем трансформируется в различные соединения серы. Среди форм серы в донных отложениях (ДО) преимущественно встречаются: сульфидная (кислоторастворимые сульфиды), пиритная (дисульфид железа), элементная и сера, связанная с органическим веществом (Остроумов, 1953). Эти соединения входят в состав так называемой суммы производных сероводорода ($\sum S_{H_2S}$). На интенсивность процесса сульфатредукции в основном могут оказывать влияние: содержание сульфатов, количественный и качественный состав органического вещества (ОВ), а на накопление форм серы – производных сероводорода – также и наличие реакционноспособного железа в среде (Волков, 1984). В проводимых нами ранее исследованиях на территории Архангельской области для мелководных низкоминерализованных озер (глубина до 8 м) Кенозерского национального парка было выявлено, что основным лимитирующим фактором протекания сульфатредукции в донных отложениях этих водоемов являются низкие концентрации сульфатов, не превышающие 2 мг/л как в водной толще, так и в жидкой фазе осадков. Общее количество соединений восстановленной серы в донных отложениях этих водоемов в среднем составляло 0.18 % а.с.в. (Титова, Кокрятская, 2018). Наибольшее содержание соединений восстановленной серы в осадках отмечалось в поверхностных слоях (до 10 см) с заметным снижением в их толще. Среди отмеченных форм серы в оба сезона доминирующей была органическая составляющая до 90 % $\sum S_{H_2S}$ (Титова, Кокрятская, 2018). В изученных мелководных озерах Коношского района (Нижнее, Святое) с концентрациями сульфатов в воде (до 5 мг/л) и жидкой фазе отложе-

ний (до 2000 мг/л) соединений восстановленной серы накапливалось лишь немногим более – от 0.19 до 0.29 % а.с.в. Причиной этому служит недостаток органических веществ, доступных для СРБ, поскольку из-за небольшой глубины озер в аэробных условиях водной толщи поступившее в водоемы ОВ подвергается незначительной деструкции. Доминирующей формой среди соединений восстановленной серы оставалась органическая составляющая. В оз. Белое, отличающемся большими количествами сульфатов в воде (в среднем – до 12 мг/л, максимум – до 30 мг/л) и жидкой фазе отложений до 5000 мг/л, соединений восстановленной серы в ДО накапливалось заметно больше (в среднем до 2.40 % а.с.в.) и не наблюдалось заметного снижения этого параметра в толще отложений. Доминирующей формой среди соединений восстановленной серы в ДО становилась пиритная – от 50 до 90 % ΣS_{H_2S} (Титова и др., 2017).

Цель настоящей работы – изучение особенностей процесса сульфатредукции в оз. Назаровское по распределению форм серы и выявление его особенностей.

Материалы

Объектом нашего исследования являлось оз. Назаровское, расположенное в Коношском районе Архангельской области в подзоне средней тайги с умеренным континентальным климатом и относящееся к водосборному бассейну р. Онега (верхнему ее течению). Изучаемая территория расположена на высоком водораздельном массиве между реками Вагой и Онегой со сравнительно малой заболоченностью, где господствуют ельники-зеленомошники, а также ельничерничники с примесью лиственных пород и сосны (Агроклиматический справочник..., 1961).

Оз. Назаровское (рис. 1) с площадью водной поверхности 0.325 км² относится к категории малых водоемов (Драбкова, 1979). Длина достигает 1.86 км, максимальная ширина – 0.33 км, средняя глубина – 1.80 м, максимальная – 5 м (этот участок обозначен на схеме точкой и был выбран для отбора проб). По показателю условного водообмена озеро – сильноводообменное. Соединено ручьем с соседним оз. Белое, результаты изучения которого ранее были опубликованы (Титова и др., 2017).

Пробы воды отбирались в соответствии с (ГОСТ, 2000) послойно через 0.5 м на глубо-

ководном участке (реперной станции) с помощью поликарбонатного горизонтального батометра вместимостью 2–5 л в зимний (март) и летний (июль) периоды. Пробы донных отложений отбирались согласно (ГОСТ, 1980) на той же станции, что и вода, с помощью ударной прямоточной грунтовой трубки с внутренним диаметром 50 мм, длиной 1 м (Aquatic Research Instruments) послойно с шагом 5 см (реже 1–2 см в основном для поверхностных горизонтов).

Методы

Определение сероводорода и сульфидов проводили фотометрическим методом с образованием метиленового синего в качестве конечного продукта (РД..., 2010). Определение сульфатов в воде проводилось хроматографически на жидкостном хроматографе LC-20 Prominence с кондуктометрическим детектором (ПНД ф, 2008). Растворенный органический углерод определялся на ТОС-анализаторе (ISO, 1999). Определение концентраций растворенного железа в воде проводилось фотометрическим методом с образованием комплексного соединения его с феррозином, окрашенного в фиолетовый (пурпурный) цвет (Кононец и др., 2002). Определение различных форм серы в донных отложениях проводили по методике, разработанной в лаборатории геохимии Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Волков, Жабина, 1980). Методика предусматривает определение сульфидной, элементной, пиритной и органической форм серы из одной навески донных осадков. Использовались титриметрические, фотометрические и гравиметрические методы анализа. Определение реакционноспособных форм железа проводили отдельно после извлечения их из осадка 3.5 N серной кислотой (Соколов, 1980). Определение общего и органического углерода и азота проводили методом сухого сжигания с последующим газохроматографическим разделением газовой смеси на С, Н, N-анализаторе фирмы «Hewlett-Packard» (Гельман и др., 1987). Лабильное органическое вещество определялось по методике (Rovira, Vallejo, 2002). Интенсивность бактериальной сульфатредукции определялась радиоизотопным методом с использованием меченого по сере $Na_2^{35}SO_4$. Обработка результатов проводилась с помощью Excel 2010.

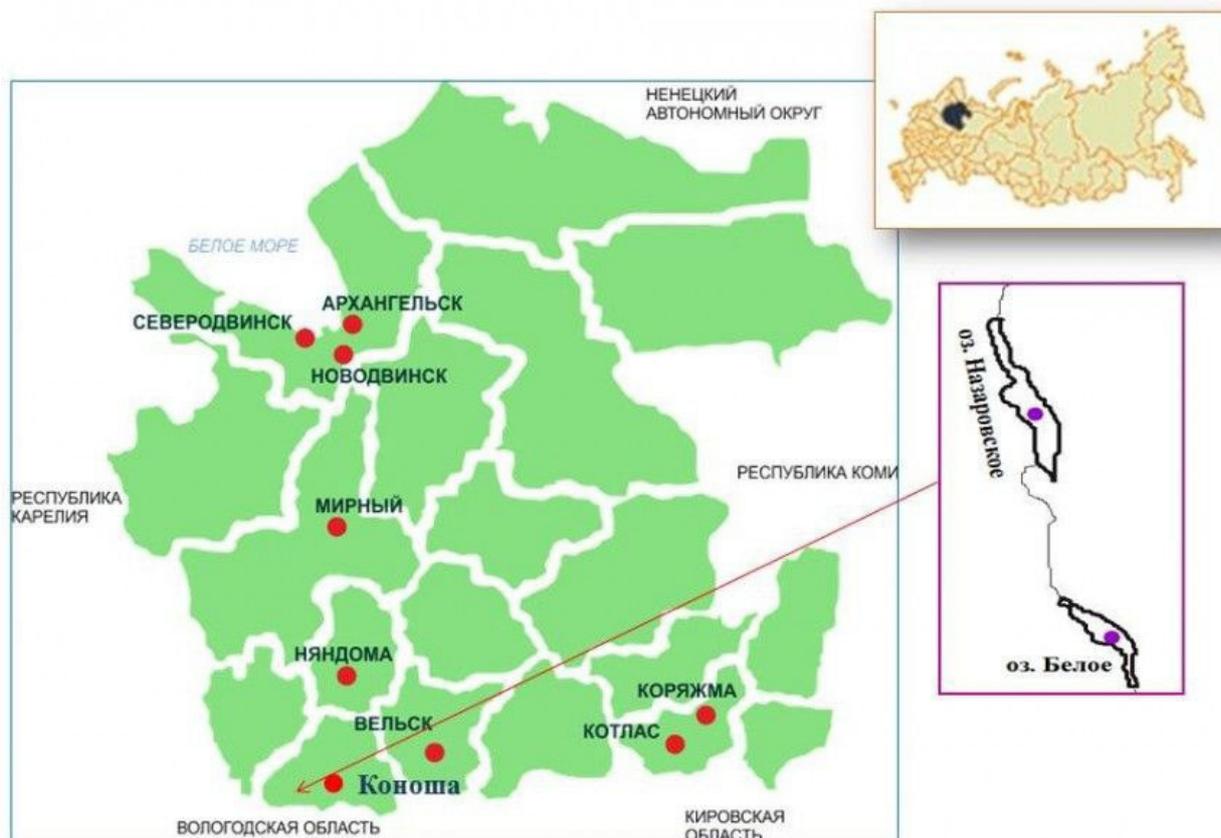
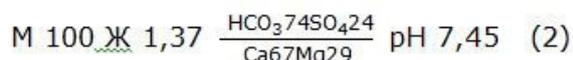
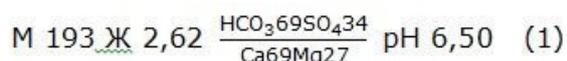


Рис. 1. Схема месторасположения оз. Назаровское
Fig. 1. Location of Lake Nazarovskoe

Результаты

Исследования озера Назаровское охватывают период с 2013 по 2017 г.

Гидрохимический состав воды отражен в формуле Курлова, где М – минерализация в мг/л; 1– март, 2 –июль.



Как видно из данных, приведенных выше, вода в озере пресная, гидрокарбонатного класса кальциевой группы. Минерализация в зимний и летний периоды отличается почти на 100 мг/л. Повышения минерализации вод зимой могли быть связаны как с разгрузкой грунтовых вод, так и с концентрированием солей в подледный меженный период. Вклад гидрокарбонатов в минеральный состав вод озера увеличивался от зимы к лету, а их содержание снижалось – от 124 до 65 мг/л в среднем.

При этом доля сульфатов снизилась в сумме анионов на 10 %, что связано со снижением их количеств в воде в 3 раза и более

(рис. 2). Отметим, что среднее содержание сульфатов в марте составляло 52 мг/л, в июле – 16 мг/л.

Количество сульфатов ко дну постепенно увеличивается в 4–5 раз (рис. 2а): подо льдом их концентрация изменялась от 21 до 35 мг/л (в среднем – 28.00 мг/л), в придонном горизонте – от 80 до 107 мг/л (89.12 мг/л). Это максимальное (на данном этапе исследований) количество сульфатов для данного озера. В летний период также отмечалось увеличение концентрации сульфатов ко дну, за исключением 2016 г. Лето 2017 г. было более дождливым по сравнению с предыдущими годами исследования, что сказалось и на количестве сульфатов – оно наименьшее за весь период исследований (рис. 2б). В поверхностном слое водной толщи концентрация сульфатов изменялась от 6 до 25 мг/л (в среднем – 21.21 ± 9.99 мг/л), в придонном слое – от 15 до 107 мг/л (49.83 ± 35.02 мг/л).

В марте среднее значение pH было 6.50, что свидетельствовало о некотором подкислении вод (минимальные значения показателя достигали 5.50), следовательно, при таких значениях pH больше 80 % сероводоро-

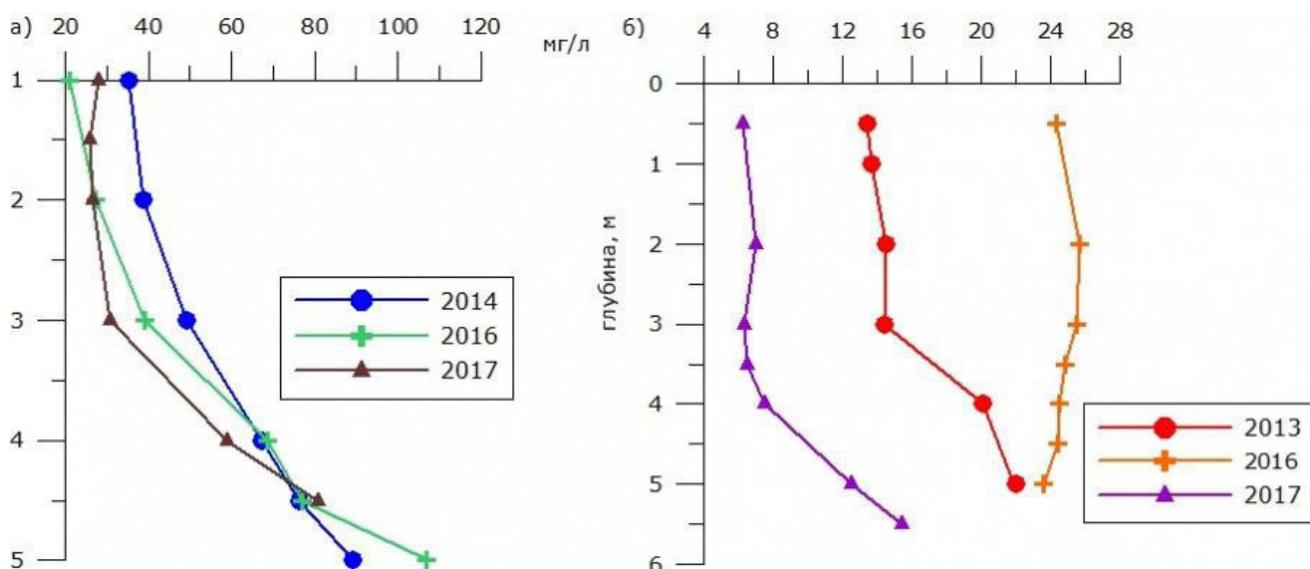


Рис. 2. Распределение сульфатов в водной толще оз. Назаровское а) в зимний и б) в летний периоды
Fig. 2. Distribution of sulfates in the water column of Lake Nazarovskoe a) in the winter and b) in the summer

да могло находиться в молекулярной форме (более токсичной для гидробионтов). В июле среднее значение составляло 7.45 (изменяясь от 7.10 до 8.12), в этих условиях он встречался в основном в форме гидросульфид-иона. Именно при наличии льда на озере определение сероводорода особенно необходимо.

Как зимой, так и летом поверхностные слои воды содержали кислород (от 3 до 9 мг/л). В марте, начиная с трех метров и до дна, наблюдается исчерпание кислорода (концентрация была чуть более 0 мг/л). В летний период в верхних слоях содержание кислорода составляло от 7 до 9 мг/л, затем постепенно происходило снижение его практически до нуля (минимум зафиксирован в придонном слое воды).

Среднее содержание растворенного органического углерода в марте составляло 27.26 ± 7.58 мг/л; в июле – 17.32 ± 1.29 мг/л.

Среднее содержание сероводорода/сульфидов зимой значительно превышало данные для летнего периода (рис. 3) и составляло 340, летом – 28 мкг/л. Для сравнения приведены полученные данные по содержанию этого соединения в воде соседнего с оз. Назаровское оз. Белое – в среднем 152 мкг/л и других изученных нами озер: Святое – 7 мкг/л, Нижнее – 11 мкг/л и Верхнее – 5 мкг/л (все водоемы расположены на территории Коношского района Архангельской области).

Поверхностный слой водной толщи содержал минимальные количества сероводорода/сульфидов – 5.91 ± 4.12 мкг/л, в при-

донном слое их содержится в 130 раз больше – 779 ± 548 мкг/л (максимум 1355 мкг/л). Концентрация сульфатов в придонном слое воды больше, чем на поверхности озера.

В летний период наблюдалось снижение концентрации сероводорода/сульфидов – в среднем до 28 мкг/л, максимум отмечен в 2013 г. – 517 мкг/л (среднее значение концентрации для оз. Белое составляло 12; оз. Святое – 10; оз. Нижнее – 37 (максимум 292); оз. Верхнее – 9 мкг/л). При этом в придонном слое водной толщи в летний период интенсивность процесса сульфатредукции была выше – 29.45 мкг S/дм³ сут, чем зимой, когда практически не наблюдалось протекание процесса, – 1.09 мкг S/дм³ сут.

Продуцирование сероводорода в ходе сульфатредукции и образование его производных соединений находит продолжение и в донных отложениях озер.

Содержание сульфатной серы (по применяемой методике параметр включает сульфаты жидкой и твердой фаз ДО) в среднем составляло 0.78 ± 0.72 % (в расчете на абсолютно сухое вещество).

В жидкой фазе осадков оз. Назаровское отмечено содержание сульфатов, в среднем в марте и июле превышающее 2500 мг/л. В марте их количество составляло в среднем 2850 мг/л, увеличиваясь от поверхностного слоя отложений в их толщу от 2300 до 3600 мг/л; в июле – 3180 мг/л, снижаясь незначительно по мере погружения в толщу отложений от 3100 до 2800 мг/л.

Не подвергшееся минерализации органическое вещество (в пересчете на органиче-

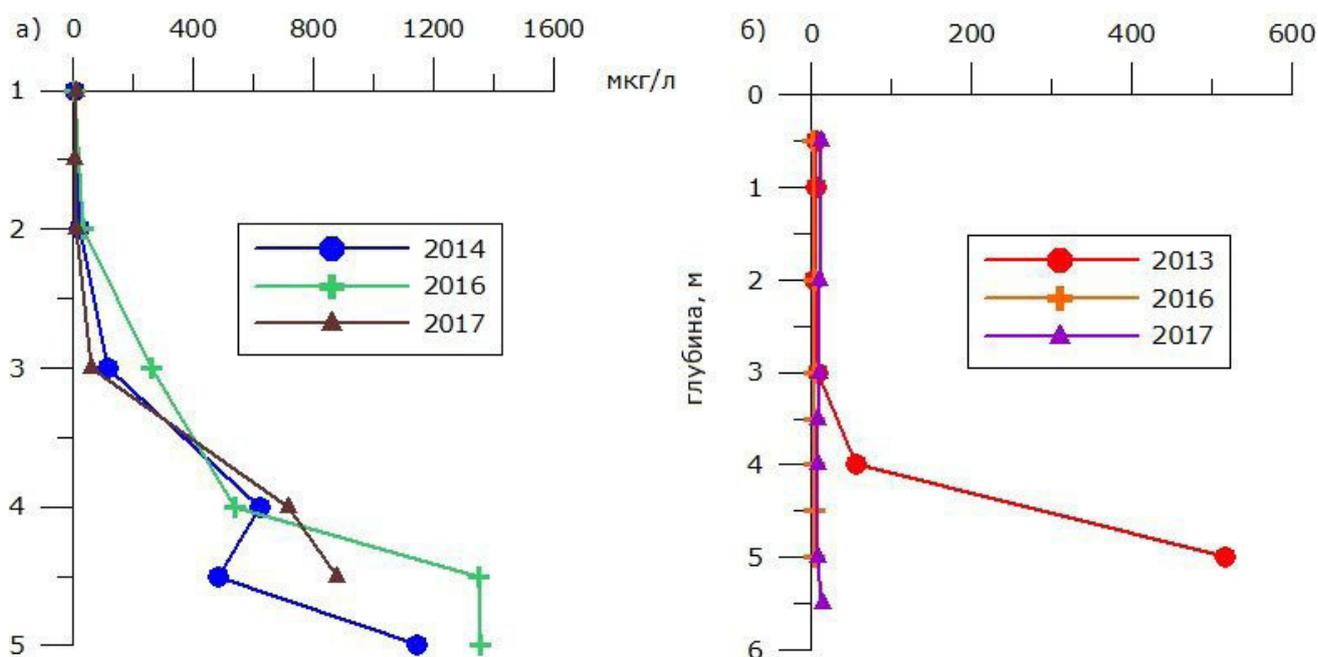


Рис. 3. Распределение сероводорода и сульфидов в водной толще оз. Назаровское а) в зимний и б) летний периоды
 Fig. 3. Distribution of hydrogen sulfide and sulphides in the water column of Lake Nazarovskoe a) winter and b) summer periods

ский углерод) сохранилось в донных отложениях в среднем количестве 9.50 % а.с.в., уменьшаясь к более глубоким слоям. Количество неизрасходованного лабильного ОВ составляло в поверхностном слое отложений в марте – 7.21 %, в июле – 6.18 %, что говорит о чуть большем его количестве в зимний период. Количество не подвергшегося минерализации органического вещества в ДО (в пересчете на углерод) в зимний период в среднем превышало его содержание летом. Доля лабильной фракции ОВ в июле насчитывала в оставшемся ОВ до 70 %.

Содержание железа в жидкой фазе ДО в марте изменялось от 120 до 240 мкг/л; в июле – от 250 до 510 мкг/л. В сумме твердой и жидкой фаз отложений восстановленная форма реакционноспособного железа (т. е. способного к переходу из одной фазы в другую при смене физико-химических условий в среде) содержалась в количестве 1.59 ± 0.74 % (в расчете на сухое вещество). Содержание железа в составе моносulfидов не превышало в среднем 0.02 %; пирита – 0.61 %, изменяясь от 0.00 до 2.28 %. Эти величины говорят о различной интенсивности процесса сульфатредукции в отложениях, что привело к накоплению производных сероводорода в ДО также в разных количествах.

В ходе проведенных исследований было установлено, что среднее содержание соединений восстановленной серы в ДО оз. Назаровское с 2013 по 2017 годы составляло в

марте 1.36 ± 0.88 % а.с.в., изменяясь в интервале от 0.13 до 3.14 %; в июле – 1.40 ± 1.00 % (от 0.08 до 3.96 %) (рис. 4).

Обсуждение

Полученные данные по гидрохимическим показателям (рН, содержание кислорода, растворенного органического углерода, сульфатов) оз. Назаровское свидетельствуют о создании в придонных слоях воды в оба сезона условий, которые не препятствуют протеканию процесса сульфатредукции.

Данные по содержанию соединений восстановленной серы в воде и ДО пресноводных озер немногочисленны и представлены в публикациях середины прошлого века, а при современной тенденции изучение сульфатредукции сводится к определению только скорости процесса и видового разнообразия серных бактерий. Поэтому проводится сравнение с ранее полученными нами результатами.

Лимитирующим содержанием сульфатов считают величины от 8 до 40–100 мкмоль/л (Holmer, Storkholm, 2001), т. е. приблизительно от 1 до 10 мг/л. Для жидкой фазы ДО оз. Назаровское эта величина составляла 2500 мг/л. Следовательно, концентрации сульфатов не должны сдерживать деятельность сульфатредуцирующих бактерий в ДО изучаемого нами озера.

В других исследованных нами водоемах концентрация сульфатов в жидкой ДО состав-

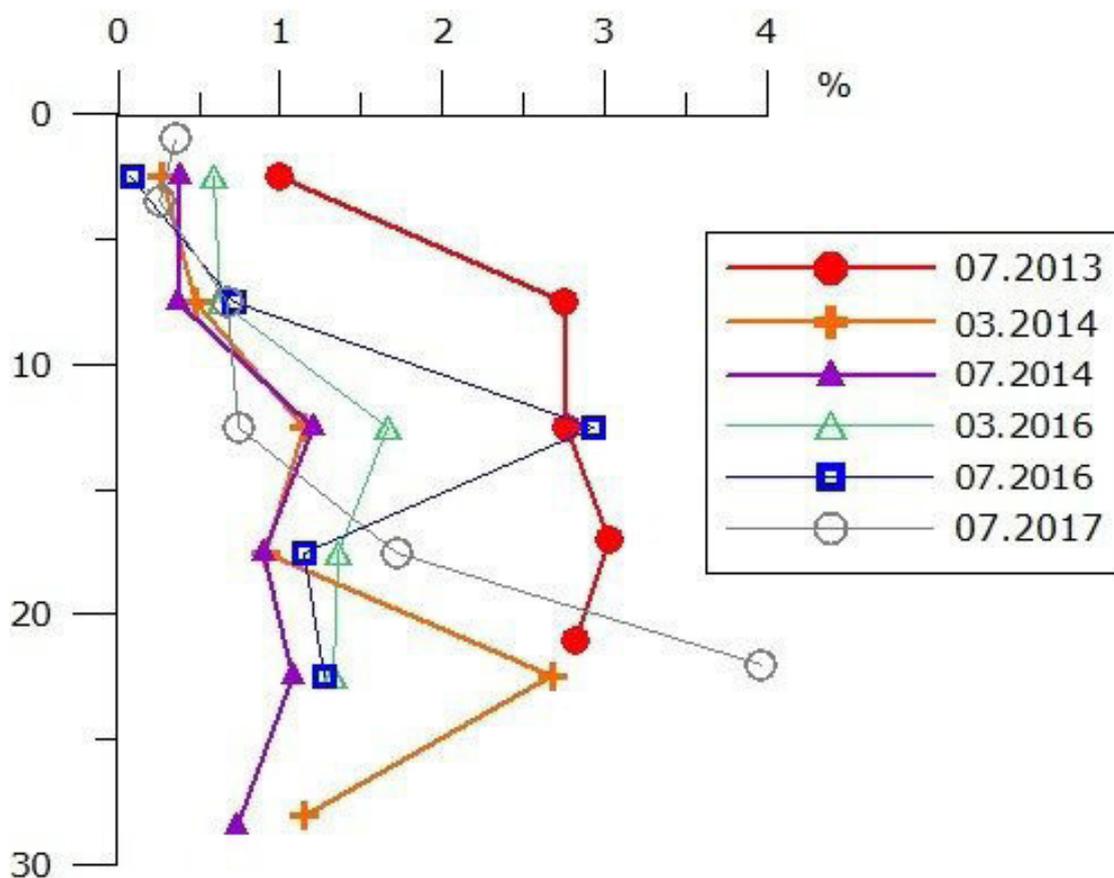


Рис. 4. Распределение соединений восстановленной серы в донных отложениях оз. Назаровское
 Fig. 4. Distribution of reduced sulfur compounds in bottom sediments of Lake Nazarovskoe

ляла: оз. Белое в среднем – 5280, оз. Нижнее – 496, оз. Святое – 1334 мг/л (Титова и др., 2017).

Величина $\sum S_{H_2S}$ в донных отложениях других водоемов Коношского района составляла: оз. Белое – 2.40 % (от 0.00 до 8.94 %); оз. Нижнее – 0.19 % (от 0.04 до 1.12 %); оз. Святое – 0.29 % (от 0.04 до 3.18 %) (Титова и др., 2017).

При рассмотрении накопления соединений восстановленной серы только в годы, когда отбор проводился в оба сезона, содержание $\sum SH_2S$ будет выглядеть следующим образом: март – 1.64 ± 0.87 % (от 0.27 до 3.14 %), июль – 1.21 ± 0.73 % (от 0.08 до 2.94 %).

В табл. 1 приведено в среднем распределение форм в составе $\sum SH_2S$ в ДО оз. Назаровское.

Таблица 1. Распределение форм серы в составе $\sum SH_2S$ по сезонам в донных отложениях оз. Назаровское

Table 1. Distribution of sulfur forms in the composition $\sum SH_2S$ by seasons in bottom sediments of Lake Nazarovskoe

% от $\sum SH_2S$	Март	Июль
Сульфидная	1.10	0.40
Элементная	1.49	1.03
Пиритная	40.46	52.59
Органическая	56.95	45.98

Из представленных выше данных видно, что пиритная сера среди соединений восстановленной серы преобладала или занимала последующее место в оба сезона, в донных отложениях пирит может образоваться только в результате преобразования образующегося сероводорода и сульфидов. Количества сульфидной серы в ДО озера минимальны. Наличие элементной серы, хотя и в небольших количествах, свидетельствует, что окисление сероводорода/сульфидов имело место в отложениях, но, возможно, эта форма также расходовалась при трансформации продуктов ОВ и при образовании пирита.

Содержание органической серы, доминирующей среди форм зимой, составляло – 1.04 % а.с.в., в летний период количество сокращалось почти вдвое – до 0.55 % а.с.в., уступая эту роль пириту – 0.66 % а.с.в. Следовательно, происходит сокращение количеств органической серы, которая могла служить в качестве дополнительного источника соединений серы (Rudd et al., 1986) (с последующим вовлечением последних в цикл этого элемента) при минерализации ОВ.

Для систематизации вышеописанных результатов они были обобщены в табл. 2.

Таблица 2. Сводные результаты показателей в воде и донных отложениях оз. Назаровское
Table 2. Summary results of indicators in water and bottom sediments of Lake Nazarovskoe

Показатель	Март	Июль
Вода		
рН	6.50	7.45
Кислород, мг/л	0	0
РОУ, мг/л	27.26	17.32
Сульфаты, мг/л	52	16
Сероводород/сульфиды, мкг/л (max)	340 (1355)	28 (152)
Донные отложения		
Сульфаты, мг/л	2850	3180
Железо раств., мкг/л	200	350
Лабильное ОВ, %.	7.21	6.18
Железо пиритное, %	0.58	0.65
Сумма восстановленной серы, %	1.64	1.21

Были изучены корреляционные зависимости между характеризующими протекание сульфатредукции и накопление соединений восстановленной серы показателями в образцах, отобранных в марте и июле одного и того же года.

Только для донных отложений ($n = 20$) отбора в марте отмечены обратные зависимости между содержанием органического вещества ($C_{орг}$) и следующими показателями ($p < 0.05$): $S^{2-}_{орг}$ (-0.62), $S_{пир}$ (-0.52), Fe(II) (-0.52), SO_4^{2-} (-0.75), что позволяет предположить протекание в осадках восстановительных процессов с затратой ОВ, в том числе и на процесс сульфатредукции. Для ДО отбора в

июле ($n = 19$) не выявлено никаких явно выраженных зависимостей между этими же показателями.

Максимальная скорость изучаемого процесса установлена в летний период для поверхностных слоев ДО – до 555 мкг S/дм³ сут (для ДО оз. Белое этот показатель составлял около 2000 мкг S/дм³ сут), а в зимний период максимум отмечен для слоя 9–10 см – 338 мкг S/дм³ сут. Это может быть связано с тем, что в период осенней гомотермии и непосредственно летом происходит дополнительное поступление в ДО органического вещества со стоками с водосбора или в результате отмирания водорослей, раститель-

ности и водных организмов; проникновение кислорода в толщу отложений (до 15 см) и частичное окисление соединений восстановленной серы (приводящее к пополнению запаса сульфатов). В подледный период кислород в ДО заканчивается в результате расходования его на окислительные процессы – условия постепенно сменяются сначала на микроаэрофильные, затем на анаэробные, т. е. создаются условия для активизации деятельности СРБ. В период весенней гомотермии и открытой воды образовавшиеся ранее и образующиеся летом восстановленные соединения серы ($\Sigma\text{SH}_2\text{S}$) в верхних слоях отложений могут подвергаться окислительным процессам, поэтому, несмотря на значительную интенсивность процесса сульфатредукции, летом в ДО не происходит столь же явно выраженного накопления соединений восстановленной серы, как зимой. Однако в более глубоких слоях отложений отмечено накопление восстановленной серы, несмотря на более низкую скорость процесса сульфатредукции – максимальное содержание $\Sigma\text{SH}_2\text{S}$ зафиксировано в июле 2017 г. для горизонта 20–24 см, при том что интенсивность процесса сульфатредукции для этого слоя отложений составляла только 43 мкг S/дм³ сут, и совсем немного отличалась от интенсивности процесса для придонного слоя воды.

Заключение

В заключение обобщены и приведены факторы или показатели, которые влияли на протекание процесса сульфатредукции и накопление соединений восстановленной серы в воде и донных отложениях оз. Назаровское, показаны особенности этих процессов.

По минерализации воды, составляющей в среднем 146 мг/л, оз. Назаровское относится к пресноводным водоемам. В зимний период это показатель практически вдвое выше, чем летом. По содержанию главных ионов – к категории гидрокарбонатного класса кальциевой группы. При этом среднее содержание сульфатов в воде данного водоема составляло 35 ± 25 мг/л, максимально – 106 мг/л. Представленные значения – наибольшие для всех изученных нами пресноводных озер. Несмотря на это, отмечено увеличение их количества зимой относительно летнего периода и от поверхности ко дну в оба сезона (несмотря на протекание сульфатредукции), что может косвенно свидетельствовать

о поступлении сульфатов с грунтовыми водами.

Наибольшее количество сероводорода составляло 1355 мкг/л (представленная величина максимальна как для данного озера, так и для других исследованных нами пресноводных озер) и было отмечено в зимний период. Для большинства других водоемов этот показатель максимален в летний период.

Как и для всех изученных нами ранее пресноводных водоемов, в оз. Назаровском более интенсивно восстановление сульфатов в ДО осуществлялось в летний период (максимальная скорость процесса составляла 555 мкг S/дм³ сут), хотя в целом интенсивность этого процесса в ДО оз. Назаровское была меньше, чем во всех ранее исследованных озерах.

В отличие от большинства ранее исследованных нами озер, расположенных на территории Архангельской области, в ДО которых доминирующей формой являлась – органическая, а среди сульфидных – сера моносulfидов, в оз. Назаровском в целом доминирующей формой серы была пиритная, доля которой порой достигала 94 % от общего количества соединений восстановленной серы.

На накопление восстановленных соединений серы в ДО оз. Назаровское оказало влияние содержание сульфатов в жидкой фазе и скорость протекания процесса: с одной стороны, $\Sigma\text{SH}_2\text{S}$ в среднем на порядок больше, чем для большинства исследованных нами ранее озер, но с другой стороны, в 2 раза меньше, чем в ДО оз. Белое, в котором скорость сульфатредукции оказалась в 4 раза выше. Даже несмотря на то, что оз. Белое мельче исследуемого нами водоема в 2 раза и доступного для СРБ ОВ в нем должно быть меньше, соединений восстановленной серы должно было бы накапливаться меньше.

На основании полученных результатов можно предположить, что запас $\Sigma\text{SH}_2\text{S}$ в донных отложениях создается в зимний период, а летом лишь пополняется. В зимний период образовавшиеся соединения восстановленной серы накапливаются (в водоеме отмечены анаэробные условия даже в водной толще). Летом же образовавшиеся ранее и образующиеся непосредственно в период наибольшей активности процесса в верхних слоях отложений соединения восстановленной серы могут подвергаться окислительным процессам из-за небольшой глубины озера.

Библиография

- Агроклиматический справочник по Архангельской области . Л.: Гидрометеиздат, 1961. 220 с.
- Вайнштейн М. Б. Сульфатвосстанавливающие бактерии водоемов: экология и кластерирование (Обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 1996. Т. 32. № 1. С. 136–143.
- Волков И. И. Геохимия серы в осадках океана . М.: Наука, 1984. 272 с.
- Волков И. И., Жабина Н. Н. Методы определения различных соединений серы в морских осадках // Химический анализ морских осадков / Под ред. Э. А. Остроумова. М.: Наука, 1980. С. 5–27.
- Гельман Н. Э., Терентьева Н. А., Шанина Т. М. Методы количественного органического элементного микроанализа . М.: Химия, 1987. 296 с.
- Глобальный биогеохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека / Под ред. акад. Г. К. Скрябина. М.: Наука, 1983. 424 с.
- ГОСТ 17.1.5.01-80. Охрана природы. Гидросфера. Общие требования к отбору проб донных отложений водных объектов для анализа на загрязненность . Введен 1982–01–01. Переиздан 2002–08–01. М.: Изд-во стандартов СССР, 1980. 5 с.
- ГОСТ Р 51592-2000. Вода. Общие требования к отбору проб . Введен впервые 2001–07–01. М., 2001. 48 с.
- Драбкова В. Г., Сорокин И. Н. Озеро и его водосбор – единая природная система . Л.: Наука, 1979. 195 с.
- Иванов М. В. Распространение и геохимическая деятельность бактерий в осадках океана . Т. 2. Геохимия донных осадков / Океанология. Химия океана. М.: Наука, 1979. С. 312–349.
- Кононец М. Ю., Пахомова С. В., Розанов А. Г., Проскурнин М. А. Определение растворенных форм железа в морской воде с помощью феррозина // Журнал аналитической химии. 2002. Т. 57. № 7. С. 704–708.
- Остроумов Э. А. Метод определения форм восстановленной серы в отложениях Черного моря // Труды Института океанологии АН СССР. 1953. Т. 7. С. 57–69.
- ПНД ф 14.1:2:4.132-98. Методика выполнения измерений массовой концентрации анионов: нитрата, нитрата, хлорида, фторида, сульфата и фосфата в пробах природной питьевой и сточной воды методом ионной хроматографии . М., 2008. 21 с.
- РД 52.24.450-2010. Массовая концентрация сероводорода и сульфидов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом с N,N-диметил-п-фенилендиамином . Ростов н/Д: Росгидромет, 2010. 50 с.
- Соколов В. С. Определение реакционноспособных форм железа и марганца в морских осадках // Химический анализ морских осадков / Под ред. Э. А. Остроумова. М.: Наука, 1980. С. 28–41.
- Тимофеева С. С., Ошаров А. Б., Бейм А. М. Экологическая химия сернистых соединений . Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1991. 134 с.
- Титова К. В., Кокрятская Н. М. Соединения серы в озерах на территории Кенозерского национального парка (Каргопольский район, Архангельская область) // Вопросы естествознания. 2018. Науки о Земле. № 4 (18). С. 67–74.
- Титова К. В., Кокрятская Н. М., Жибарева Т. А. Процесс сульфатредукции в пресноводных озерах (Белое, Нижнее, Святое) Коношского района Архангельской области // Вестник МГОУ. Естественные науки. 2017. № 4. С. 123–134. DOI: 10.18384/2310-7189-2017-4-123-134
- Хатчинсон Д. Лимнология: Географические, физические и химические характеристики озер . М.: Прогресс, 1969. 592 с.
- Holmer M., Storkholm P. Sulphate reduction and sulphur cycling in lake sediments: a review // Freshwater Biology. 2001. Vol. 46. Issue 4. P. 431–451.
- ISO 8245:1999. Water quality – Guidelines for the determination of total organic carbon (TOC) and dissolved organic carbon (DOC). Geneva: International Organization of Standardization, 1999. 11 p.
- Rovira P., Vallejo V. Ramon. Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: an acid hydrolysis approach // Geoderma. 2002. Vol. 107. P. 109–141. DOI: 10.1016/S0016-706(01)00143-4
- Rudd John W. M., Kelly C. A., Furutani Akira. The role of sulfate reduction in long term accumulation of organic and inorganic sulfur in lake sediments // Limnol. Oceanogr. 1986. Vol. 31 (6). P. 1281–1291.

Благодарности

Работа выполнена за счет средств Минобрнауки РФ проекта № АААА-А18-118012390167-1 «Изучение закономерностей биогеохимических процессов циклов хлора и серы в экосистемах Арктики и Субарктики под влиянием природных и техногенных факторов».

FEATURES OF SULFATE REDUCTION AND ACCUMULATION OF REDUCED SULFUR COMPOUNDS IN FRESHWATER SHALLOW LAKE NAZAROVSKOE (ARKHANGELSK REGION)

TITOVA *N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research,*
Kseniya Vladimirovna *ksyu_sev@mail.ru*

KOKRYATSKAYA *N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research,*
Natalya Mihajlovna *nkokr@yandex.ru*

ZHIBAREVA *N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research,*
Tatyana Aleksandrovna *ostrivok.vi_nt@mail.ru*

ZHAHAROVA *Federal State Institution; Federal Research Centre ; Fundamentals of*
Elena Evgenevna *Biotechnology; of the Russian Academy of Sciences;*
vilenta@gmail.com

Key words:
biogeochemical
processes
sulfate reduction
sulfur compounds
reactive iron
bottom sediments
small lakes
Arkhangelsk region

Summary: Investigations were carried out to study the process of sulfate reduction in freshwater lake Nazarovskoye (Konoshsky district, Arkhangelsk region). Field work was carried out in the winter (March) and summer (July) seasons from 2013 to 2017. Biogeochemical parameters (content of sulfates, iron, organic matter, sulfur forms) and the speed of the bacterial sulfate reduction process in the selected samples were determined using conventional or approved methods. The water in the lake was characterized as fresh, bicarbonate class of calcium group. In the water column, the maximum amounts of sulfates 107 mg/L and hydrogen sulfide 1355 µg / L were noted in the winter. In the bottom sediments of the lake, more intensive sulfate reduction occurred in the summer period (maximum process speed was 555 µg S/dm³ per day). In contrast to the majority of previously studied freshwater lakes in Arkhangelsk region, this reservoir had the highest concentrations of sulfates and hydrogen sulfide in water. At the same time, the lowest speed of the bacterial process of sulfate reduction both in water and bottom sediments was recorded. However, among the derivatives of hydrogen sulfide in bottom sediments, pyrite sulfur dominated among sulfide compounds in Lake Nazarovskoe, which may indirectly indicate a fairly active process of sulfate reduction in the sediments of this shallow reservoir. It can be assumed that despite the high speed of the process, in the summer the sulfide compounds formed in the upper layers of the sediments can be oxidized due to the penetration of oxygen to the bottom of the reservoir via the small depth of the lake; and in the winter compounds of reduced sulfur are accumulated in the bottom sediments (anaerobic conditions are noted even in the water column of the reservoir).

Reviewer: N. G. SHerysheva

Received on: 16 January 2019

Published on: 19 December 2019

References

- Agroclimatic reference book of Arkhangelsk region. L.: Gidrometeoizdat, 1961. 220 p.
Drabkova V. G. Sorokin I. N. The lake and its catchment area – a single natural system. L.: Nauka, 1979. 195 p.
Gel'man N. E. Terent'eva N. A. Shanina T. M. Methods of quantitative organic elemental microanalysis. M.:

- Himiya, 1987. 296 p.
- Hatchinson D. *Limnology: Geographical, physical and chemical characteristics of lakes*. M.: Progress, 1969. 592 p.
- Holmer M., Storkholm P. Sulphate reduction and sulphur cycling in lake sediments: a review, *Freshwater Biology*. 2001. Vol. 46. Issue 4. R. 431–451.
- ISO 8245:1999. *Water quality – Guidelines for the determination of total organic carbon (TOC) and dissolved organic carbon (DOC)*. Geneva: International Organization of Standardization, 1999. 11 r.
- Ivanov M. V. Distribution and geochemical activity of bacteria in ocean sediments. T. 2. *Geohimiya donnyh osadkov, Okeanologiya. Himiya okeana*. M.: Nauka, 1979. P. 312–349.
- Kononec M. Yu. Pahomova S. V. Rozanov A. G. Proskurnin M. A. Determination of dissolved iron in seawater using ferrozine, *Zhurnal analiticheskoy himii*. 2002. T. 57. No. 7. P. 704–708.
- Mass concentration of hydrogen sulfide and sulfides in water. Method of measurement by photometric method with N,N-dimethyl-n-phenylenediamine. Rostov n/D: Rosgidromet, 2010. 50 p.
- Method of measurement of mass concentration of anions: nitrite, nitrate, chloride, fluoride, sulfate and phosphate in samples of natural drinking water and wastewater by ion chromatography. M., 2008. 21 p.
- Nature protection. Hydrosphere. General requirements for sampling of bottom sediments of water bodies for contamination analysis. *Vveden 1982–01–01. Pereizdan 2002–08–01*. M.: Izd-vo standartov SSSR, 1980. 5 p.
- Ostroumov E. A. Method for determination of reduced sulphur forms in sediments of the Black sea, *Trudy Instituta okeanologii AN SSSR*. 1953. T. 7. P. 57–69.
- Rovira P., Vallejo V. Ramon. Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: an acid hydrolysis approach, *Geoderma*. 2002. Vol. 107. P. 109–141. DOI: 10.1016/S0016-706(01)00143-4
- Rudd John W. M., Kelly C. A., Furutani Akira. The role of sulfate reduction in long term accumulation of organic and inorganic sulfur in lake sediments, *Limnol. Oceanogr.* 1986. Vol. 31 (6). P. 1281–1291.
- Sokolov V. S. Determination of iron and manganese reactive forms in marine sediments, *Himicheskiy analiz morskikh osadkov, Pod red. E. A. Ostroumova*. M.: Nauka, 1980. P. 28–41.
- The global biogeochemical sulphur cycle and influence of human activity on it, *Pod red. akad. G. K. Skryabina*. M.: Nauka, 1983. 424 p.
- Timofeeva S. S. Osharov A. B. Beym A. M. *Environmental chemistry of sulfur compounds*. Irkutsk: Izd-vo Irkutskogo un-ta, 1991. 134 p.
- Titova K. V. Kokryatskaya N. M. Zhibareva T. A. The Process of sulfate reduction in freshwater lakes (Beloe, Nizhnee, Svyatoe) of Konosha district of Arkhangelsk region, *Vestnik MGOU. Estestvennyye nauki*. 2017. No. 4. P. 123–134. DOI: 10.18384/2310-7189-2017-4-123-134
- Titova K. V. Kokryatskaya N. M. Sulphur compounds in lakes of the Kenozersky national Park territory (the Kargopol district, Arkhangelsk region), *Voprosy estestvoznaniya*. 2018. *Nauki o Zemle*. No. 4 (18). P. 67–74.
- Vaynshteyn M. B. Sulfate-reducing bacteria of water bodies: ecology and clustering (Review), *Prikladnaya biohimiya i mikrobiologiya*. 1996. T. 32. No. 1. P. 136–143.
- Volkov I. I. Zhabina N. N. Methods of determination of various sulphur compounds in marine sediments, *Himicheskiy analiz morskikh osadkov, Pod red. E. A. Ostroumova*. M.: Nauka, 1980. P. 5–27.
- Volkov I. I. *Geochemistry of sulfur in ocean sediments*. M.: Nauka, 1984. 272 p.
- Water. General requirements for sampling. *Vveden v pervye 2001–07–01*. M., 2001. 48 p.



УДК 574.23

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРЕСНОВОДНОГО БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *MELANOIDES GRANIFERA* К ВОЗДЕЙСТВИЮ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР

ФОМИЧЕВА
Елена Михайловна

кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова, 150000 г. Ярославль, ул. Советская, д. 14, fomalyona@bk.ru

ГОРЮЛЕВ
Павел Александрович

ФГБОУ ВО Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова, 150000 г. Ярославль, ул. Советская, д. 14, pasha.gorulev@yandex.ru

Ключевые слова:
Melanoides granifera
нижняя летальная температура
температура акклимации
выживаемость
инвазия

Аннотация: Одной из современных экологических проблем является распространение чужеродных видов беспозвоночных, в частности представителей тропических водоемов, в несвойственных им условиях среды. Экспериментально установлены значения нижней летальной температуры (НЛТ) для *Melanoides granifera* – тропического брюхоногого пресноводного моллюска, как представителя инвазионной фауны. Определяли НЛТ при двух температурах акклимации и разном времени экспозиции. С уменьшением температуры акклимации отмечено снижение значения НЛТ и точки холодной смерти. При 8-часовом времени воздействия пониженных температур и акклимации при температуре +20°C значение НЛТ составило +8.4°C, при акклимации к температуре воды +18 – +7.3°C. При увеличении времени воздействия до 168 часов при температуре акклимации +20°C значение НЛТ составило +13.3°C. Изучение динамики выживаемости моллюсков при пониженных температурах показало закономерный рост процента гибели особей по мере увеличения времени воздействия. Однако выявлено, что они способны сохранять жизнеспособность в течение 168 часов в осушенном грунте с влажностью 20 %. Отмечено, что при постепенном осушении грунта моллюски способны выживать при снижении влажности грунта до 2 %. Показано, что при действии пониженных температур вероятность выживания моллюсков в обсыхающем грунте выше, чем в обводненном, что, вероятно, связано с их переходом в состояние биологического покоя. Полученные результаты свидетельствуют, что низкие значения температуры среды в осенне-зимний период могут стать основным фактором, ограничивающим инвазию *Melanoides granifera* в естественные водоемы средней полосы России.

Получена: 29 августа 2019 года

© Петрозаводский государственный университет
Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Введение

Проникновение водных беспозвоночных в несвойственные им ранее местообитания является одной из важнейших экологических

проблем (Корнева, 2005). Одной из причин распространения чужеродных видов водных беспозвоночных в самых разнообразных водоемах и водотоках стало развитие аквариумистики (Винарский и др., 2015). Как пра-

вило, чужеродные виды, занесенные благодаря любителям-аквариумистам, относятся к пресноводным обитателям тропических водоемов. Некоторые виды-вселенцы, такие как *Melanoides sp.*, *Ampullaria sp.*, отмечены в водоемах севера-западного Приазовья и Европы, Украины (Дегтяренко, Анистратенко, 2011; Сон, 2007). Одним из наиболее значимых экологических факторов, определяющих пространственное распределение и сезонную смену видов, является температура. Температурный диапазон в водоемах-охладителях обеспечивает обитание в них различных в отношении терморезистентности гидробионтов. Известны случаи нахождения жизнеспособных особей тропических моллюсков в зообентосе прудов отстойников АЭС и в сбросных каналах ГРЭС (Яныгина и др., 2009; Нехаев, Палатов, 2016; Силаева, 2017; Bespalaya et al., 2018a, 2018b). В области сброса отработанных вод температуры воды повышены в течение всего года, что и является возможной причиной сохранения жизнедеятельности теплолюбивых моллюсков.

В связи с изменением климатического режима, а также с увеличением антропогенной термальной нагрузки на водоемы значительное число работ посвящено изучению термоустойчивости и возможности температурной адаптации рыб (Капшай, Голованов, 2013). Вопрос о возможности инвазии теплолюбивых моллюсков в водоемы средней полосы России изучен недостаточно, и полученные экспериментальные данные имеют не только теоретический, но и практический интерес. Изучение температурного адаптационного потенциала пресноводного брюхоного моллюска *Melanoides granifera* к пониженным температурам обусловлено тем, что данный вид обладает рядом качеств, благоприятствующих успешному занятию свободных территорий. Моллюски данного рода имеют широкий ареал обитания – встречаются в Африке, Азии, Австралии. Мелании – грунтовые моллюски, в естественных условиях могут заселять прибрежные участки глубиной до метра и обитать во временных водоемах. Они являются типичными детритофагами, успешно размножаются в диапазоне температур от +18 до 28 °С, относительно устойчивы к изменению солености и жесткости воды, дышат жабрами, способны к половому и бесполому размножению, для них характерно живорождение (Leng et al., 1999; Ben-Ami, Heller, 2005; Сафронов, 2001). Предполагается, что за счет способности к партеногенетическому размножению коло-

низация новых мест обитания моллюсками данного вида при благоприятных условиях среды происходит с достаточно большой скоростью (Pointier et al., 1998). Поэтому целью исследования являлось изучение устойчивости *Melanoides granifera* к пониженным температурам. Задачи исследования включали определение нижней летальной температуры, выживаемости моллюсков при действии пониженных температур и при снижении влажности грунта.

Материалы

Брюхоногие моллюски *Melanoides granifera* являются типичными обитателями декоративных аквариумов. Материнскую культуру содержали в аквариуме объемом 20 литров с грунтом, высшей водной растительностью и системой принудительной аэрации и фильтрации. Кормление моллюсков проводили через день сухим кормом для рыб «Тетра». В эксперименте использовали особей одной размерной категории: длина раковины 8.08 ± 0.04 мм, масса моллюска 0.08 ± 0.001 г. Для каждого варианта эксперимента использовали трехкратную повторность. В пластиковые емкости объемом 250 мл добавляли 150 г грунта, доливали отстоянную аэрированную воду и помещали туда по пять особей. Далее емкости с моллюсками переносили в климатическую камеру для поддержания выбранных температур. В контрольном варианте моллюсков помещали в аналогичные емкости при заданной температуре акклимации на необходимый период экспозиции.

Методы

Испытания проводили с использованием климатической камеры (камера постоянной температуры и влажности, модель ТН-МЕ-025). Время экспозиции и скорость понижения температуры в климатической камере задавали автоматически – 0.1 °С в минуту до выбранного значения температуры. Скорость понижения температуры выбрана как наиболее оптимальная скорость изменения температуры на основе работ, посвященных изучению верхней летальной температуры (ВЛТ) (Голованов, 2013). Определение нижней летальной температуры (НЛТ) проводили на основе метода хронического летального минимума с последующим расчетом НЛТ. Летальной считают температуру, при которой 50 % животных погибают, а 50 % выживают (Шмидт-Ниельсен, 1982). Определение нижней летальной температуры проводили при температурах акклимации +20 °С и

+18 °С, период экспозиции 8 и 168 часов. Для этого на первом этапе находили диапазон летальных температур от LT_{100} до LT_0 , а затем графическим методом с помощью пробит-анализа определяли LT_{50} (Проссер, 1977). Акклимацию моллюсков к соответствующим температурам проводили в течение 7–10 дней.

Изучение изменения выживаемости моллюсков при длительном воздействии пониженных температур проводили при температурах +10 °С и +12 °С как температурах, приближенных к среднему значению температуры воды в холодный период в водоемах-охладителях АЭС и ТЭС (Яныгина и др., 2009; Гуржапов и др., 2017). Температура акклимации составляла +20 °С. При температуре +12 °С период экспозиции составлял 48, 72, 96, 120 часов. При температуре +10 °С – 8, 24, 48, 72 часа.

Изучение выживаемости *Melanoides granifera* при снижении влажности грунта проводили при температуре +20 °С и относительной влажности воздуха 36–40 %. Влажность и температуру воздуха измеряли термогигрометром «ТКА-ПКМ». В испытаниях использовали 18 емкостей по 5 моллюсков для каждого варианта. Осушение грунта происходило путем естественного испарения воды из открытых емкостей. По мере осушения проводили измерение влажности грунта и оценку выживаемости моллюсков.

Влажность грунта рассчитывали по стандартной методике определения влажности грунта весовым методом (Ващенко, 1982). В контрольном варианте объем воды поддерживался на начальном уровне путем добавления отстоянной аэрированной воды. Наблюдения проводили в течение 27 суток.

Проверку выживаемости моллюсков во всех сериях экспериментов проводили по наличию двигательной активности после помещения особей в воду. Гибель особей рассчитывали по среднему значению из трех повторностей по сравнению с контролем.

Статистическая обработка данных проведена в программе Statistica 6.1. Принятый в работе критический уровень значимости $p = 0.05$.

Результаты

На первом этапе определяли диапазон пессимальных температур от точки холодовой смерти до нижнего значения температуры, при котором выживали все особи. Выявлено, что при температуре акклимации +20 °С и 8-часовом воздействии пониженных температур диапазон летальных температур находится от +10 °С (LT_0 , гибель 0 % особей) до +8 °С (LT_{100} , гибель 100 % особей, точка холодовой смерти). При акклимации к температуре +18 °С диапазон летальных температур – от +8.5 °С (LT_0) до +6 °С (LT_{100}) (рис. 1).

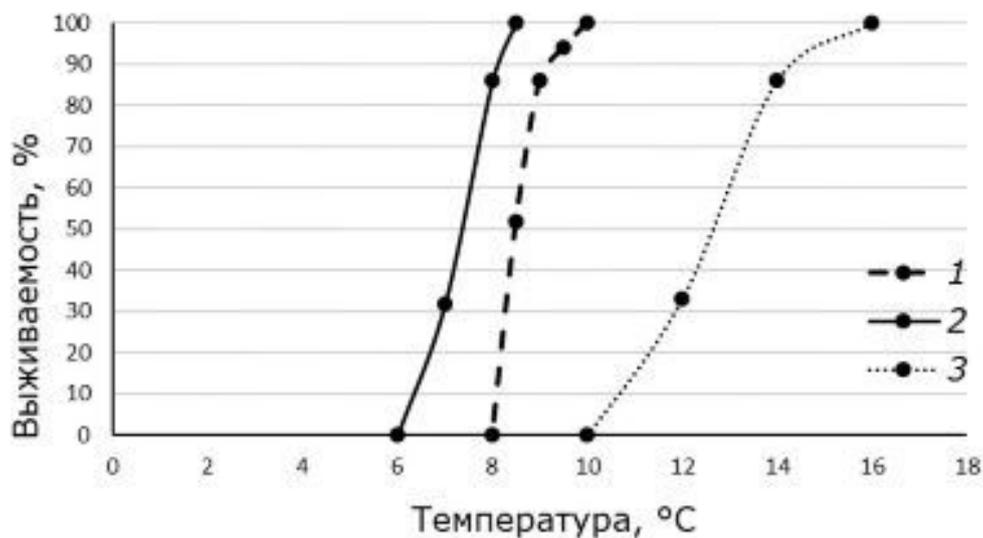


Рис. 1. Диапазон выживаемости моллюсков *Melanoides granifera* при разных температурах в зависимости от времени воздействия и температуры акклимации: 1 – $T_{возд.}$ 8 ч, $t_{аккл.}$ +20 °С; 2 – $T_{возд.}$ 8 ч, $t_{аккл.}$ +18 °С; 3 – $T_{возд.}$ 168 ч, $t_{аккл.}$ +20 °С

Fig. 1. The range of survival of the mollusk *Melanoides granifera* at different temperatures depending on the exposure time and acclimation temperature: 1 – $T_{inf.}$ 8 ч, $t_{accl.}$ +20 °С; 2 – $T_{inf.}$ 8 ч, $t_{accl.}$ +18 °С; 3 – $T_{inf.}$ 168 ч, $t_{accl.}$ +20 °С

Как видно из графика, снижение температуры акклимации на 2 °С приводит к увеличению холодоустойчивости моллюсков, смещению значения точки холодовой смерти и увеличению «зоны толерантности». На основе полученных результатов, используя пробит-анализ, установлены значения НЛТ при 8-часовой экспозиции: при температуре акклимации +20 °С значение нижней летальной температуры составило +8.4 °С, при температуре акклимации +18 °С – +7.3 °С.

Известно, что выживание организма в зоне сублетальных значений температуры у границ жизнедеятельности зависит и от продолжительности воздействия (Шмидт-

Ниельсен, 1982). При экспозиции моллюсков в течение 168 часов диапазон летальных температур определен от +16° (LT₀) до +10°С (LT₁₀₀) Определение НЛТ при более длительном воздействии показало, что моллюски выживали в течение 168 часов при более высоких значениях температуры (см. рис. 1), а нижняя летальная температура составила +13.3 °С.

Изучение динамики выживаемости моллюсков при пониженных температурах показало значительное уменьшение числа особей, сохраняющих жизнеспособность по мере увеличения периода воздействия (рис. 2).

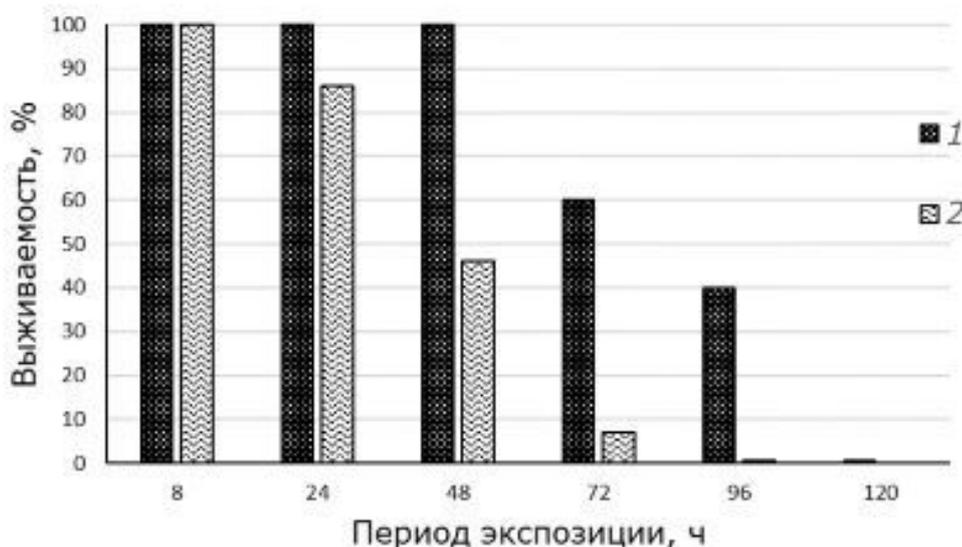


Рис. 2. Выживаемость моллюсков при действии пониженных температур +12 °С (1) и +10 °С (2) в зависимости от периода экспозиции
Fig. 2. Survival of mollusks under the action of low temperatures +12 °С (1) and +10 °С (2) depending on the exposure time

При температуре +12 °С через 24 и 48 часов экспозиции сохранялась 100 % выживаемость особей. Гибель 40 % особей отмечена через 72 часа экспозиции (статистически значимые отличия, критерий Mann – Whitney, $p = 0.025$), 60 % – через 96 часов (статистически значимые отличия, критерий Mann – Whitney, $p = 0.036$), а через 120 часов при температуре +12 °С жизнеспособных особей не обнаружено.

При температуре воздействия +10 °С уже через 24 часа отмечена гибель 14 % моллюсков, однако разница в выживаемости не является статистически значимой (критерий Mann – Whitney, $p = 0.317$). Через 48 часов погибло 54 % особей, а уже через 72 часа

отмечена гибель 93 % особей, что является статистически значимыми отличиями (критерий Mann – Whitney, $p = 0.036$ и $p = 0.033$ соответственно).

Мелании могут обитать на мелководье в прибрежном грунте (Leng, 1999), где существует вероятность выноса моллюсков в зону выше уреза воды. Поэтому изучение их выживаемости при пересыхании грунта имеет не только теоретический, но и практический интерес. В нашем исследовании выявлено, что при осушении грунта путем естественного испарения воды выживаемость моллюсков достоверно снижается только при влажности грунта менее 2 % (критерий Mann – Whitney, $p = 0.046$) (рис. 3).

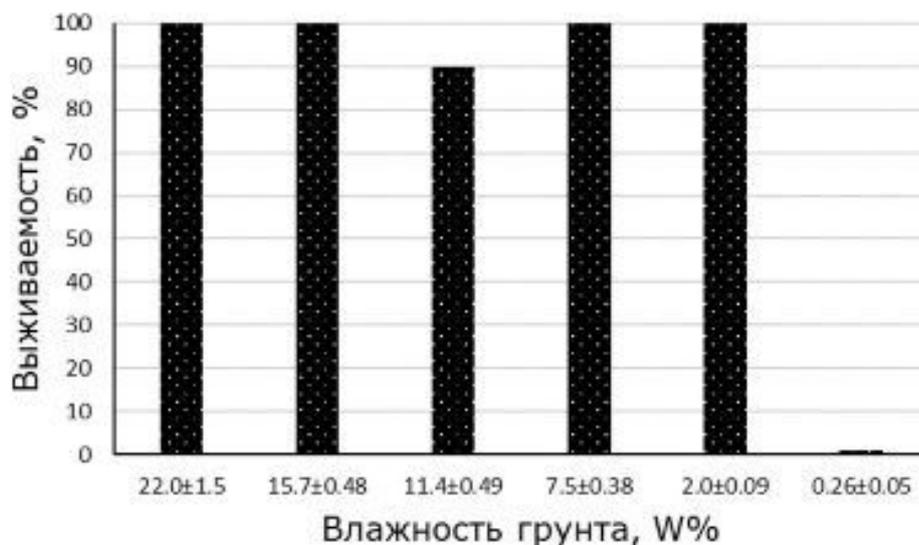


Рис. 3. Выживаемость моллюсков *Melanoides granifera* при разной влажности грунта
 Fig. 3 Survival of mollusks *Melanoides granifera* at different soil moisture

В вариантах с влажностью грунта 7.5 ± 0.38, 11.4 ± 0.48 и 15.7 ± 0.48 после его обводнения, помимо взрослых особей, отмечено наличие жизнеспособной молодежи моллюсков.

С учетом результатов предыдущих исследований по определению выживаемости моллюсков при понижении влажности грунта и воздействии пониженных температур были выбраны температура +10 °С и значе-

ние влажности грунта, соответствующее 20 %, для изучения возможности выживания моллюсков в зоне выше уреза воды. Выявлено, что в осушенном грунте при воздействии пониженных температур в течение 168 часов выживаемость моллюсков в опыте снижается на 34 %, что является статистически значимым отличием по отношению к контролю (критерий Mann – Whitney, $p = 0.033$) (рис. 4).

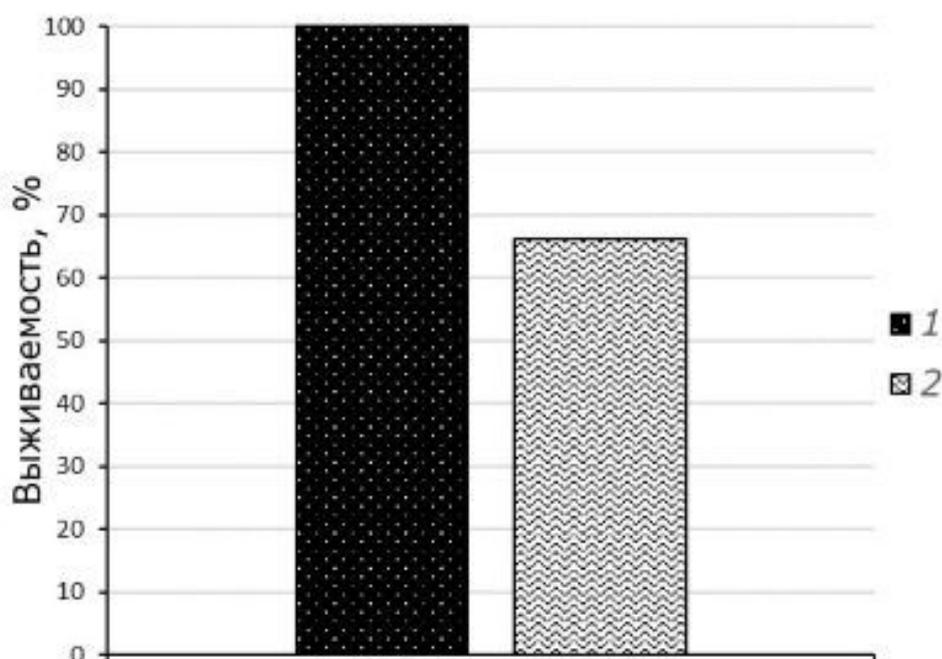


Рис. 4. Выживаемость *Melanoides granifera* при влажности грунта 20 % при температуре среды +20 °С (1) и +10 °С (2) в течение 168 часов
 Fig. 4. Survival of *Melanoides granifera* at soil moisture of 20 % and an ambient temperature of + 20 °C (1) and + 10 °C (2) for 168 hours

Обсуждение

НЛТ при разных температурах акклимации и времени воздействия определяли для оценки устойчивости *Melanoides granifera* к пониженным температурам, как к основному, определяющему их выживаемость фактору. Летальная температура является одним из важнейших температурных критериев жизнедеятельности пойкилотермных животных. По значению НЛТ можно судить о нижней границе существования вида и его адаптационных возможностях при действии естественных и антропогенных факторов среды (Голованов и др., 2012; Капшай, Голованов, 2013). Для инвазионных видов этот фактор может стать определяющим экспансию.

Полученные значения НЛТ показывают, что в естественных водоемах северо-западных и центральных регионов Европейской части России выживание и распространение меланий будет ограничиваться температурным фактором, т. к. температура воды в холодный период в них снижается до 0 °С. Даже с учетом понижения температуры акклимации уже кратковременное воздействие приводит к гибели 50 % особей при температурах, не являющихся летальными для беспозвоночных водоемов нашего региона. С увеличением времени воздействия до 168 часов значения НЛТ возрастают до температур, свойственных летне-осенним показаниям. Кроме того, при длительном воздействии пониженных температур отмечены изменения и в поведении моллюсков. Так, по окончании экспозиции обнаружено, что в контрольной группе моллюски зарывались в грунт, а в опытных группах большинство особей находилось на поверхности грунта. Возможно, это связано с нарушением цепи поведенческих актов, присущих моллюскам в оптимальных условиях. Изучение динамики выживаемости моллюсков при действии пониженных температур показало, что количество жизнеспособных особей *Melanoides granifera* снижается по мере уменьшения температуры среды, и чем ниже температура среды, тем меньший процент особей сохраняет жизнеспособность за один и тот же промежуток времени. Причем моллюски погибали уже через 120 часов при температурах, значительно превышающих значения температуры воды в естественных водоемах в зимний период. Таким образом, для сохранения популяции данного вида моллюсков даже в водоемах-охладителях требуются от-

носительно высокие значения температур, которые достигаются, как правило, только в зоне сброса отработанных вод.

Изучение выживаемости меланий при осушении грунта показало, что они сохраняют жизнеспособность при снижении влажности грунта до 2 %. Возможно, при осушении грунта моллюски, зарывшись в грунт, переходят в состояние ангидробиоза, что способствует их выживанию. Известно, что в состоянии биологического покоя, в частности ангидробиоза, беспозвоночные способны переносить неблагоприятные условия среды на протяжении длительного периода (Алексеев, 2010). Интересным фактом стало наличие в осушенном грунте после его обводнения жизнеспособной молодежи меланий. Вероятно, молодежь может сохранять жизнеспособность в условиях пониженной влажности грунта, находясь в выводковой камере материнской особи. Это может являться важной приспособительной реакцией для сохранения численности популяции. Выживание именно молодых особей в периоды безводной зимовки или летнего пересыхания известно для пресноводных моллюсков наших широт (Митропольский, 1978).

Изучение выживаемости моллюсков в осушенном грунте при действии пониженных температур показало, что снижение температуры среды выступает дополнительной функциональной нагрузкой, способствующей снижению жизнеспособности особей. Однако ранее нами было показано, что при данной температуре в обводненном грунте моллюски погибали через 168 часов. Следовательно, при действии пониженных температур вероятность выживания моллюсков в обсыхающем грунте выше, чем в обводненном, что, вероятно, связано с их переходом в состояние биологического покоя. Таким образом, показанная ранее способность моллюсков данного вида сохранять жизнеспособность в осушенном грунте при нормальных температурах может послужить одной из преадаптаций, способствующей их распространению в водоемах с благоприятным терморезимом.

Заключение

В осенний период устойчивый переход среднесуточных температур воздуха через 0 °С влечет за собой снижение температуры воды до 0 °С и начало ледовых явлений на водоемах и водотоках (Бузин, Зиновьев, 2009). В водоемах-охладителях ГРЭС и прудах-отстойниках АЭС температура воды в

зонах постоянного сильного подогрева и зонах сброса может превышать естественные значения в зимний период на 14–16 °С, а в летний – на 11–14 °С (Болдаков, 2003; Гуржапов и др., 2017), что создает вероятность выживания и размножения в них данного вида моллюсков. Для теплолюбивых моллюсков зоны сброса подогретых вод ГРЭС и АЭС, имеющих специфический гидротермический режим, могут стать своеобразным температурным рефугиумом. Интродукция данного вида моллюсков может представлять опасность для биологического разнообразия коренных видов в водных объектах и привести к появлению новых паразитарных заболеваний, поскольку представители данного рода являются промежуточными хозяевами для ряда паразитов (López-López et al., 2009; Pointier et al., 1998; Мскоу et al., 2011). Полученные данные указывают на примерное расположение границы нижнего термального полигона, и, учитывая термофильность вида, широкое распространение его в естественных водоемах северных районов маловероятно.

Выводы

1. Нижняя летальная температура для моллюсков *Melanoides granifera* при 8-часовой экспозиции и температуре акклимации +20 °С составила +8.4 °С, при температуре акклимации +18 °С – +7.3 °С.
2. Нижняя летальная температура для моллюсков *Melanoides granifera* при 168-часовой экспозиции и температуре акклимации +20 °С составила +13.3 °С.
3. Выживаемость *Melanoides granifera* при осушении грунта зависит от степени снижения влажности грунта. Моллюски погибают при влажности грунта менее 2 %.
4. Выживаемость моллюсков зависит от температуры среды и периода воздействия. Чем дольше моллюски находятся при пониженных температурах, тем меньше их выживаемость. При более высоких значениях температуры среды увеличивается время сохранения жизнеспособности моллюсками.
5. При влажности грунта 20 % выживаемость моллюсков снижается при действии пониженных температур.

Библиография

- Алексеев В. Р. Физиологические и молекулярно-генетические основы механизма биологического покоя у водных беспозвоночных // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 2. С. 83–93.
- Болдаков А. М. Влияние подогретых вод Костромской ГРЭС на поведение и пространственное распределение рыб : Дис. ... канд. биол. наук. Кострома, 2003. 197 с.
- Бүзін В. А., Зіновьев А. Т. Ледовые процессы и явления на реках и водохранилищах. Методы математического моделирования и опыт их реализации для практических целей . Барнаул: Изд-во ООО «Пять плюс», 2009. 168 с.
- Ващенко И. М. Практикум по основам сельского хозяйства . М.: Просвещение, 1982. 399 с.
- Винарский М. В., Андреев Н. И., Андреева С. И., Казанцев И. Е., Каримов А. В., Лазуткина Е. А. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: Обзор // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 2–18.
- Голованов В. К., Смирнов А. К., Капшай Д. С. Окончательно избираемые температуры и верхние летальные температуры молоди некоторых видов пресноводных рыб // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 2. С. 70–75.
- Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб . М.: Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.
- Гуржапов Б. Ю., Цыдыпов Б. З., Андреев С. Г., Аюржанаев А. А., Содномов Б. В., Батоцыренов Э. А., Павлов И. А., Ширеторова В. Г., Ульзетуева И. Д., Раднаева Л. Д., Гармаев Е. Ж. Оценка влияния сбросов Гусиноозерской ГРЭС на термический и гидрохимический режим оз. Гусиное // Экология водоемов-охладителей энергетических станций: Сб. материалов Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием. Чита: ЗабГУ, 2017. С. 57–65.
- Дегтяренко Е. В., Анистратенко В. В. Моллюски континентальных водоемов Северо-западного Приазовья: фаунистический обзор с замечаниями по распространению и экологии // Збірникпраць Зоологічного музею. 2011. № 42. С. 13–57.
- Капшай Д. С., Голованов В. К. Верхняя летальная температура у молоди теплолюбивых видов рыб в зависимости от температуры акклимации // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 3. С. 185–189.
- Корнева Л. Г. Современные инвазии планктонных водорослей // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Рыбинск: ОАО «Рыбинский печатный дом», 2005. С. 47–49.
- Митропольский В. И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и про-

- мерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ: Сб. тр. 1978. Вып. 39 (42). С. 46–48.
- Нехаев И. О., Палатов Д. М. От моря Черного к морю Белому: первая находка инвазийного моллюска *Physella acuta* на крайнем севере Европы // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 3. С. 61–65.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных . М.: Мир, 1977. Т. 2. 571 с.
- Сафронов В. Грунтовые улитки – мелании // Аквариум. 2001. № 3. С. 37–40.
- Силаева А. А. Особенности структуры зообентоса техноэкосистем АЭС и ТЭС // Экология водоемов-охладителей энергетических станций: Сб. материалов Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием. Чита: ЗабГУ, 2017. С. 243–251.
- Сон М. О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья . Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда . Книга 1 / Пер. с англ. М. Д. Гроздовой, Г. И. Рожковой; Под ред. Е. М. Крепса. М.: Мир, 1982. 426 с.
- Яныгина Л. В., Кириллов В. В., Зарубина Е. Ю. Виды-вселенцы в биоценозе водоема-охладителя Беловской ГРЭС (юг Западной Сибири) // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2. № 2. С. 60–68.
- Ben-Ami F., Heller J. Spatial and temporal patterns of parthenogenesis and parasitism in the freshwater snail *Melanoides tuberculata* // J. Evol. Biol. 2005. Vol. 15. P. 138–146.
- Bespalaya Y. V., Bolotov I. N., Aksenova O. V., Kondakov A. V., Gofarov M. Y., Laenko T. M., Sokolova S. E., Shevchenko A. R., Travina O. V. Aliens are moving to the Arctic frontiers: an integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia // Biol. Invasions. 2018a. Vol. 20. P. 2227–2243.
- Bespalaya Yu. V., Bolotov I. N., Aksenova O. V., Gofarov M. Yu., Kondakov A. V., Vikhrev I. V., Vinarski M. V. DNA barcoding reveals joint invasion of two cryptic *Sinanodonta* mussel species (*Bivalvia*: *Unionidae*) into the largest Siberian river. *Limnologica* (in press) // *Limnologica*. 2018b. Vol. 69. P. 94–102.
- Leng M. J., Lamb A. L., Lam H. F., Telford R. J. Palaeoclimatic implications of isotopic data from modern and early Holocene shells of the freshwater snail *Melanoides tuberculata*, from lakes in the Ethiopian Rift Valley // *Journal of Paleolimnology*. 1999. Vol. 21. P. 97–106.
- López-López E., Sedeño-Díaz J. E., Vega P. T., Oliveros E. Invasive mollusks *Tarebia granifera* Lamarck, 1822 and *Corbicula fluminea* Müller, 1774 in the Tuxpam and Tecolutla rivers, Mexico: spatial and seasonal distribution patterns // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4. P. 435–450.
- McKoy S. A., Hyslop E. J., Robinson R. D. Associations between two trematode parasites, an ectosymbiotic annelid, and *Thiara* (*Taberia*) *granifera* (*Gastropoda*) in Jamaica // *Journal of parasitology*. 2011. Vol. 97. P. 828–832.
- Pointier J. P., Samadi S., Jarne P., Delay B. Introduction and spread of *Thiara granifera* (Lamarck, 1822) in Martinique, French West Indies // *Biodiversity and Conservation*. 1998. Vol. 7. P. 1277–1290.

RESISTANCE OF FRESHWATER GASTROPOD MOLLUSK *MELANOIDES GRANIFERA* TO THE EFFECT OF LOW TEMPERATURES

FOMICHEVA
Elena Mikhailovna

*Ph.D., FSBEI HPE P.G. Demidov Yaroslavl State University,
fomalyona@bk.ru*

GORULEV
Pavel Aleksandrovich

*FSBEI HPE P.G. Demidov Yaroslavl State University,
pasha.gorulev@yandex.ru*

Key words:

Melanoides granifera
lower lethal
temperature
acclimation
temperature
survival
invasion

Summary: One of the current environmental problems is the spread of alien species of invertebrates, in particular representatives of tropical water bodies, in unusual environmental conditions. The values of the lower lethal temperature (NLT) for tropical gastropod freshwater mollusk *Melanoides granifera* as a representative of the invasive fauna were experimentally established. NLT was determined at two acclimation temperatures and different exposure times. When the acclimation temperature decreased, there was a decrease in the NLT value and the point of cold death. At 8-hours time of exposure to low temperatures and acclimation at a temperature of +20, the NLT value was + 8.4°C, when acclimated to the water temperature +18 – + 7.3°C. When the exposure time was increased to 168 hours at an acclimation temperature of + 20° C the NLT value was + 13.3 ° C. The study of the dynamics of survival of mollusks at low temperatures showed a natural increase in the percentage of death of individuals with increasing exposure time. However, it was found that they are able to maintain viability for 168 hours in a dried soil with a humidity of 20%. It was noted that during gradual drainage of the soil, mollusks are able to survive with a decrease in soil moisture up to 2%. It was shown that under the action of low temperatures, the probability of mollusk survival in the drying soil is higher than in the watered soil, which is probably due to their transition to a state of biological dormancy. The obtained results indicate that low ambient temperatures in the autumn-winter period can become the main factor limiting the invasion of *Melanoides granifera* into the natural water bodies of the Central Russia.

Received on: 29 August 2019

Published on: 19 December 2019

References

- Alekseev V. R. Physiological and molecular biological mechanisms underlying diapause in aquatic invertebrates, *Ontogenez*. 2010. T. 41. No. 2. P. 83–93.
- Ben-Ami F., Heller J. Spatial and temporal patterns of parthenogenesis and parasitism in the freshwater snail *Melanoides tuberculata*, *J. Evol. Biol.* 2005. Vol. 15. P. 138–146.
- Bespalaya Y. V., Bolotov I. N., Aksenova O. V., Kondakov A. V., Gofarov M. Y., Laenko T. M., Sokolova S. E., Shevchenko A. R., Travina O. V. Aliens are moving to the Arctic frontiers: an integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia, *Biol. Invasions*. 2018a. Vol. 20. P. 2227–2243.
- Bespalaya Yu. V., Bolotov I. N., Aksenova O. V., Gofarov M. Yu., Kondakov A. V., Vikhrev I. V., Vinarski M. V. DNA barcoding reveals joint invasion of two cryptic *Sinanodonta* mussel species (*Bivalvia*: *Unionidae*) into the largest Siberian river. *Limnologia* (in press), *Limnologia*. 2018b. Vol. 69. P. 94–102.
- Boldakov A. M. The influence of heated waters of the Kostroma TPP on the behavior and spatial distribution of fish: Dip. ... kand. biol. nauk. Kostroma, 2003. 197 p.
- Buzin V. A. Zinov'ev A. T. Ice processes and phenomena on rivers and reservoirs. Methods of mathematical modeling and experience in their implementation for practical purposes. Barnaul: Izd-vo OOO «Pyat' plus», 2009. 168 p.
- Degtyarenko E. V. Anistratenko V. V. Molluscs of the continental waters of the North-West Azov maritimes: a faunal review with remarks on distribution and ecology, *Zbìrník prac' Zoologichjchnogo muzeyu*. 2011. No. 42. P. 13–57.

- Golovanov V. K. Smirnov A. K. Kapshay D. S. Final thermopreferendum and upper lethal temperature in juveniles of some freshwater fish species, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2012. No. 2. P. 70–75.
- Golovanov V. K. Temperature criteria of life activity of freshwater fish. M.: Poligraf-Plyus, 2013. 300 p.
- Gurzhapov B. Yu. Cydypov B. Z. Andreev S. G. Ayurzhanayev A. A. Sodnomov B. V. Batocyrenov E. A. Pavlov I. A. Shiretorova V. G. Ul'zetueva I. D. Radnaeva L. D. Garmaev E. Zh. Assessment of impacts of discharges of Gusinoozerskaya Power Plant on thermal and hydrochemical regime of Lake Gusinoe, *Ekologiya vodoemov-ohladiately energeticheskikh stanciy: Sb. materialov Vserop. nauchno-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem*. Chita: ZabGU, 2017. P. 57–65.
- Kapshay D. S. Golovanov V. K. Upper lethal temperature in the young of thermophilic fish depending on the acclimation temperature, *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2013. No. 3. P. 185–189.
- Korneva L. G. Invasions of alien species of planktonic algae into Holarctic freshwaters (review), *Chuzherodnye vidy v Golarktike (Borok-2)*. Rybinsk: OAO «Rybinskiy pechatnyy dom», 2005. P. 47–49.
- López-López E., Sedeño-Díaz J. E., Vega P. T., Oliveros E. Invasive mollusks *Tarebia granifera* Lamarck, 1822 and *Corbicula fluminea* Müller, 1774 in the Tuxpam and Tecolutla rivers, Mexico: spatial and seasonal distribution patterns, *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4. P. 435–450.
- Leng M. J., Lamb A. L., Lam H. F., Telford R. J. Palaeoclimatic implications of isotopic data from modern and early Holocene shells of the freshwater snail *Melanoides tuberculata*, from lakes in the Ethiopian Rift Valley, *Journal of Paleolimnology*. 1999. Vol. 21. R. 97–106.
- McKoy S. A., Hyslop E. J., Robinson R. D. Associations between two trematode parasites, an ectosymbiotic annelid, and *Thiara (Taberia) granifera* (Gastropoda) in Jamaica, *Journal of parasitology*. 2011. Vol. 97. P. 828–832.
- Mitropol'skiy V. I. Observations on the ability of mollusks to tolerate drying and freezing in the coast of the Rybinsk reservoir, *Fauna bespozvonochnyh i usloviya vosproizvodstva ryb v pribrezhnoy zone Verhne-Volzhskikh vodohranilisch: Sb. tr.* 1978. Vyp. 39 (42). P. 46–48.
- Nehaev I. O. Palatov D. M. From the Black Sea to the White sea: the first record of the invasive mollusk *Physella acuta* in the extreme North of Europe, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2016. No. 3. P. 61–65.
- Niel'sen K. Animal physiology. Adaptation and environment. *Kniga 1, Per. s angl.* M. D. Grozdovoy, G. I. Rozhkovoy; Pod red. E. M. Krepsa. M.: Mir, 1982. 426 p.
- Pointier J. P., Samadi S., Jarne P., Delay B. Introduction and spread of *Thiara granifera* (Lamarck, 1822) in Martinique, French West Indies, *Biodiversity and Conservation*. 1998. Vol. 7. P. 1277–1290.
- Prosser L. Comparative animal physiology. M.: Mir, 1977. T. 2. 571 p.
- Safronov V. Ground Snails – *Melania*, *Akvarium*. 2001. No. 3. P. 37–40.
- Silaeva A. A. Features of zoobenthos structure of technoecosystems of Thermal and Nuclear Power Plants, *Ekologiya vodoemov-ohladiately energeticheskikh stanciy: Sb. materialov Vserop. nauchno-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem*. Chita: ZabGU, 2017. P. 243–251.
- Son M. O. Invading mollusks in the fresh and brackish waters of the Northern Black Sea. Odessa: Druk, 2007. 132 p.
- Vaschenko I. M. Workshop on the basics of agriculture. M.: Prosveschenie, 1982. 399 p.
- Vinarskiy M. V. Andreev N. I. Andreeva S. I. Kazancev I. E. Karimov A. V. Lazutkina E. A. Alien mollusk species in the aquatic ecosystems of western Siberia: a review, *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2015. No. 2. P. 2–18.
- Yanygina L. V. Kirillov V. V. Zarubina E. Yu. Invasive species in the biocenosis of the cooling reservoir of Belovo Power Plant (the South of West Siberia), *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy*. 2009. T. 2. No. 2. P. 60–68.



УДК 502.4 (574.1)

АБСОЛЮТНАЯ ЗАПОВЕДНОСТЬ - МЕЧТА, НЕ СТАВШАЯ ЯВЬЮ

КОЛБИН
Василий Анфимович

кандидат биологических наук, кандидат биологических наук, ФГБУ
Государственный заповедник Вишерский 618590 Пермский край,
г. Красновишерск, ул. Гагарина, 36Б, kgularis@mail.ru

Ключевые слова:
заповедники
сохранение природы
сохранение
биологического
разнообразия
история заповедной
системы

Аннотация: В статье кратко рассматривается эволюция деятельности заповедников России с прошлого века по настоящее время. Показан отход от концепций классиков заповедного дела в связи с развитием туризма. Высказывается надежда на возвращение к истокам, поскольку негативные изменения в природе проявляются все сильнее. Приводятся примеры неблагоприятных изменений.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 ноября 2019 года

Подписана к печати: 19 декабря 2019 года

Всякое «хозяйство» по существу своему в корне противоречит идее охраны природы.
профессор Г. А. Кожевников

В апреле 2019 г. на этапе Всероссийского лесного форума, проходившего в г. Пермь, один из докладчиков привел в качестве примера для подражания тот факт, что в США через национальные парки и другие ООПТ проходит порядка 40 миллионов посетителей в год, при этом там сохраняется природа – «бурундуки и олени ходят рядом с людьми». Наивности таких менеджеров от туризма можно только поражаться. На мою реплику о том, что в нацпарках США посетители видят прикормленных (доместицированных) животных, а те организмы, которые не могут сосуществовать рядом с человеком в зонах контакта, уже давно исчезли, докладчик возразил, что «в России скоро вымрут туристы, а вы о животных». Понятно, что такому «аргументу» трудно что-то противопоставить.

По информации National Parks Traveler, в 2009 г. система национальных парков США продемонстрировала рекордное количество посетителей национальных парков и природных заповедников Америки – более 285 миллионов человек (Национальные парки США..., 2019).

То, что российские заповедники – явление чисто русское, широко известно. На основе

идей В. В. Докучаева (1895) и Г. А. Кожевникова (1997, 1999) заповедники создавались как участки, где природа была бы предоставлена самой себе, могла бы «отдохнуть от человека», где действовали бы только процессы естественной саморегуляции. В свое время Ф. Р. Штильмарк писал о том, что в заповедниках природа должна защищаться от людей для блага людей. В этом кроется ключевое отличие русских – советских заповедников от североамериканских национальных парков, которые изначально создавались как места отдыха, где граждане могли бы любоваться природой и платить за это. В результате реализации этой идеи вокруг кемпингов, дорог и троп формируются доместицированные сообщества, которые наивные туристы и российские чиновники, зачавшие на запад перенимать «передовой» опыт, принимают за дикую природу.

Понимание необходимости абсолютной заповедности имелось в среде управленцев на заре создания заповедной системы в 20-х гг. прошлого века и снова как будто вернулось к концу 70-х. В истории заповедников СССР было много всего, ее невозможно отделить от истории страны, благодаря

работам Ф. Р. Штильмарк можно ознакомиться как с событиями, так и с эволюцией воззрений (Штильмарк, 1996, 2014). Но увы, труды рыцарей заповедного дела быстро забываются, а заповедники эволюционируют в противоположную сторону от прекрасной концепции. Возможно, скоро и благородное слово «заповедник» уйдет в историю...

В 20-х гг. XX в. с подписанием В. И. Лениным декрета о заповедниках задачи, поставленные перед новыми природоохранными учреждениями, вполне соответствовали идее абсолютной заповедности. Но в 30-х гг., когда тезис персонажа И. С. Тургенева Евгения Базарова о том, что «природа не храм, а мастерская», был принят на вооружение в государственном масштабе, возобладала идея преобразования природы. Особенно ярким воплощением данной идеи явились концепции «реконструкции фауны» и «вредных и полезных видов». В это время многие заповедники стали своего рода питомниками, где одни виды разводились в ущерб другим. Но некоторые результаты были весьма наглядны, и ими можно гордиться: теперь широко известно, что чуть ли не половина бобров России ведут свою родословную из Воронежского заповедника, где технология их разведения была отработана.

К счастью, к началу 70-х гг. пришло понимание того, что в заповедниках должна охраняться экосистема в целом, а не избранные виды. Фактически произошло возвращение к истокам. В 1983 г., когда я начинал работать в Комсомольском заповеднике, на старой территории которого до начала 70-х работал Ф. Р. Штильмарк, данная ООПТ фактически соответствовала идее абсолютной заповедности. Браконьерство было минимальным, а высокое начальство не знало в заповедник дороги. Многие заповедники Сибири и Дальнего Востока того периода соответствовали критериям заповедности в еще большей степени.

Новое расшатывание заповедной системы в какой-то степени проявилось с появлением биосферных заповедников, в которые стали преобразовываться с подачи Академии наук и Госкомгидромета СССР некоторые старые заповедники в середине 70-х гг. При этом фактическое понижение статуса ООПТ (понижение степени сохранения территории) стало восприниматься администрациями этих заповедников и в руководящих ведомствах как повышение. Директор Окского биосферного заповедника С. Г. Приклонский в 80-х гг. на одном совещании обозначил биосферные

заповедники как «заповедники-генералы». Понятно, откуда возникало такое мнение: в биосферные заповедники Госкомгидрометом ставились станции фонового мониторинга, поступало дополнительное финансирование, как правило, имелись большие научные отделы..., а кто получает больше денег – тот и генерал. Тот факт, что для биосферных заповедников подразумевалось зонирование территории, которая ранее вся была полностью неприкосновенной, не бралась во внимание. Ф. Р. Штильмарк отмечал, что «биосферные станции», как элементы глобальной сети, должны были создаваться заново, а не проводиться преобразование в них действующих заповедников, и статус ООПТ должен ранжироваться однозначно: высшая степень – природный заповедник, далее биосферный резерват, национальный парк и т. д. Конечно, если рассматривать тот же Воронежский заповедник или Приокско-Тerrasный, то можно сказать, что они всегда были скорее опытными станциями, чем эталонами природы, поэтому преобразование их в биосферные резерваты вполне оправданно. Но относительно крупных сибирских или уральских природных заповедников этого сказать нельзя.

Теперь, открывая многие общероссийские сборники по заповедной науке, не устаешь удивляться, как быстро вместо привычных русских заповедников там стали фигурировать резерваты.

В настоящее время из 111 заповедников РФ 35 уже имеют сертификат ЮНЕСКО и гордятся понижением своего статуса.

Восхищает и то, что заповедный бомонд, не задумываясь, расстается со словом «заповедник», меняя его на безликий «резерват». Теперь заповедные люди становятся «резерватными», как индейцы США. Я уже писал об этом (Колбин, 2019), хотя переход на употребление привычного для всего мира слова, вероятно, честнее: если нет заповедности в старом российском понимании, то нет и заповедников.

Слово «заповедник» подразумевает полную недоступность территории для посторонних. Это храм природы, на вратах которого должно быть начертано «Заповедано – не тронь».

Даже во времена СССР некоторые ООПТ только назывались заповедниками, как, например, «Столбы» возле г. Красноярск. Понятно, что чисто декоративный объект возле крупного города, который посещают сотни тысяч туристов в год, не должен был назы-

ваться заповедником, чтобы не дискредитировать идею. Но во времена его создания об этом не задумывались. Такое размывание понятий уже привело к тому, что теперь многие поверхностные журналисты легко называют заповедниками любые ООПТ от заказников до национальных парков США, где зачастую даже продаются путевки на охоту.

Конечно, туристы и волонтеры в заповедниках не наносят глобального вреда. Воздействие посетителей несравнимо с вырубкой леса или добычей полезных ископаемых, которое могло бы быть в том случае, если земли не принадлежали заповеднику. Но почему-то именно теперь, когда стали культивировать туризм на ООПТ, наглядно проявляются негативные процессы в нашей природе. Я как орнитолог еще 15 лет назад не мог представить, что с болот и лугов исчезнут овсянки-дубровники *Ocyris aureolus*, а в лесу не встретишь овсянку-ремеза *Ocyris rusticus*. Конечно, основные беды с этими мелкими видами происходят на местах зимовки в Юго-Восточной Азии, но сокращается численность и оседлых видов: самый наглядный пример – сокращение численности банальной лесной синицы – пухляка *Parus montanus*, которое выявилось по всей России (Преображенская, 2018). В то же время сейчас в стране действует федеральная программа «О развитии туризма и сохранении биологического разнообразия». Вероятно, авторы данного проекта не особо задумывались, что одновременно можно развивать только одно из этих направлений. Получается как в басне Крылова: лебедь рвется в облака, а щука тянет в воду... Если для развития туризма необходимо затрачивать массу усилий на создание инфраструктуры и поддержание ее (часто затраты не окупаются даже в долгосрочной перспективе), то главное мероприятие для сохранения биоразнообразия – отсутствие мероприятий: только охрана и ненавязчивое наблюдение. Нужно просто дать природе жить самой без активной деятельности возомнившей о себе многое «голой обезьяны», если использо-

вать терминологию Десмонда Морриса.

Простой пример: до начала строительства домов для посетителей на кордоне Лыпья Вишерского заповедника в начале лета здесь ежегодно токовали дупели *Gallinago media*. Теперь птиц уже не услышать. Наверное, подобных примеров можно найти по заповедникам России множество. Но ведь нужно любой ценой развивать туризм... В 90-е годы некоторые горячие головы даже предлагали все заповедники превратить в национальные парки, так что окончательно похоронить их не трудно, достаточно подкинуть идею соответствующему чиновнику. Поневоле вспоминается А. В. Малиновский, по милости которого к 1954 г. от 120 заповедников СССР осталось 40 и площадь их сократилась в 10 раз (Штильмарк, 2014).

Очевидно, что туризм внутри страны нужен, и от этого тренда никуда не деться, «дикий» городской человек должен получать какое-то представление об окружающем мире и отдыхать в своей стране. Но для этой цели вполне достаточно использовать национальные и природные парки, сеть которых сейчас активно развивается и они по умолчанию предназначены для туризма. Да и мало ли в России красивых мест, где нет никаких ООПТ. А заповедники должны оставаться такими, какими их представляли наши экологические классики, и «заповедность» не должна превратиться в несбывшуюся мечту.

Все идеи, воспроизведенные в данном сообщении, в свое время высказывались Ф. Р. Штильмарком и другими классиками русской заповедной науки (Реймерс, Штильмарк, 1978; Кожевников, 1997; 1999; Штильмарк, 2001, 2004). Я пытаюсь ретранслировать их в свете современных веяний, имея слабую надежду, что маятник эволюции российских заповедников снова пойдет в благоприятном для сохранения природы направлении. Но увы, пока на ум приходит горестное высказывание Василия Михайловича Пескова: «Заповедники – это наш Сталинград».

Библиография

- Докучаев В. В. Об устройстве естественно-исторической степной станции на юге России // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1895. № 5. Проток. С. 3.
- Кожевников Г. А. О необходимости устройства заповедных участков для охраны русской природы // Этико-эстетический подход в охране дикой природы и заповедном деле. К.: КЭКЦ, 1997. С. 81–91.
- Кожевников Г. А. Охрана природы в разных странах в связи с вопросом о постановке этого дела в России // Этико-эстетический подход в охране дикой природы и заповедном деле. К.: КЭКЦ, 1999. С. 243–255.

- Колбин В. А. Менуэт вокруг Юнеско // Охота и рыбалка. 21 век. 2019. № 5. С. 36–41.
- Преображенская Е. С. Динамика численности лесных зимующих птиц Европейской России (по данным программ «Парус» и «Евроазиатский рождественский учет») // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.): Тезисы докладов. Тверь, 2018. С. 266.
- Реймерс Н. Ф., Штильмарк Ф. Р. Особо охраняемые природные территории . М.: Мысль, 1978. 295 с.
- Штильмарк Ф. Р. Историография российских заповедников (1895–1995) . М.: Логата, 1996. 340 с.
- Штильмарк Ф. Р. Абсолютная заповедность последний оплот реальной охраны дикой природы // Гуманитарный экологический журнал. 2001. Т. 3. Спецвыпуск. С. 111–113.
- Штильмарк Ф. Р. Нет экотуризму в заповедниках // Гуманитарный экологический журнал. 2004. Т. 6. Вып. 1. С. 19–20.
- Штильмарк Ф. Р. Заповедное дело России: Теория, практика, история . М.: ООО КМК, 2014. 1080 с.
- Национальные парки США и Калифорния побили рекорд посещаемости // Туризм.ру. URL: http://www.turizm.ru/usa/articles/nacionalnye_parki_ssha_i_kaliforniya_pobili_rekord_poseshhaemosti/ (дата обращения: 05.11.2019).

THE ABSOLUTE INVIOLABILITY OF NATURE RESERVES - A DREAM THAT HAS NOT COME TRUE

KOLBIN

Vasily Anfimovich

Vishersky nature reserve, kgularis@mail.ru

Keywords:

nature reserves
nature conservation
biodiversity conservation
history of reserve system

Summary: The article briefly discusses the evolution of the activity of nature reserves in Russia from the last century to the present. A departure from the concepts of the classics of conservation in connection with the development of tourism is shown. The hope for a return to the roots is expressed, as negative changes in nature are manifested more and more. Examples of adverse changes are given.

Received on: 05 November 2019

Published on: 26 December 2019

References

- Dokuchaev V. V. About the device of natural-historical steppe station in the South of Russia, Trudy Sankt-Peterburgskogo obschestva estestvoispytateley. 1895. No. 5. Protok. P. 3.
- Kolbin V. A. Minuet around UNESCO, Ohota i rybalka. 21 vek. 2019. No. 5. P. 36–41.
- Kozhevnikov G. A. About the need for the device of reserved areas for the protection of Russian nature, Etiko-esteticheskiy podhod v ohrane dikoy prirody i zapovednom dele. K.: KEKC, 1997. P. 81–91.
- Kozhevnikov G. A. Nature protection in different countries in connection with the issue of setting this case in Russia, Etiko-esteticheskiy podhod v ohrane dikoy prirody i zapovednom dele. K.: KEKC, 1999. P. 243–255.
- Preobrazhenskaya E. S. Dynamics of the number of forest wintering birds in European Russia, Pervyy Vserossiyskiy ornitologicheskiy kongress (g. Tver', Rossiya, 29 yanvarya – 4 fevralya 2018 g.): Tezisy dokladov. Tver', 2018. P. 266.
- Reymers N. F. Shtil'mark F. R. Specially protected nature areas. M.: Mysl', 1978. 295 p.
- Shtil'mark F. R. Absolute conservation is the last stronghold of real wildlife protection, Gumanitarnyy ekologicheskiy zhurnal. 2001. T. 3. Specvypusk. P. 111–113.
- Shtil'mark F. R. Activity of nature reserves of Russia: Theory, practice, history. M.: OOO KMK, 2014. 1080 p.
- Shtil'mark F. R. Historiography of Russian nature reserves. M.: Logata, 1996. 340 p.
- Shtil'mark F. R. No for eco-tourism in nature reserves, Gumanitarnyy ekologicheskiy zhurnal. 2004. T. 6. Vyp. 1. P. 19–20.
- U.S. and California national parks break attendance record, Turizm.ru. URL: http://www.turizm.ru/usa/articles/nacionalnye_parki_ssha_i_kaliforniya_pobili_rekord_poseshaemosti/ (data obrascheniya: 05.11.2019).



УДК 929

ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В МИРЕ И В СССР/РФ 2. ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В СССР/РФ

ЧЕРЛИН

Владимир Александрович

*д. б. н., Дагестанский государственный университет,
ул. М. Гаджиева, д. 43-а. Республика Дагестан, г. Махачкала
367000, cherlin51@mail.ru*

Ключевые слова:

термобиология
рептилии
история исследования
биологи
публикации

Аннотация: В статье описывается история и закономерности исследований по термобиологии рептилий в СССР/РФ. Первые работы на эту тему были опубликованы в начале 30-х годов XX в., т. е. примерно на 100 лет позже, чем за рубежом. Дается их общий анализ вплоть до настоящего момента. Самые первые серьезные публикации по этой теме в СССР, датируемые первой половиной 30-х – началом 40-х годов XX в., сразу несли на себе отпечаток классической российской биологической школы, стали серьезным, но еще недостаточно оцененным вкладом в термобиологию рептилий и в биологическую науку в целом. Именно публикации И. Д. Стрельникова, А. В. Рюмина, А. М. Сергеева, В. В. Черномордикова, С. С. Либерман и Н. В. Покровской можно по праву считать историческим началом этого направления биологических исследований.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 31 Марта 2019 года

Подписана к печати: 26 декабря 2019 года

ВВЕДЕНИЕ

Исследования по термобиологии рептилий начались в России примерно на 100 лет позже, чем за рубежом. В России по географическим и климатическим причинам рептилии распространены намного меньше, чем в тропиках, и они занимали явно меньше места в жизни человека, интерес к ним также был существенно ниже. И если в XIX в. исследования в области зоогеографии и систематики уже велись в связи с экспедиционным изучением территории Азии, Кавказа и зарубежных стран, то исследования по физиологии и другим направлениям, требующим наличия достаточно большого количества доступных живых животных и умения их хоть как-то содержать в неволе, были для россиян практически недоступны. Поэтому и научные исследования по термобиологии рептилий начались в России позже, чем за рубежом (точнее, впервые – в СССР в середине XX в.).

Но в отличие от зарубежных стран, эти исследования начались в СССР уже на фоне

высокого уровня развития физиологии, экологии и других направлений, традиционно развитых в нашей классической российской/советской науке. Советские ученые были в той или иной степени последователями и/или прямыми учениками виднейших представителей классической русской научной биологической школы – К. Ф. Рулье, И. П. Павлова, Н. Е. Введенского, П. А. Мантейфеля, М. А. Мензбира, А. Н. Северцова, А. Н. Формозова, С. И. Огнева, Б. С. Матвеева, И. И. Шмальгаузена, Д. Н. Кашкарова, а чуть позже – Г. А. Новикова, Н. П. Наумова и др. Все они отличались широчайшим научным кругозором и огромным вниманием к общебиологическим проблемам, к эволюционным аспектам биологии, внимательнейшим отношением к изучению экологии, образа жизни, к натуралистическим наблюдениям, общим закономерностям экологии, методам экологических и физиологических исследований и т. п. Именно эти столпы биологии направляли молодых, активных исследователей, корректируя их работу, придавая ей особую значимость, давая возможность

поднимать ее до общебиологических высот. Поэтому при сборе, накоплении, обработке и анализе первичного материала у них проявлялась направленность к углубленному общебиологическому осмыслению своих работ, начиная с самого начала – с постановки изначальной задачи исследования. Исходя из этого, как ни парадоксально, все работы того времени, хоть и были самыми началами термобиологии рептилий в СССР, но даже если они касались частных вопросов, то несли на себе отчетливый отпечаток классической биологической школы, проводили глубокий общебиологический анализ результатов, описывали серии специально поставленных экспериментов, пытались «вписать их в ткань» эволюционного понимания мира. Хотя общая доля этих работ в мировой базе научной литературы по термобиологии рептилий очень маленькая, но их научная значимость достаточно высока. И чем дальше развиваются исследования, тем больше становится понятно, как много в этих старых работах блестящих, еще недооцененных идей. Таким образом, как ни странно, именно этот начальный период изучения термобиологии рептилий в СССР характеризовался, помимо простого накопления данных, глубоким экспериментальным, аналитическим и общебиологическим подходом к проблеме.

ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В СССР И РФ

Вначале нужно определиться с тем, какие элементы публикаций мы будем в данном анализе принимать за признаки изучения термобиологии рептилий. Далеко не все ранние исследователи этой темы в СССР занимались специальной, тем более экспериментальной работой в этом направлении. Подавляющее большинство в своей полевой экологической работе, встречая рептилий, иногда указывали температурные условия среды при этих встречах, еще реже – температуры тела. Все такого рода публикации, даже с единичными упоминаниями об измерении температур в связи с рептилиями, мы включаем в работы, касающиеся их термобиологии.

Как уже было сказано, доля нашей страны в общем количестве публикаций по термобиологии рептилий составляет не более 10 % (рис. 1). Но зачастую они являются важными в понимании многих биологических закономерностей.

За период с начала 1930-х по конец 1940-х гг. нам известно в СССР всего около 30 публикаций. Это были первые опубликованные материалы, касающиеся различных аспектов биологии рептилий, связанных с температурой.

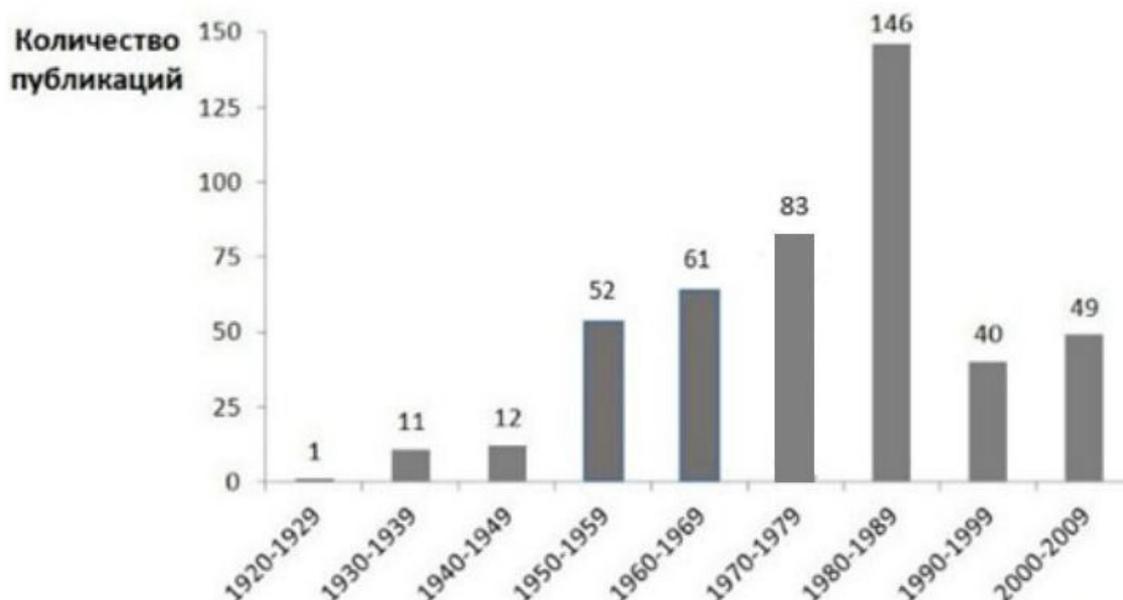


Рис. 1. Количество известных автору научных публикаций в СССР, а затем в Российской Федерации, касающихся термобиологии рептилий и ближайших смежных областей, по десятилетиям

Fig. 1. The number of scientific publications in the USSR and then in the Russian Federation concerning the thermal biology of reptiles and the adjacent fields, by decades

И здесь особо следует отметить серию статей замечательного, разностороннего, энциклопедически образованного биолога Ивана Дмитриевича Стрельникова (рис. 2), который был учеником и соратником Петра Францевича Лесгафта и Сергея Ивановича Метальникова, учился и некоторое время

работал в лабораториях у Ильи Ильича Мечникова и Томаса Моргана, плотно общался с Иваном Петровичем Павловым (Черлин, 2018). Его интересовали не просто описания жизни животных, но, что важно, – причины того, почему животные живут именно так.

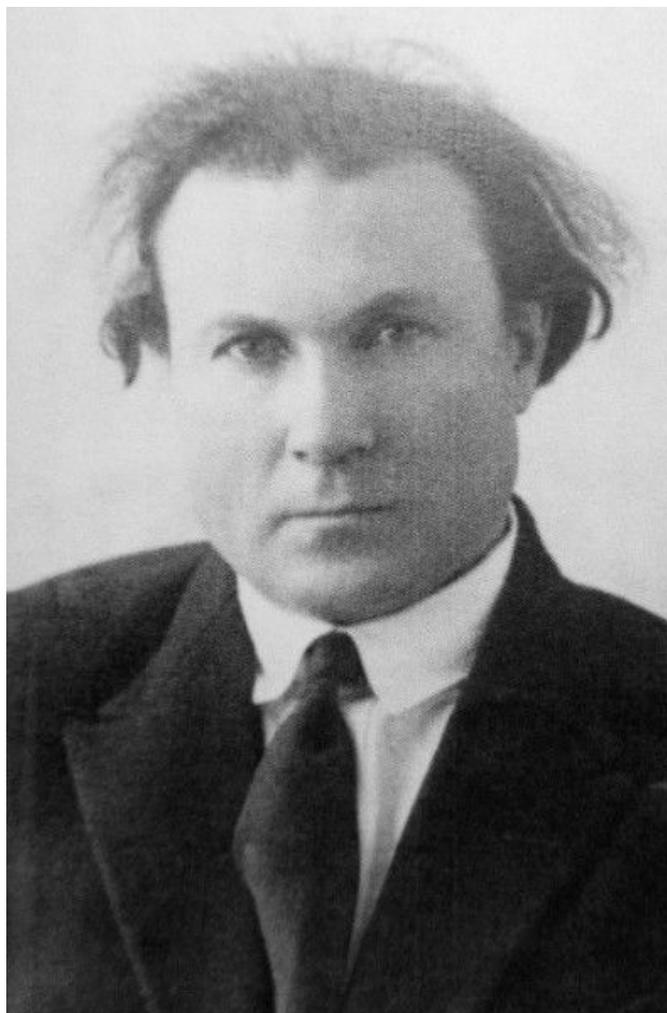


Рис. 2. Иван Дмитриевич Стрельников, 1931 г. (Стрельникова и др., 2017, с. 88)

Fig. 2. Ivan Dmitrievich Strelnikov, 1931. (Strelnikova et al., 2017; p. 88)

Безусловно интересны его публикации о влиянии температурных факторов среды на температуру тела, физиологию и образ жизни животных. Первыми животными, с которых начал свои исследования Иван Дмитриевич Стрельников, были насекомые. Первая статья, которая была им опубликована по теме влияния солнечного излучения на температуру тела насекомых, вышла в 1931 г. (Strelnikov, 1931). В дальнейшем интересы Ивана Дмитриевича расширились до изучения пойкилотермных (эктотермных), в состав которых вошли и рептилии, а также гомойотермных (эндотермных) животных.

Первая статья, в которой И. Д. Стрельников использовал кроме насекомых еще и репти-

лий – ушастых круглоголовков *Phrynocephalus mystaceus*, сетчатых ящурок *Scapteira* (ныне *Eremias*) *grammica* и сцинковых гекконов *Teratoscincus zarudnyi* (ныне *Teratoscincus scincus*), появилась в 1934 г. (Стрельников, 1934). В ней он изучил влияние солнечного света на температуру тела животных, в том числе и рептилий, на ст. Репетек в пустыне Каракум. Он определил, в каком режиме происходит повышение температуры тела у пресмыкающихся под воздействием инсоляции в специальных экспериментах, описал динамику этого процесса, влияние на нее напряженности инсоляции, состояния погоды, облачности, ветра, запыленности атмосферы, положения тела, изменений окраски

покровов, отметил значение черной выстилки внутренней полости тела и т. п. Также он исследовал и режимы охлаждения тела, включая транспирацию с покровов.

В исследованиях Ивана Дмитриевича Стрельникова важно отметить два обстоятельства:

Ученый обращал внимание именно на температуру тела исследуемых животных. Дело в том, что вплоть до начала 1940-х гг. большинство зарубежных исследователей, изучая связь жизнедеятельности рептилий с температурными условиями и пытаясь определить их температурные предпочтения, обращали внимание прежде всего на температуру среды. И даже в термоградиент-приборах изучали «термотактильный» оптимум, т. е. предпочитаемую температуру почвы (Herter, 1941). Но И. Д. Стрельников, параллельно с А. М. Сергеевым (Сергеев, 1939), понял значение именно температуры тела в биологии этих животных.

И. Д. Стрельников изучал температуру тела животных «в состоянии активной жизни». Очень важно, что он обратил внимание на то, что температуру тела надо измерять именно «в состоянии активной жизни», что соответствует состоянию полной активности (Либерман, Покровская, 1943; Черлин, 2013, 2014а), normal activity (Cowles, Bogert, 1944).

Поражает масштаб исследований И. Д. Стрельникова, касающихся отношения животных к температуре, его анализ энергетического обмена животных организмов со средой. Иван Дмитриевич произвел более 30 тысяч измерений температуры тела у прямокрылых, сетчатокрылых, клопов, жуков, бабочек, мух, перепончатокрылых, рептилий – змей и ящериц, наземных моллюсков и др. Изучал он и влияние солнечного излучения на температуры растений. Исследовал связь температуры тела животных с напряжением солнечного излучения, его качеством, состоянием атмосферы, углом падения и т. п. Кроме того, он постулировал, что температура тела является функцией совместного действия разных факторов среды, влияющих на животное. Исследования он проводил от Арктики (Кольский полуостров) и Ленинградской области, через Калмыцкие и прикаспийские степи, устье Терека, Эльбрус (2000–4250 м над у. м.), до полупустынь Азербайджана и пустыни Каракум (Черлин, 2018).

В исследования И. Д. Стрельникова были «встроены» разные животные, в том числе и рептилии. Описанные им принципы и закономерности взаимосвязи экологии

животных с солнечным излучением и температурой тела напрямую касались и насекомых, и рептилий. Поэтому, на наш взгляд, можно с полной уверенностью сказать, что Иван Дмитриевич Стрельников стоял в ряду отцов-основателей двух новых для того времени научных направлений – физиологической экологии и термобиологии животных (их термальной экологии в частности). Поэтому, безусловно, можно считать его одним из самых значимых пионеров термобиологии рептилий.

Это сейчас для ученых многие положения, которые подробно и обстоятельно разобрал И. Д. Стрельников, кажутся «само собой разумеющимися», «интуитивно понятными», естественными, как будто знание о них существовало всегда. Но не надо забывать о тех, кто своим подвижническим трудом добывал для нас эти базовые знания, на которых сейчас зиждутся наши исследования! Простота, «обычность» и естественность их выводов – не причина для нас пренебрегать ими и забывать о них. Они были первыми, и свои работы начинали практически с нуля! А это – безусловное основание их уважать и всегда помнить о них!

Чрезвычайно интересна работа Александра Владимировича Рюмина (1939) (рис. 3). Эта статья – изложение материалов его дипломной работы 1936 г. по окончании МГУ. Она включает гигантский экспериментальный материал по изучению различных сторон термобиологии (температуры активности, «оптимальные» температуры, максимальные и минимальные границы температурной выносливости у рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих), и все это на разных стадиях онтогенеза у всех этих групп животных, начиная с икры рыб и амфибий, яиц рептилий и птиц и т. п. Следует указать, что руководителями его работы были такие классики нашей зоологии, как профессора Б. С. Матвеев и П. А. Мантейфель, а помощниками – профессор В. В. Алпатов, Н. И. Калабухов (рис. 4) и А. М. Сергеев. В своей работе А. В. Рюмин впервые доказал, что у позвоночных животных с повышением уровня общей организации усиливается направленность на стабилизацию повышенной температуры тела, т. е. описал принцип стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных. Также он, параллельно с основной темой статьи, говорил о «потенциальной теплокровности» рептилий, т. е. о том, что при активности они имеют высокую температуру тела.



Рис. 3. Александр Владимирович Рюмин, 1940-е гг. (Червяцова, 2009)

Fig. 3. Alexander Vladimirovich Ryumin, 1940s (Chervyatsova, 2009)



Рис. 4. Николай Иванович Калабухов
Fig. 4. Nikolay Ivanovich Kalabukhov

Работа Алексея Михайловича Сергеева (рис. 5) (Сергеев, 1939; Васильев, Васильева, 2012) также очень интересна и важна. Помимо конкретных данных по температурам тела у ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus*, закаспийской круглоголовки *Ph. raddei*, степной агамы *Trapelus sanguinolentus*, сетчатой ящурки *Eremias grammica* и среднеазиатской черепахи *Agrionemys horsfieldi*, А. М. Сергеев обратил внимание на ряд важнейших закономерностей, которые проходили мимо его современников: в частности, он, вслед за А. В. Рюминым, утверждал, что рептилии в период активности имеют высокие температуры тела. При этом, хотя эта статья вышла в том же 1939 г., что и работа А. В. Рюмина, о которой мы говорили выше, но в ней А. М. Сергеев специально указывал, что идея «потенциальной теплокровности пресмыкающихся в период активной деятельности» принадлежит именно А. В. Рюмину (Сергеев, 1939, с. 49). Исследуя биологию пресмыкающихся, он также обращал внимание на весь, полный суточный цикл активности этих животных, уделяя серьезное внимание и изучая термальные условия в такие скрытные периоды, как дневной сон (нахождение в дневном убежище) и ночной сон (нахождение

в ночном убежище). Он также обратил внимание на важность суточного перепада температур.

В это же время появилась и первая специальная экспериментальная работа, посвященная физиологическим проблемам переохлаждения у рептилий (Родионов, 1938).

Кроме того, с конца 1920-х и в 1930-е гг. был ряд публикаций, которые вряд ли можно назвать напрямую связанными с темой термобиологии рептилий, но которые ее однозначно косвенно касались, описывая условия среды в местах обитания разных видов рептилий фауны юга СССР, в частности – Средней Азии, режимы активности этих животных, их биотопическое распределение, элементы терморегуляционного поведения и т. п. (Кашкаров, Курбатов, 1929; Кашкаров, 1935, 1938; Кашкаров, Коровин, 1936; Захидов, 1938; Андрушко и др., 1939; Пестинский, 1939; Ралль, 1939). Иногда там встречались эпизодические измерения температур среды.

Работа А. В. Рюмина (1940) продолжила и развила его же идею (Рюмин, 1939) о направленности на стабилизацию высокой температуры в эволюции позвоночных. В ней он подвел под свою идею твердую теоретическую базу.

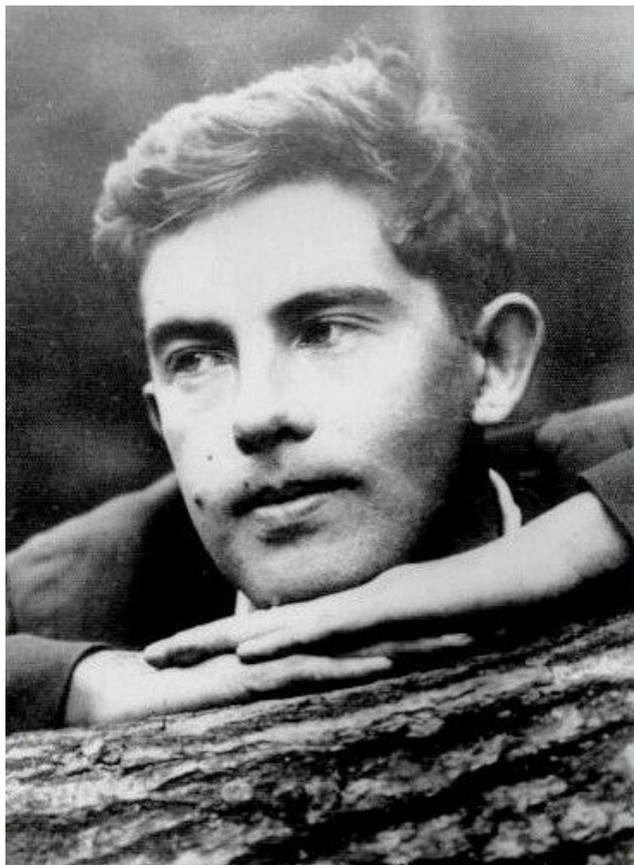


Рис. 5. Алексей Михайлович Сергеев (http://vov.bio.msu.ru/res/Dictionary_PAGE307/227.jpg)
Fig. 5. Alexey Mikhaylovich Sergeev (http://vov.bio.msu.ru/res/Dictionary_PAGE307/227.jpg)

Чрезвычайно интересной и важной является публикация Серафимы Соломоновны Либерман и Нины Викторовны Покровской (1943) (рис. 6) по биологии прыткой ящерицы.

В этой статье авторы в очень корректно выполненных полевых и лабораторных исследованиях впервые четко выявили температурные предпочтения у ящериц, определили ряд важных понятий, терминов и закономерностей (Черлин, 2014б). Они впервые четко выделили активное состояние и разделили его на состояния полной и неполной активности, что оказалось методически очень перспективно и биологически корректно. Также они впервые применили важный показатель – температуры тела при полной активности. В их работе четко продемонстрировано, что, нагревшись утром, ящерицы всю дальнейшую часть дня, т. е. весь период полной активности, удерживают температуру тела примерно на одном высоком уровне. В статье есть и другие методические и теоретические новации, описанные в работе В. А. Черлина (2014б), специально посвященной анализу этой статьи. Работа С. С. Либерман и Н. В. Покровской, выполненная под непосредственным руководством и

кураторством А. М. Сергеева, а также профессоров А. Н. Формозова и Б. С. Матвеева, явно опередила свое время.

В этой связи поражает определенное сходство по ряду направлений двух «базовых», «пионерных» работ, появившихся с интервалом всего в один год: С. С. Либерман и Н. В. Покровской (1943), с одной стороны, и R. V. Cowles и С. М. Bogert (1944), с другой стороны. В частности, и одна, и другая пара авторов практически в одно и то же время и независимо друг от друга выделили статусы активности у рептилий (неактивное и активное состояния, последнее из которых разделяется, в свою очередь, на полную и неполную активность). Но, лишь упомянув о важности этого методического подхода, обе пары авторов не дали статусам активности четких научных определений, не акцентировали внимания на том, что в методическом плане при изучении температур тела в активности и при определении ряда важнейших термобиологических показателей их обязательно необходимо учитывать. Хотя из словесного описания методики в обеих статьях очевидно, что сами авторы строго этого придерживались (Черлин, 2014б). Есть и еще



Рис. 6. Серафима Соломоновна Либерман (слева) и Нина Викторовна Покровская (справа). Звенигород, весна 1941 г. (фотография из архива Марины Либерман)

Fig. 6. Serafima Solomonovna Liberman (left) and Nina Viktorovna Pokrovskaya (right). Zvenigorod, spring 1941. Photo from the archive of Marina Liberman

одна общая черта у этих двух статей: из-за отмеченной нами нечеткости в изложении и отсутствия смысловых акцентов упомянутые в них и отмеченные выше важнейшие методические и теоретические аспекты термобиологии рептилий не были замечены их научными последователями и оказались на долгие годы забыты.

Экспериментальное исследование Виктора Венециановича Черномордикова (рис. 7) (Черномордиков, 1943; Московские герпетологи, 2003) показало, что некоторые рептилии, в частности змеи, не все время стремятся поддерживать температуру тела на высоком уровне. Он показал, что для рептилий нужны и периоды с пониженной температурой. По его мнению, отчасти это связано с необходимостью поддерживать в оптимальном режиме деятельность основных ферментов, температурный оптимум которых у пойкилотермных рептилий располагается между низкими значениями у рыб и амфибий и высокими – у гомойотермных млекопитающих (что на самом деле не совсем так – обзор температурных оптимумов работы разных ферментов у различных животных см.: Черлин, 2012). В другой его экспериментальной работе (Черномордиков, 1947) делается вывод о том, что у некоторых

змей режим суточной активности определяется в значительной степени эндогенными причинами и не напрямую связан с суточной динамикой температурных условий среды.

В работе Д. Л. Гэнн (1944) приводятся результаты анализа механизмов связи температур тела и условий среды у беспозвоночных и позвоночных пойкилотермных животных (температура, влажность, относительная поверхность и масса тела, транспирация с покровов и т. п.). Основная цель статьи – анализ факторов, определяющих температуру тела пойкилотермных животных. Автор тоже подтверждает, что некоторые рептилии посредством разнообразных поведенческих реакций и приемов: изменения поз, положения тела, окраски и т. п., – поддерживают относительно высокую и постоянную температуру тела.

В статьях И. Д. Стрельникова (1944, 1948) рассматривается значение солнечной радиации в поддержании рептилиями необходимой температуры в условиях высокогорий, где температура воздуха снижена. Специальные эксперименты ставятся для выяснения механизмов нагревания туловища у ящериц, значения ряда морфолого-физиологических особенностей организма, движения и т. п. Обращается внимание на значимость тепло-



Рис. 7. Виктор Венецианович Черномордиков
(http://vov.bio.msu.ru/res/DictionaryAttachment/164/DOC_FILENAME/ист.зоом.-10001.jpg)
Fig. 7. Viktor Venetsianovich Chernomordikov

вого солнечного излучения в регуляции температуры тела.

Кроме того, И. Д. Стрельников изучал суточную динамику температуры тела у многих отмеченных видов животных. Он привел чрезвычайно интересный и показательный рисунок, сведя на нем суточный ход температуры тела разных пойкилотермных животных в различных ландшафтах (также упомянутых выше). Его данные показали, что подавляющее большинство данных по температурам тела у самых разных животных (и насекомых, и рептилий, и млекопитающих) в различных климатических условиях (по его выражению – «в разных ландшафтах», т. е. от Арктики и высот Эльбруса до Каракумов) при активной жизни укладываются в диапазон температур примерно 35–38°. Происходит это за счет солнечного излучения, и температура тела может в отдельных случаях превышать температуру воздуха на 30° и более. Из своих исследований еще в середи-

не сороковых годов прошлого века он сделал замечательный вывод: «Высшие формы беспозвоночных и позвоночных животных живут и активно действуют при температуре тела в среднем 36–38°; низшие формы позвоночных и беспозвоночных животных живут при более низкой температуре тела. Водные животные существуют и развиваются при температуре среды около 0° и даже ниже» (Стрельников, 1948, с. 151). И далее: «Во всех рассмотренных ландшафтах пойкилотермные животные в состоянии активного движения, как и активной жизни, под действием солнечной радиации имеют среднюю температуру тела около 35–38° с значительными колебаниями вверх и вниз под действием сочетания разнообразных экологических факторов» (Стрельников, 1948, с. 153). «В результате взаимодействия многообразных экологических факторов в различных ландшафтах получается такое их сочетание, которое во всех ландшафтах образует

сходный эффект и дает сходные тепловые условия внутренней среды пойкилотермных наземных животных в периоды активной их жизни» (Стрельников, 1948, с. 153). Другими словами, при активной жизни температура тела у пойкилотермных и гомойотермных животных практически одинакова.

В своих опытах И. Д. Стрельников, в отличие от подавляющего числа зарубежных ученых, последовательно изучает влияние разных температурных факторов на температуру тела рептилий, выделяет особое значение солнечного теплового излучения в жизни пойкилотермных животных (насекомых и рептилий), механизмы, формы и принципы его воздействия. Опыты были поставлены очень четко, и поэтому представляют большой научный интерес. Кроме того, это была не просто констатация определенных фактов. Полученные опытным путем материалы Иван Дмитриевич рассматривал с точки зрения их значения в экологии животных. Скорости нагревания и остывания, значение цвета, позы животных, положения их тела относительно солнечных лучей, влияние скорости ветра, состояния атмосферы (запыленности, влажности воздуха) на интенсивность воздействия инсоляции на животных, относительное влияние температур среды и инсоляции на температуру тела – те аспекты, которые он рассматривал и привязывал их к жизни животных в условиях конкретных биотопов. Он показал, что именно солнечное излучение позволяет некоторым ящерицам жить высоко в горах, поддерживая благодаря инсоляции температуру тела выше 30° даже при том, что температура воздуха в то же время и в том же месте составляет всего 3–4°.

Проблемам приспособления рептилий к высоким температурам пустынь посвящена статья И. Ф. Андреева (1948), в которой он привел единичные измерения температур тела некоторых пустынных рептилий, правда, без учета форм активности.

Чрезвычайно интересна статья Л. Г. Динесмана (1949). В ней автор рассматривает формальную связь распространения разных видов рептилий с зональностью в интенсивности солнечной радиации. Кроме того, он изучает проницаемость инсоляции сквозь покровы и, главное, сквозь брюшину рептилий, которая в большей или меньшей степени содержит меланин, препятствующий прохождению излучения. В отдельных местах перитонеума меланин скапливается, образуя черные пятна, полностью адсорбирующие излу-

чение и прикрывающие важнейшие органы, защищая их от поражения. Так, у ушастых круглоголовок *Phrynocephalus mystaceus* из северных пустынь весь перитонеум пигментирован и имеет более или менее темно-серую или почти черную окраску. У тех же ящериц из пустынно-степной зоны также пигментирован весь перитонеум, но полностью черный цвет расположен в хвостовой части тела, на спине вдоль позвоночника и на брюшной стороне. Было исследовано несколько видов ящериц из разных природных зон и установлено, что чем более интенсивная солнечная радиация присутствует в местах обитания ящериц, тем темнее окраска перитонеума и тем большую площадь занимают совершенно черные пятна, закрывающие гонады и область позвоночника.

Помимо этих более или менее специальных работ, были и публикации, косвенно касающиеся температурных аспектов биологии рептилий (Кашкаров, 1945; Ишунин, 1948, 1949).

Период с конца 20-х по конец 40-х гг. XX в. в отечественных исследованиях, посвященных или касавшихся термобиологии рептилий, отчасти был временем первичного накопления данных и начального анализа результатов наблюдений по экологии и термофизиологии рептилий, связанной с аспектами, в первую очередь обращающими на себя внимание при изучении приспособления рептилий к жестким условиям среды (жаркие пустыни, высокогорья), – влияние мощной солнечной радиации на температуру тела, температурная выносливость к высоким температурам и т. п. Только начался он примерно на 50 лет позже, чем за рубежом. Именно к этому времени относится серьезное знакомство экологов с природой Средней Азии, фауна которой богата разными видами рептилий. Но здесь очень важно отметить, что этот начальный период изучения термобиологии пресмыкающихся базировался в СССР на прочном основании классической русской/советской биологической школы. Вследствие этого изначальный научный уровень исследований советских ученых в этой области оказался очень высоким. Был предложен первый анализ термобиологии рептилий как внутренне увязанного комплекса свойств и характеристик.

Мы уже упоминали о том, что большинством, особенно зарубежных, герпетологов первой серьезной статьей по термобиологии рептилий считается статья Р. Б. Коула и К. М. Богерта (Cowles, Bogert, 1944), с которой они

исчисляют появление и начало развития этого направления науки. Однако непредвзятый анализ говорит, что это не совсем справедливо. Блестящие статьи И. Д. Стрельниокова (1934, 1944, 1948), А. В. Рюмина (1939, 1940), А. М. Сергеева (1939), С. С. Либерман и Н. В. Покровской (1943), В. В. Черномордикова (1943) свидетельствуют о других приоритетах. На основе собственных полевых и экспериментальных материалов и публикаций зарубежных исследователей еще с конца 1930-х гг. начался очень серьезный анализ ряда ключевых аспектов биологии рептилий на уровне важнейших проблем экологии и адаптации, формирования понятийного аппарата и основных закономерностей физиологической экологии, связанных с адаптациями к среде, морфологическими, физиологическими и поведенческими закономерностями приспособления к жестким условиям аридной зоны и т. п. Эти исследования вели и/или руководили ими замечательные ученые – представители классической научной школы российской и советской экологии и физиологии: А. М. Сергеев, И. Д. Стрельников, а кроме них – А. Н. Формозов и Б. С. Матвеев, их исполнительные и думающие ученики: С. С. Либерман и Н. В. Покровская, а также ученый-одиночка, «самородок» – А. В. Рюмин (Черлин и др., 2016). И даже самые первые в СССР экспериментальные работы в области термобиологии рептилий показали изначально очень натуралистически внимательный и тонкий, серьезный и методически выверенный подход к решению поставленных задач. Этот исходный теоретический, практический и методический уровень исследований оказался существенно выше того, который демонстрировали в это время исследователи термобиологии рептилий за рубежом. Отечественные исследователи показали биологический смысл, основную эволюционную направленность развития отношений к температуре у позвоночных (А. В. Рюмин), описали важнейшие особенности и закономерности связи температуры и физиологии, организации физиологической и поведенческой регуляции температуры тела у рептилий (А. М. Сергеев, И. Д. Стрельников, С. С. Либерман и Н. В. Покровская, В. В. Черномордикова), изучили значение факторов среды и их влияние на температуру тела разных экотермных животных, в том числе и пресмыкающихся (И. Д. Стрельников, Д. Л. Гэнн, Л. Г. Динесман), скорректировали методику исследований в данной области (А. М. Сергеев, И. Д. Стрельниоков, С. С. Либер-

ман и Н. В. Покровская). Этим они, по сути, заложили систематические, научные и методически корректные основы термобиологии рептилий. И первые статьи из этой блестящей серии основополагающих публикаций появились в 1934 г., т. е. на 10 лет раньше, чем вышла известная статья Р. Б. Коула и К. М. Богерта (Cowles, Bogert, 1944). Таким образом, как это ни покажется странным, восстанавливая историческую справедливость, можно с полным основанием и ответственностью утверждать, что термобиология рептилий как наука появилась и начала развиваться именно в СССР еще в первой половине 30-х гг. XX в. Хотя потом ее направленное развитие в нашей стране несколько притормозилось. И это не стремление утверждать, что «советские слоны самые большие слоны в мире» (увы, и такое в то время было), а неоспоримый исторический и научный факт.

За 50-е гг. XX в. нам известно немногим более 50 публикаций. В этот период только небольшая часть публикаций была связана с экологией рептилий, и лишь частично, вскользь – с их термозекологией (Богданов, 1950; Новиков, 1953; Калецкая, 1956; Рустамов, 1956; Ардамацкая, 1958; Сыроечковский, 1958; Сапоженков, 1959). В основном работы советских авторов в 1950-х гг. накапливали экспериментальный эколого-физиологический материал по термобиологии и терморегуляции рептилий.

В этой связи особо хочется отметить серии работ двух авторов.

Во-первых, это серия статей Ивана Дмитриевича Стрельникова по термобиологии пойкилотермных животных (насекомых и рептилий). В двух статьях И. Д. Стрельников касался проблем терморегуляции рептилий (Стрельников, 1958, 1959), глубоко и с разных сторон анализируя этот процесс. Он не просто описывал, а вскрывал механизмы взаимодействия животных с окружающей средой. Это ли не есть истинная экология?! А умение видеть в частном общее – признак большого ученого.

Во-вторых, нужно отметить работы Б. П. Ушакова (рис. 8) с соавторами по изучению температурной выносливости тканей рептилий разных видов и из разных мест обитания (Ушаков, Гастаева, 1953; Ушаков, 1955, 1956а, б, в, 1958а, б, в, 1959а, б, в, и др.). Всего нам известно 36 публикаций 1950–1960-х гг. на данную тему. Было выяснено, что показатели термальной выносливости клеток тканей видоспецифичны (Ушаков, 1959в) и иногда, но далеко не всегда, связаны с усло-

виями обитания. С одной стороны, изменение теплоустойчивости клеток в онтогенезе взрослых пойкилотермных животных плохо коррелирует с температурой окружающей среды и у большинства видов не является проявлением температурной адаптации организма. С другой стороны, в большинстве изученных случаев различия в теплоустойчивости гомологичных клеток и белков у

разных видов рептилий наблюдаются, и они тем больше, чем больше различия в температуре обитания и размножения сравниваемых видов. Но, по мнению автора работ, существенная часть этой изменчивости связана с физиологическим состоянием животных (Ушаков, Даревский, 1959; Ушаков, 1958а, 1959б и др.).



Рис. 8. Борис Петрович Ушаков (<http://www.kmay.ru/photopers/n5767.png>)
Fig. 8. Boris Petrovich Ushakov

Кроме того, очень интересными и важными были экспериментальные исследования Виктора Венициановича Черномордикова, начавшиеся в 1940-х и закончившиеся в 1950-х гг. (Черномордиков, 1947, 1949, 1950). Остается только сожалеть, что его опыты и наблюдения над режимами активности рептилий, проведенные в специально сконструированных им приборах в террариуме Московского зоопарка, не стали более масштабными и у него вышло так мало публикаций на эту тему.

В 1950-х гг. появились несколько общих очень серьезных работ, позволявших более глубоко понять термобиологические основы

биологии рептилий: это масштабная книга Хачатура Седраковича Коштоянца по основам сравнительной физиологии (1950); анализ влияния климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных Павла Викторовича Терентьева (1951) (рис. 9); книга Абрама Доновича Слонима (1952) (рис. 10) об эндотермии млекопитающих, давшая идеи для понимания эктотермии рептилий; работа Николая Ивановича Калабухова о спячке животных (1956). Также нельзя не упомянуть работу И. Д. Стрельникова о терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий (1959).



Рис. 9. Павел Викторович Терентьев
Fig. 9. Pavel Viktorovich Terentyev



Рис. 10. Абрам Донович Слоним (https://myslide.ru/documents_3/679f0102ed44287596a6e0e2d363223e/img3.jpg)

Fig. 10. Abram Donovich Slonim

Таким образом, 50-е гг. XX в. были периодом начала углубленного анализа общебиологических проблем, касающихся биологии рептилий, временем построения, в частности, дальнейших представлений об их термобиологии.

За 1960-е гг. нам известно немногим более 60 публикаций – физиологических, экологических, эколого-физиологических, физиолого-экологических и др. Вообще, с каждым десятилетием количество публика-

ций на эту тему в СССР несколько увеличивалось. Это, в частности, было связано с началом активного освоения и изучения Средней Азии, развитием змеепитомников, вокруг которых концентрировались серьезные герпетологи, и материал для исследований у них был огромный. Это были не конкретно термофизиологические статьи, но наблюдения и достаточно простые опыты, указывающие на некоторые зависимости биологии, поведения и экологии рептилий от температуры

среды и, реже, тела. Отдельные данные, связанные с экологией и температурными условиями среды при обитании рептилий, были опубликованы очень активным исследователем Средней Азии, блестящим экологом и натуралистом Олегом Павловичем Богдановым и концентрировавшимися вокруг него людьми (Богданов, 1960, 1962, 1964, 1965 и др.). Появились интересные наблюдения над влиянием климатических условий на активность среднеазиатской эфы (Персианова, 1969) и разноцветной ящурки (Окулова, 1969), над зимней активностью и гибернацией обыкновенной гадюки и Палласова щитомордника (Ларионов, 1961; Лесняк, 1962; Недялков, Кочевский, 1964) и другие связанные с температурой материалы.

В целом за 1960-е гг. 80 % всех публикаций, касающихся термобиологии рептилий, были физиологические и эколого-физиологические. Продолжались серии публикаций Б. П. Ушакова (1960а, б, 1962, 1963а, б, в, 1964а, б, в, 1965а, б, 1967; Ушаков, Зандер, 1961; Ушаков, Чернокожева, 1963; Ушаков, Васильева, 1965; Ушаков и др., 1968 и др.), В. В. Черномордикова (1961) и многих других авторов. Экологических материалов, хотя бы вскользь касающихся терморегуляции рептилий, было всего около 19 % (Хонякина, 1962; Макеев, 1964; Недялков, Кочевский, 1964; Фомина, 1965; Тофан, 1967; Чан-Кьен, 1967; Ядгаров, 1968; Окулова, 1969 и др.). Также нам известны две серьезные работы по принципам терморегуляции (Шилов, 1962; Иванов, 1965 и др.) и экологии (Наумов, 1963).

Статья Игоря Александровича Шилова (1962) (рис. 11) рассматривает основные различия между терморегуляцией у гомойотермных и пойкилотермных животных. Она могла бы стать научным событием, но, к сожалению, теоретическая база для ее написания еще не была к тому времени сформирована и готова. Тем не менее автор оценил относительность терминов «гомойотермные» и «пойкилотермные» и деления на две группы исключительно по этим формальным признакам. Но, пытаясь найти и определить действительно существенные различия между ними, автор присоединяется к мнению многих советских физиологов о том, что главное отличие состоит в неспособности пойкилотермных животных регулировать температуру тела (Хензель, 1960; Слоним, 1952 и др.). Здесь И. А. Шилов, к сожалению, совершает характерную для того времени, особенно в советской научной школе, ошиб-

ку. В рамках этой концепции способностью регулировать температуру тела (терморегуляцией) считалась исключительно реакция усиления или ослабления теплопродукции в ответ на изменения внешних условий. Здесь происходит некоторая путаница, подмена понятий. Авторы в скрытой форме ставят во главу угла не сам акт регулирования, а эффекторные механизмы системы регуляции. У них получается, что если эффекторным механизмом является термогенез, то это регуляция. А если эффекторные механизмы – поведенческие реакции, то эти проявления почему-то регуляцией назвать нельзя. Так, И. А. Шилов пишет: «...терморегуляция есть процесс изменения теплопродукции и теплоотдачи организма, осуществляющийся под контролем центральной нервной системы и направленный на поддержание постоянства его теплового баланса со средой, что обеспечивает относительное постоянство температуры тела» (Шилов, 1962, с. 3–4). Далее, в рамках этой концепции, появляется заключение об отсутствии, по их мнению, у пойкилотермных животных регуляции температуры тела, из чего делаются далекоидущие общебиологические выводы.

В связи с этим хочется привести определение терморегуляции, которое специально было дано Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences: «Терморегуляция (регуляция температуры): сохранение температуры или температур тела в узком диапазоне в условиях различных внутренних и/или внешних тепловых нагрузок. Регуляция температуры тела осуществляется функционально независимыми или поведенческими средствами» (Glossary..., 2003, с. 97).

Именно в год выхода статьи И. А. Шилова появилась другая публикация (Cowles, 1962), в которой были предложены новые, научно обоснованные термины – эктотермные и эндотермные животные. К сожалению, И. А. Шилов об этом еще не мог знать. Не мог он знать и об определениях упомянутой выше комиссии, появившихся намного позже.

Безусловный интерес к этой теме проявлял доцент кафедры зоологии позвоночных животных биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета Лев Исаакович Хозацкий (рис. 12) (Боркин, 2013), который вместе с сотрудниками с конца 1950-х по начало 1980-х гг. опубликовал несколько статей по разным аспектам термобиологии рептилий. Опытные работы проводились в термоградиент-



Рис. 11. Игорь Александрович Шилов (<http://ecopri.ru/journal/conf2016/shilov.jpg>)

Fig. 11. Igor Alexandrovich Shilov

приборе, большие серии измерений по распределению температур в теле разных групп рептилий проводились с использованием очень чувствительных электротермометров, специально изготовленных для этих исследований. В частности, его работы касались водного и теплового обмена у некоторых земноводных, черепах, ящериц (Хозацкий, 1959, 1965, 1981; Хозацкий и др., 1981, 1983; Хозацкий, Масленникова, 1989; Хозацкий, Яковлева, 1985). И хотя публикаций Л. И. Хозацкого (самостоятельно и с соавторами – учениками и коллегами) было всего несколько, многие материалы экспериментов так и не были опубликованы. После его смерти мы пытались разобрать и систематизировать его научный архив, записи результатов экспериментов, но, к сожалению, из-за отсутствия многих ключевых материалов это оказалось неподъемной задачей. Тем не менее эрудиция Льва Исааковича, глубокие знания и понимание биологии, причастность к старой, классической школе биологов-энциклопедистов, его преподавательский талант воспитали целое поколение биологов.

Поскольку в этой сфере, по крайней мере в Ленинграде, не было другого специалиста такого уровня, который был бы одновременно квалифицированным зоологом-герпетологом и экофизиологом, он, безусловно, повлиял на дальнейшее развитие интереса у тогда еще молодого поколения биологов к данной теме. Во всяком случае, в конце 1960-х – 1970-е гг. автор данной статьи, будучи студентом кафедры зоологии позвоночных ЛГУ, встречал нескольких людей, внимание которых Л. И. Хозацкий привлек к огромному значению температуры в жизни рептилий, к изучению экологической физиологии и термобиологии рептилий, первым – к существованию кожного дыхания у ящериц, в частности – у сцинковых гекконов, и т. п. Другое дело, что большинство из его учеников по разным причинам (и субъективным, и объективным) не утвердились в этом научном направлении. Объективно говоря, Лев Исаакович оставил всего около 10 опубликованных работ по термобиологии рептилий: Хозацкий, 1959, 1965; Хозацкий, Захаров, 1970; Щеглова, Трусова, 1973 (под непосредственным руководством Л.

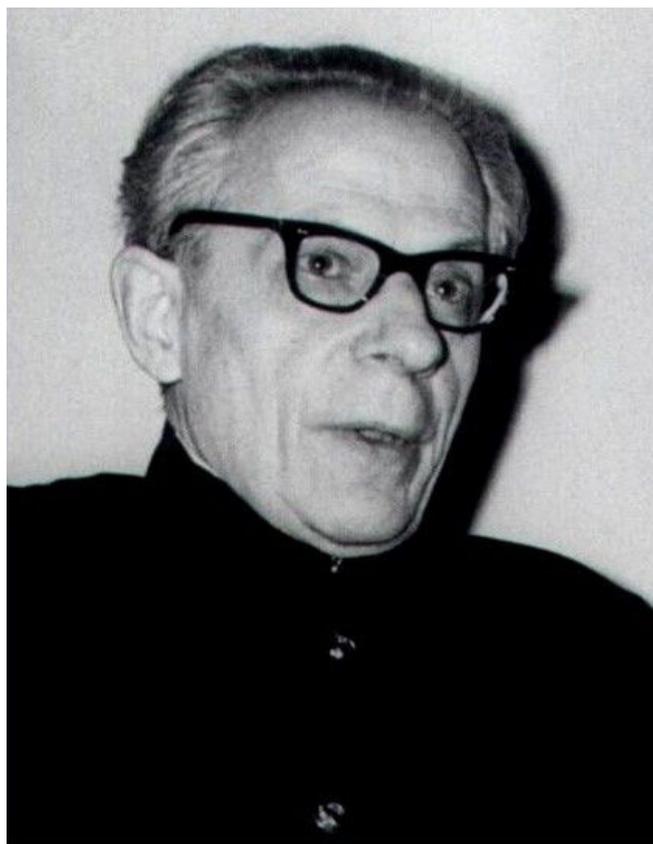


Рис. 12. Лев Исаакович Хозацкий
Fig. 12. Lev Isaakovich Khozatskiy

И. Хозацкого); Хозацкий, 1981; Хозацкий и др., 1981, 1983; Хозацкий, Яковлева, 1985; Хозацкий, Масленикова, 1989 и др. Но мы, безусловно, считаем его своим первым и важнейшим научным наставником, который помог нам выбрать свой путь в науке и подходить к исследованиям максимально комплексно и корректно. И даже если мы были друг с другом по каким-то вопросам не согласны, одни только споры с человеком такого уровня крайне полезны, поучительны и воспитательны. Поэтому не упомянуть о Льве Исааковиче Хозацком в связи с изучением термобиологии рептилий для нас просто невозможно.

В это же время сформировался серьезный герпетологический центр в Киеве вокруг известного герпетолога Николая Николаевича Щербака (рис. 13). Здесь определенное внимание уделялось экологическим исследованиям, и в частности изучению температурных условий обитания пресмыкающихся (хотя тема эта была в исследованиях школы Н.Н. Щербака лишь второ- или даже третьестепенной). Публикации на данную тему появились от этой группы лишь в 1970–1980-х гг. Тем не менее в Киеве был сооружен термоградиент-прибор, в котором проводилось изучение температурных предпо-

чтений (предпочитаемых температур почвы, точнее – термотактического оптимума) почти всех видов ящурок фауны СССР (Щербак, 1974) и ряда видов змей (Доценко, 1984). Объективно говоря, в работе по термобиологии рептилий у этой группы ученых имелись существенные некорректности базовой методики исследований и связанные с этим ошибки в выводах (Черлин, 2013), ясно проявившиеся в опубликованном руководстве по методам термобиологических исследований рептилий (Щербак, 1989). И хотя особых достижений в термобиологии рептилий эти работы не принесли, но исследования в лаборатории Н. Н. Щербака под его непосредственным руководством направлены велись, и работа была проделана немалая. Поэтому мы считаем, что об этом также необходимо упомянуть.

В 1970-е гг. количество публикаций по термобиологии рептилий заметно возросло: нам известно более 80. Из них около 40 % физиологические и эколого-физиологические, около 35 % – экологические и около 16 % хотя бы косвенно касались термобиологии рептилий. Ряд интересных работ был опубликован Чары Атаевым (1970, 1973), Юрием Михайловичем Коротковым (1978) и др. Эколого-физиологические и эколого-



Рис. 13. Николай Николаевич Щербак
Fig. 13. Nikolai Nikolaevich Shcherba

морфологические материалы были опубликованы Людвигом Седраковичем Мелкумянном (1972, 1979 и др.) и Александром Викторовичем Гражданкиным (1973, 1974, 1981). Также за это время в СССР вышло несколько больших работ по физиологии и экологической физиологии, касающиеся термобиологии, и конкретно по физиологии терморегуляции, написанные советскими авторами (Слоним, 1971; Будыко, 1978; Иванов, 1972; Залетаев, 1976; Минут-Сорохтина, 1972, 1978 и др.), и переведенные на русский язык зарубежные сводки (Шмидт-Нильсен, 1972; Проссер, 1977).

Замечательны статьи В. Е. Соколова с соавторами (Соколов и др., 1975а, б). В них авторы описывают и предлагают технические системы дистанционного слежения за активностью более или менее крупных рептилий (среднеазиатских черепах и варанов). В нашей работе по серому варану мы применили часть их разработок (Целлариус и др., 1991).

Этот период характеризовался некоторым повышением интереса к терморегуляции рептилий и их адаптациями к среде обитания. Появившиеся полевые материалы по термобиологии рептилий продолжили накопление данных по этому направлению, но пока это не приводило отечественных герпе-

тологов даже к попыткам анализа ситуации в целом.

С начала 1970-х гг. появились публикации Валерия Михайловича Гаврилова (рис. 14), изучавшего энергетику жизнедеятельности птиц (Гаврилов, 1972, 1977 и др.), работы которого привели в дальнейшем к серьезным обобщениям и выводам об эволюции и взаимоотношениях экто- и эндотермии (Гаврилов, 2012 и др.). Хотя в 1970-е гг. его исследования касались только энергетики птиц.

С середины 1970-х гг. по этой теме начал публиковаться и замечательный советский ученый Виктор Рафаэлевич Дольник (рис. 15), который также занимался прежде всего энергетикой птиц (Дольник, 1975; Dolnik et al., 1977 и др.), но имел и более широкие научные интересы в области эволюции энергетической системы животных (Дольник, 2002, 2003 и др.).

С конца 1970-х гг. начал активно публиковаться и автор настоящей статьи – Владимир Александрович Черлин. Наш интерес лежал и лежит непосредственно в области термобиологии рептилий. За 70-е гг. нами было опубликовано 7 статей, касающихся экологии рептилий, их термобиологии, содержанию и разведению в неволе. Они – результат полевых экспедиционных исследований по



Рис. 14. Валерий Михайлович Гаврилов (http://vertebrata.bio.msu.ru/assets/images/db_images/db_661.jpg)

Fig. 14. Valeriy Mikhailovich Gavrilov



Рис. 15. Виктор Рафаэлевич Дольник (http://readly.ru/public/media/authors/4/a/4ab8a9cacbd3aed4fd972f03f7da4cea_180x0.jpg)

Fig. 15. Victor Rafaelievich Dolnik

термобиологии рептилий в Среднеазиатском регионе, а небольшая часть посвящена содержанию и разведению рептилий в неволе и тоже непосредственно касается термобиологической тематики (Черлин, 1977а, б; Иголкина, Черлин, 1977 и др.). Это было лишь самое начало нашей работы, которое еще не принесло никаких новаций, но заложило основы для их разработки.

За 1980-е гг. количество публикаций по термобиологии рептилий возросло на 83 % по сравнению с 1970-ми гг.: нам известно около 150. Этот период – самый плодотворный в отечественной литературе на публикации по термобиологии рептилий.

Из всех публикаций около 45 % – физиологические и эколого-физиологические, около 14 % – экологические, около 39 % – хотя бы косвенно касались непосредственно термобиологии рептилий (Слоним, 1984, 1986; Боркин, Семенов, 1986; Орлов, 1986 и др.).

Некоторое возрастание доли (с 40 до 45 %) и абсолютного количества (вдвое) физиологических и эколого-физиологических публикаций связано, видимо, с тем, что начали активно работать и публиковаться представители казахской эколого-биологической школы – Саида Булебаевна Исабекова с кол-

легами (Исабекова и др., 1984; Исабекова, Курганова, 1988 и др.) (рис. 16).

Доля экологических материалов по образу жизни и другим аспектам экологии пресмыкающихся (Атаев, 1985; Шаммаков, 1981) наоборот уменьшилась с 35 до 14 %, хотя в абсолютном, числовом, выражении их количество осталось почти неизменным.

Сильно возросшее число опубликованных материалов непосредственно по термобиологии рептилий (с 16 до 39 % и в 3 раза в числовом выражении) в значительной степени связано с началом активной публикации материалов наших работ (из 35 известных нам опубликованных работ 28, т. е. 80 %, это наши статьи). В этот период в наших работах появились некоторые методические новшества, в частности, попытки выделения форм поведения, в которых стратегии отношения к температуре у рептилий различны, но пока это направление еще не привело к четкому выделению статусов активности, хотя уже начало приводить к коррекции термобиологических показателей для разных видов и к накоплению материалов нового, «скорректированного» типа.

Интересна публикация Александра Викторовича Гражданкина (1981), которая явля-



Рис. 16. Саида Булебаевна Исабекова (<http://i67.fastpic.ru/big/2015/0109/c2/045830691abb2c7255feaecf-e2f5e5c2.jpg>)

Fig. 16. Saida Bulebaevna Isabekova

ется частью серии его статей, посвященных проблеме механизмов и значения кожной влагоотдачи в терморегуляции у рептилий и птиц. Он показал, что и для пресмыкающихся этот механизм может быть связан с наличием имеющих выход во внешнюю среду камер под каждой чешуйкой. В этих камерах эпителий утонченный, и они обильно васкуляризированы капиллярами. Это, в свою очередь, за счет дополнительной транспирации с поверхности туловища может являться важным элементом поддержания необходимой температуры тела.

Примерно с середины 1980-х гг. по проблемам экологии и термобиологии рептилий севера РФ очень интересные работы начал публиковать профессор Петрозаводского университета Андрей Викторович Коросов (1983, 1984) (рис. 17). Его работы имеют замечательную особенность, связанную с тем, что автор, с одной стороны, умеет прекрасно наблюдать за рептилиями в природе и видеть важные вещи (Коросов, 2010), т. е. он хороший натуралист. С другой стороны, у него получилось удачно соединить это свойство с прекрасной математической образцованностью, в результате чего ему удалось в будущем сделать много интересного и важного. Но об этом чуть позже.

Серия статей В. А. Черлина самостоятельно (Черлин, 1981, 1983) и с соавторами (Черлин, Музыченко, 1983, 1988) была направлена, кроме изучения термобиологии

отдельных видов ящериц, змей и черепах, на унификацию и систематизацию понятийного аппарата термобиологии рептилий. В опубликованных статьях, описывающих результаты полевых исследований, затронуты ключевые темы этого комплекса проблем.

За 1990-е гг. нам известно всего около 40 публикаций, из которых 20 % – физиологические и эколого-физиологические, 12 % – по экологии, а 55 % – непосредственно по термобиологии рептилий. Резкое снижение общего числа публикаций по данной тематике связано, видимо, с тем, что в стране было весьма сложное политическое и финансовое положение, исследовательские темы все больше концентрировались вокруг каких-то учебных или научных учреждений, прикладных программ, и вследствие объективных причин новых тем почти не открывали. А поскольку до этого термобиологией рептилий ни одно учреждение официально не занималось, то и взяться этим исследованиям теперь было особо неоткуда.

Тем не менее именно в эти годы Саида Булебаевна Исабекова выпустила в основном эколого-физиологическую сводку по термобиологии рептилий (Исабекова, 1990). В ней очень полно и обстоятельно приведены обобщения о термофизиологических и экологических зависимостях в биологии рептилий, известных к тому времени.

Вместе с тем в этот период общая доля физиологических и эколого-физиологических



Рис. 17. Андрей Викторович Коросов
Fig. 17. Andrey Viktorovich Korosov

работ снизилась, а доля работ по термобиологии возросла. Откуда взялись эти публикации?

Со второй половины 1990-х гг. появились публикации по термобиологии пресмыкающихся Самарской области (и не только) Николая Антоновича Литвинова (рис. 18) и Светланы Владимировны Ганщук с коллегами и учениками. Несмотря на имеющиеся в их работах методические неточности и даже иногда некорректности (Черлин, 2013), этими авторами собран большой фактический материал; они на практике отработали методику работы с регистраторами температур – логгерами и т. п. Мало того, вокруг них собирается некоторое количество активных, заинтересованных молодых людей, которые, накопив материал и опыт, смогут, возможно, в дальнейшем сформировать некий «термобиологический центр». Есть надежда на то, что в дальнейшем неточности и ошибки в рамках данной исследовательской группы скорректируются. Можно им только пожелать удачи! В 1990-е гг. Н. А. Литвинов и С. В. Ганщук с коллегами опубликовали не менее 5 статей.

В 1990-е гг. в Ленинграде/Санкт-Петербурге группой В. А. Черлина было создано научно-производственное предприятие, которое направленно занималось, в частности, изучением термобиологии рептилий, развернув серьезные, многолетние, почти круглогодичные исследования в полевых условиях в Средней Азии, на стационаре

в Кызылкумском заповеднике (Узбекистан) и в специально созданной лаборатории. В этот период наша группа опубликовала на эту тему 11 статей (Целлариус, Целлариус, 1997 и др.). Именно в эти годы, в результате проведенных в нашем предприятии работ, нам удалось внести в методологию исследований и результаты анализа материалов целый ряд важных инноваций (о которых – ниже), ставших перспективными в последующем.

Кроме группы Н. А. Литвинова и нас, в это время несколько статей было опубликовано А. В. Коросовым с коллегами, исследователями из Украины – Татьяной Ивановной Котенко (рис. 19) (Песков и др., 2013), Евгением Максимовичем Писанцом (рис. 20) (Доценко, 2017), а также некоторыми герпетологами из Москвы, Санкт-Петербурга и др.

С 2000 года по сей день ситуация с исследованиями по термобиологии рептилий почти не меняется. Но анализировать мы будем сейчас в основном период с 2000-х до 2010-е гг., как некий заверченный десятилетний временной отрезок. Нам известно за это время всего немногим более 50 публикаций. Среди них 33 % – физиологические и эколого-физиологические, 39 % – непосредственно по термобиологии рептилий, 18 % – по экологии.

Наиболее плодотворной в работе по термобиологии рептилий в этот период была группа Н.А. Литвинова, которая выпустила не менее 25 статей (Литвинов, 2007, 2008 и



Рис. 18. Николай Антонович Литвинов
Fig. 18. Nikolai Antonovich Litvinov

др.). Они исследовали электрическую активность сердца некоторых рептилий в связи с температурой, а также интенсивно изучали температуры среды и тела у рептилий Прикамья и Поволжья.

К работам группы Н. А. Литвинова по термобиологии рептилий у нас пока, к сожалению, больше вопросов, чем ответов. Обращаю внимание, что мы не даем им однозначную оценку, а только констатируем различие наших позиций по многим важным проблемам. Важно то, что в статьях Н. А. Литвинова приведен большой объем полевой информации по термобиологии ряда видов рептилий, выяснять же различия научных подходов и вдаваться в тонкости научных разногласий – отдельная тема, которой здесь мы касаться не будем.

Не менее 7 статей опубликовал А. В. Коросов с коллегами. Этот автор продемонстрировал пример по-настоящему комплексного подхода к изучению конкретного вида рептилий – обыкновенной гадюки, затронув большую часть функциональных связей ее жизнедеятельности: терморегуляцию, потребности, возможности, рассчитал объем пищевых ресурсов для функционирования популяции, провел полный и многофакторный анализ механизмов формирования ареала, включая антропогенный фактор и его историческое развитие, и т. п. (Коросов,

2010, 2011). Насколько нам известно, такого чрезвычайно подробного анализа ни по одному виду рептилий никто не смог сделать ни в нашей стране, ни за рубежом. Кроме того, А. В. Коросов разработал и построил математическую модель терморегуляции обыкновенной гадюки (Коросов, 2008). Она является на редкость удачным примером того, как математическая модель может оказываться не сугубо теоретической, абстрактной «игрой разума» (что, к сожалению, можно отметить в подавляющем большинстве зарубежных публикаций), а реально помогает понять серьезные биологические (а не только математические) закономерности, важные для жизнедеятельности изучаемых животных. И с точки зрения математики она выполнена очень четко и корректно, адекватно биологии данных рептилий и поставленным задачам.

Мы в первой декаде 2000-х гг. по ряду причин не занимались данной темой и опубликовали всего одну статью (Боркин и др., 2005) по материалам старых полевых исследований.

С 2010 г. закономерность развития исследований по термобиологии рептилий существенно не изменилась. Все работы в этом направлении продолжают концентрироваться в трех основных «центрах»: Пермско-Тольяттинская группа, собравшаяся вокруг

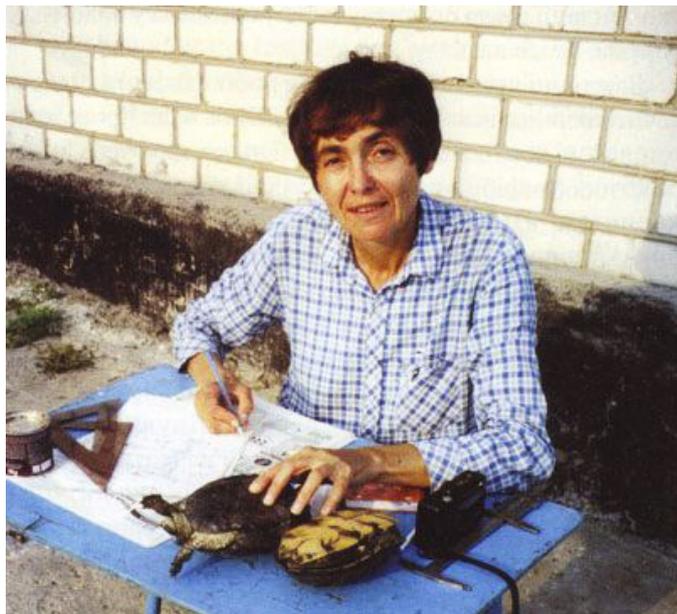


Рис. 19. Татьяна Ивановна Котенко
Fig. 19. Tatyana Ivanovna Kotenko



Рис. 20. Евгений Максимович Писанец
Fig. 20. Evgeniy Maksimovich Pisanets

Н. А. Литвинова, С. В. Ганщук и А. Г. Бакиева, в Петрозаводске – А. В. Коросов с коллегами, в Санкт-Петербурге – В. А. Черлин (рис. 21) (Черлин, 2010; Черлин, Шепилов, 2014 и др.). При этом первые две группы продолжили активные полевые и экспериментальные исследования, а мы, не имея по ряду причин возможности вести такие работы, занялись окончательной обработкой прежних материалов, изучением литературы, осмыслением, систематизацией и обобщением имеющихся материалов с целью выявления общих биологических закономерностей.

Начиная с 2010 г. мы опубликовали 27 работ, из которых 5 монографий и одно методическое пособие. За этот период нам удалось выправить методологическую базу, разработать стандартные методически корректные приемы сбора и обработки первичных данных, которые позволяют избежать фатальных ошибок в результатах и выводах, произвести инвентаризацию методов исследований в области термобиологии рептилий и выявить стандартные, наиболее часто встречающиеся методические ошибки, сформировать научно обоснованный, унифицированный понятийный аппарат (внутренне согласованный комплекс терминов и показателей в области термобиологии рептилий и т. п.), скорректировав таким образом старый его вариант, бывший до этого в значительной степени умозрительным и базировавшийся зачастую на старых, традиционных и часто ошибочных положениях.

Такая коррекция методики привела в даль-

нейшем к описанию важнейших закономерностей. Мы описали, точнее – «переоткрыли», вслед за забытой работой А. В. Рюмина (1940) и короткими, односложными, мало кем замеченными упоминаниями о возможности такой закономерности в работах А. Д. Слонима и И. Д. Стрельникова 50-х гг. XX в., принцип стабилизации высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных (Черлин, 1990), научно обосновали биологический смысл этого явления и его значение в эволюции позвоночных (Черлин, 2017). Мы описали наличие у рептилий комплекса статусов активности и связанных с ним наборов термоэкологических характеристик и термофизиологических показателей (Черлин, 2014а; Cherlin, 2015а, b); теоретически и на практике обосновали наличие неизменных характеристик термального гомеостаза, видоспецифично стабильных и неизменных популяционно, географически и сезонно, определяющих активность животных (Черлин, 2014а); доказали, что основная часть термальных адаптаций к среде связана не с пластичностью физиологических характеристик, а реализуется благодаря поведенческой модификации пространственно-временных структур суточной и сезонной активности, определяемой стабильными характеристиками термального гомеостаза, и эти адаптации направлены на сохранение неизменности термальных характеристик гомеостаза в разных условиях среды (Черлин, 2015); описали предполагаемую структуру и варианты организации терморегуляции у рептилий



Рис. 21. Владимир Александрович Черлин
Fig. 21. Vladimir Aleksndrovich Cherlin

(Черлин, 2014а); обосновали свое предположение о том, что эволюционные изменения видоспецифичного комплекса термофизиологических характеристик вряд ли могут возникать как адаптивный процесс (Черлин, 2014а); разработали метод оценки механизмов взаимодействия комплекса внутренних физиологических характеристик гомеостаза разных видов рептилий с их экологией, пространственно-временной структурой их суточной и сезонной активности, биотопическим распределением и географическим распространением – метод физиолого-экологических матриц вида – ФЭМ (Cherlin, 1991, 2015с) и т. п. Все эти инновации, впервые описанные и доказанные нами на примере рептилий, не могли быть выявлены в рамках старой и/или недостаточно корректной термобиологической парадигмы. Таким образом, за 2010-е гг. нам удалось сформировать наконец целостное понимание организации термобиологической сферы у пресмыкающихся, ее эволюционного развития, создать общую концепцию термобиологии рептилий как конкретного научного направления. В этой концепции в единое целое объединяются ответы на ключевые вопросы: для чего рептилиям и другим позвоночным животным необходимо хотя бы периодическое повышение температуры тела, за счет каких основных источников тепла это повышение температуры у рептилий осуществляется, какими механизмами это направление реа-

лизуется, какими механизмами и в каких ситуациях осуществляется регуляция температуры тела, как организованы эти механизмы и как они эволюционировали, как организована система внутренних термобиологических характеристик у рептилий, какие из них являются изменчивыми, а какие неизменны, составляя комплекс видоспецифичных показателей термального гомеостаза, какими механизмами поддерживается постоянство показателей термального гомеостаза, за счет чего и согласно каким основным принципам осуществляется адаптация рептилий к разнообразным условиям среды в разных природных зонах и в различных климатических и микроклиматических условиях? Материалы наших работ могут вывести исследования термобиологии рептилий на новый, более высокий, научно обоснованный, корректный и инновационный уровень. На наш взгляд, нам удалось сделать то, чего категорически не хватало при изучении экологии рептилий, их физиологической экологии и термобиологии, что тормозило развитие этого направления науки. Хотя пока, объективно говоря, интерес к этим исследованиям невысок. Надеемся – пока. Для тех, кто все-таки заинтересуется, на интернет-ресурсе <https://yadi.sk/d/liCEOob1oPM3g> выложены копии всех наших публикаций.

А. В. Коросов на VII съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского при Российской академии наук в 2018 г. в своем

докладе разделил современные исследования в РФ по термобиологии рептилий на два основных направления: «инструментально-статистический» подход группы Н. А. Литвинова и «этолого-теоретический» подход В. А. Черлина.

Инструментально-статистический подход

Н. А. Литвинов утверждает, что если иметь хороший инструментарий для точного замера температуры, то усредненные оценки температуры тела для дневных часов (т. е. данные всех встреч рептилий на поверхности почвы в периоды, когда они «активны», а точнее – двигательно активны) имеют высокую устойчивость к добавлению новых данных, следовательно, они объективны и хорошо характеризуют термопреференции рептилий разных видов.

А. В. Коросов считает, что, используя этот подход, иногда можно прийти к неверным выводам, поскольку обобщенные оценки формируются не только за счет термопреференций вида (или групп особей разного статуса), но и определяются доступностью теплового потока, который варьирует по зонам, сезонам, местообитаниям и пр.

По нашему мнению и по мнению В. А. Коросова, наблюдения по методике Н. А. Литвинова (общепринятые) дают широкий диапазон значений, а средняя арифметическая относительно низка. Диапазон включает все формы терморегуляции, варьирование за счет изменения теплового потока и варьирование из-за методических ошибок. В результате средние арифметические величины диапазонов температур тела «при активности» в разных внешних условиях у рептилий одного и того же вида различаются в разных географических точках с отличающимися показателями климата, в различных биотопах и по сезонам года.

Этолого-теоретический подход

В. А. Черлин утверждает, что рептилии одного вида в течение суточного периода активности стараются поддерживать определенную динамику температуры тела. Каждая фаза этой динамики происходит при определенном уровне температур тела или при определенной закономерной ее динамики (например, при нагревании – повышение температуры тела, при остывании – понижение температуры тела, при термостабилизирующем поведении или терминге – поддержание температуры тела на высоком уровне и в узком диапазоне). Таким образом, весь

период активности рептилий может быть разделен на ряд форм активности, каждая из которых связана с реализацией какой-то определенной, однородной фазы суточной динамики температуры тела (Черлин, 2014а; Cherlin, 2015а). Для реализации каждой формы активности требуются определенные формы терморегуляционного и другого поведения; кроме того, в каждой из них животные могут совершать вполне определенные формы поведения, функционально связанные с реализацией разных фаз жизненного цикла – с активными локомоциями, питанием, защитой территории, размножением, терморегуляцией и т. п. Поэтому методически правильно будет строго соотносить значения температуры тела с установленной формой активности и характеризовать температурными параметрами каждую форму активности отдельно. Сравнивать по температурным характеристикам можно только однотипные формы активности с однотипными функциями. От этого зависит и корректное выделение термобиологических параметров, которыми можно оценивать закономерности терморегуляции. Так, диапазон температур активности или добровольных температур тела – некорректный термобиологический показатель, который не имеет биологического смысла. Корректным является показатель «диапазон температур тела при полной активности». А температуры термостабилизации (недостаточно корректные названия – оптимальные, предпочитаемые и другие преферентные температуры тела) возможно выделять только из форм активности «полная активность» и «терминг» (Черлин, 2014а; Cherlin, 2015b). В результате получается, что диапазон температур тела при полной активности и диапазон температур термостабилизации у рептилий одного вида оказываются видоспецифичными, одинаковыми и неизменными в разных географических точках, в различных биотопах и по сезонам (Черлин, 2014а и др.).

А. В. Коросов считает, что этот подход верен для нескольких хорошо различимых форм поведения, однако у него пока есть осложняющие обстоятельства: трудно различимые, особенно в поле, формы поведения и др.

По нашему мнению и по мнению В. А. Коросова, наблюдения по нашей методике (ориентированные на обязательный учет поведения) дают для разных форм поведения относительно более узкие диапазоны; для состояния полной активности его средние

температуры будут выше; температурный диапазон включает варьирования за счет уровня теплового потока и за счет методических ошибок.

Однако, кроме указанных двух методических подходов, необходимо упомянуть и о методе изучения терморегуляции рептилий, предложенном самим А. В. Коросовым.

Кибернетико-физиологический подход

А. В. Коросов исходит из того, что регуляция любого физиологического процесса обеспечивается отрицательной обратной связью – реакцией системы на воздействие, которое ранее вывело ее из равновесия. Физиологическая регуляция какой-либо важной переменной внутренней среды организма состоит в следующем. Когда под действием внутренних или внешних факторов значение этой переменной превысит некоторый генетически заданный уровень (порог), регулирующая система запустит компенсаторную реакцию. Обратная связь – это и анализ отклонения, и реализация компенсации. Значение порога неизменно, например, для человека – 37 °С (в гипоталамусе). Здесь важно подчеркнуть, что пороговая температура, включенная в память обратной связи, должна быть константой, слабо зависящей от состояния особи. Это – физиологическая константа. Именно ее оценка представляет интерес с точки зрения теории терморегуляции. Из схемы обратной связи следует методически важное положение: для оценки физиологической константы терморегуляции замеры следует выполнять в момент осуществления терморегуляторной реакции. Другими словами – оценить физиологический порог можно, если зафиксировать эколого-физиологические характеристики непосредственно в момент «включения» терморегуляторной реакции.

Наблюдения по методике А. В. Коросова включают только точки смены форм поведения, т. е. оценки одной из границ диапазона определенных термобиологических показателей – например, температур полной активности или термостабилизации. Этот подход в каждом отдельном случае призван оценить каждую точку по отдельности, и диапазон ее значений образуется только из-за методических ошибок. Это довольно узкий диапазон с самой высокой средней.

Важно отметить, что все эти три методических подхода на самом деле изучают разные параметры.

Литвинов изучает диапазон температур

тела *при активности*, понимая в данном случае активность как состояние, при котором рептилии могут быть встречены на поверхности в своей зоне активности.

Черлин изучает диапазон температур тела *при полной активности*, т. е. когда змея переходит в то состояние, при котором может полноценно обеспечить собственную жизнедеятельность и включиться в жизнь биоценоза. Мы тысячу раз согласны с тем, что это состояние на данном этапе своего изучения плохо определяемое, но это не причина говорить о том, что его не существует. Мало того, на наш взгляд, регулируют рептилии в первую очередь именно поддержание диапазона температуры при полной активности.

Коросов изучает «*точки перехода*» (границы) при смене форм поведения, форм терморегуляторных реакций.

В упомянутом уже нами докладе на VII съезде Герпетологического общества им. А. М. Никольского А. В. Коросов предложил прекрасный вариант «интеграции» всех трех основных направлений термобиологических исследований. На базе Института биологии Карельского научного центра РАН была построена вольера для обыкновенных гадюк (10 x 10 метров) с каменной грядой – типичным укрытием этих змей. В развитие метода Н. А. Литвинова запись температур вели минилоггерами, вшитыми в спинную область тела глубоко гипотермированных гадюк. Период измерений логгеров составлял 2 минуты, срок работы – 1 месяц. В развитие метода В. А. Черлина формы поведения регистрировали на видео. Дешифрованные записи видеокамер и логгеров были синхронизированы и занесены в общую базу данных. Анализ этих объединенных материалов позволил учесть все важные аспекты, подчеркнутые каждым из трех методических подходов, дал возможность интегрировать все их преимущества.

В целом же в российской герпетологии в последние двадцать лет экологическое направление в исследованиях стало постепенно уступать место зоогеографическому, систематическому, с упором на биохимические, молекулярные и генетические методы и др. Экологических материалов стало заметно меньше. Но мы не оставляем надежды на то, что экология рептилий, их физиологическая экология, термобиология займут достойное место в ряду биологических исследований, поскольку значение изучения биологии рептилий, как высших эктотерм-

ных животных, может внести весомый вклад в биологическую науку.

Сейчас периодически в термобиологии рептилий в России появляются новые име-

на. Будем надеяться, что со временем это научное направление снова разрастется и приобретет былую и даже большую распространенность. По своей биологической значимости оно этого заслуживает!

Библиография

- Андреев И.Ф. Приспособления рептилий к высоким температурам пустыни // Уч. зап. биол. ф-та Черновицкого ун-та. 1948. Т. 1. № 1. С. 109-118.
- Андрушко А.М., Ланге Н.О., Емельянова Е.Н. Экологические наблюдения над рептилиями в районе гор. Кизыл-Арват, станции Искандер и в районе г. Красноводска (Туркмения) // Вопр. экол. и биоценол. 1939. № 4. М.-Л. С. 207.
- Ардамацкая Т.Б. К биологии степной гадюки района Черноморского заповедника // Тр. Черном. зап-ка. Вып. 2. Голая пристань. 1958. С. 107-109.
- Атаев Ч. Материалы по экологии щиткового сцинка в Копет-Даге // Животный мир Туркмении. Ашхабад: Ылым. 1970. С. 144-149. *Caucasian agama*
- Атаев Ч. О зимовке кавказской агамы в Туркмении // Вопросы герпетологии. 1973. Л.: Наука. С. 19-20.
- Атаев Ч. Пресмыкающиеся гор Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 1985. 344 с.
- Богданов О.П. К экологии песчаной эфы // Изв. АН Узбек. ССР. Ташкент. 1950. № 5. С. 86-97.
- Богданов О.П. Фауна Узбекской ССР, 1. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН Узб. ССР. 1960. 260 с.
- Богданов О.П. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: Изд. АН ТССР. 1962. 235 с.
- Богданов О.П. Факторы, влияющие на размножение пресмыкающихся Средней Азии // Вопросы герпетологии. Л. 1964. С. 11-12.
- Богданов О.П. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Ташкент: Наука. 1965. 259 с.
- Боркин Л.Я. Лев Исаакович Хозацкий (1913-1992) как зоолог-герпетолог и палеонтолог // Труды Зоологического института РАН. 2013. Т. 317. № 4. 2013. С. 356–371.
- Боркин Л.Я., Семенов Д.В. Температура и суточная активность пестрой круглоголовки *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) в Заалтайской Гоби // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 11. С. 1655-1663.
- Боркин Л.Я., Черлин В.А., Басарукин А.М., Маймин М.Ю. Термобиология дальневосточного сцинка (*Eumeces latiscuttatus*) на острове Кунашир, южные Курильские острова // Современная герпетология. 2005. Т. 3/4. С. 5-28.
- Будыко М.И. Термический режим динозавров // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 2. С. 179-188.
- Васильев Б.Д., Васильева А.Б. Жизнь и научное наследие Алексея Михайловича Сергеева (1912-1943) // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 11. С. 1283-1290.
- Гаврилов В.М. Зависимость метаболизма от поведения у некоторых воробьиных птиц // Поведение животных. М.: Наука. 1972. С. 241-243.
- Гаврилов В.М. Направления биоэнергетических адаптаций к сезонности климата у птиц // Материалы VII Всесоюзной орнитологической конференции. Киев: Наукова Думка. Ч. 1. 1977. С. 124-126.
- Гаврилов В.М. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения и развития гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // Журнал общей биологии. 2012. Том 73. № 2. Стр. 88–113.
- Гражданкин А.В. Реакции рептилий аридных территорий на высокие температуры и инсоляцию // Зоол. ж. 1973. Т. 52. № 4. С. 552-560.
- Гражданкин А.В. Особенности морфологии кожного покрова наземных рептилий в связи с терморегуляцией // Зоол. ж. 1974. Т. 53. № 12. С. 1894-1897.
- Гражданкин А.В. Кожная теплоотдача у пустынных птиц и рептилий // Зоол. ж. 1981. Т. 60. № 2. С. 265-270.
- Гэнн Д.Л. Температура тела пойкилотермных животных // Успехи современной биологии. 1944. Т. 17. № 1. С. 87-107.
- Динесман Л.Г. О распространении и экологии рептилий в связи с зонами солнечной радиации // Проблемы физической географии. 1949. Т. 14. С. 153-165.
- Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 1975. 398 с.
- Дольник В.Р. Стандартный метаболизм у позвоночных животных: в чем причины различий между пойкилотермными и гомойотермными классами // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 6. С. 643-654.
- Дольник В.Р. Происхождение гомойотермии – нерешенная проблема // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 6. С. 451–462.

- Доценко И.Б. Морфологические признаки и экологические особенности *Oligodon taeniolatus* (*Serpentes, Colubridae*) // Вестн. зоол. АН УССР. 1984. № 4. С. 23-26.
- Доценко И.Б. Памяти Евгения Максимовича Писанца // Современная герпетология. 2017. Т. 17. № 1/2. С. 75-80.
- Залетаев В.С. Жизнь в пустыне. М.: Мысль. 1976. 271 с.
- Захидов Т., 1938. Биология рептилий южных Кызыл-Кумов и хребта Нура-Тау. Ташкент. 1938 (Тр. Среднеазиатск. Ун-та. Сер. 8. Зоология. Вып. 54). 52 с.
- Иванов К. П. Мышечная система и химическая терморегуляция. М.–Л. 1965. 127 с.
- Иванов К.П. Биоэнергетика и температурный гомеостазис. Л. 1972. 172 с.
- Иголкина В.А., Черлин В.А. Выращивание змей в условиях террариума // Сборник научных статей. Материалы к Всесоюзному совещанию-семинару работников зоопарков СССР и 50-летию Ростовского зоопарка. Ростов-на-Дону. 1977. С. 91-94.
- Исабекова С.Б., Тлепбергенова Л.Н., Бабашев А.М., Карягина Н..М. О скоростях нагревания и охлаждения у различных представителей рептилий // Изв. АН Каз. ССР. Сер. биол. 1984. № 5. С. 69-72.
- Исабекова С. Б., Курбанова Г.В. Структурная организация гипоталамуса и участие его отдельных образований в терморегуляции у рептилий и млекопитающих // Известия АН Каз. ССР. Сер. биол. 1988. № 3. С. 9-15.
- Исабекова С.Б. Термобиология рептилий. Алма-Ата: Гылым. 1990. 227 с.
- Ишунин Г.И. О зимовках песчаной эфы // Изв. АН Узб. ССР. 1948. № 1. С. 89-96.
- Ишунин Г.И. Распространение, экология и ядовитость песчаной эфы в Средней Азии. Автореф. канд. дисс. Ташкент: Ин-т зоол. АН Узбек. ССР. 1949. 25 с.
- Калабухов Н.И. Спячка животных. Харьков. 1956. 268 с.
- Калецкая М.А. К биологии обыкновенной гадюки // Природа. 1956. № 5. С. 101-102.
- Кашкаров Д.Н. Экологический очерк восточной части пустыни Бетпак-Дала. Ташкент. 1935. 30 с.
- Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. М.–Л.: Госмедиздат. 1938. 602 с.
- Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. Учпедгиз. 1945. 384 с.
- Кашкаров Д.Н., Коровин. Е.П. Жизнь Пустыни. Биомедгиз: М.–Л. 1936. 250 с.
- Кашкаров Д.Н., Курбатов В.П., Экологический очерк фауны и позвоночных центральных Каракумов. // Труды САГУ. Сер. 12а, Геогр. 1929. Вып. 7. С. 56-83.
- Коросов А.В. Пространственная структура населения гадюки обыкновенной в антропогенных и естественных ландшафтах Карелии // Охрана живой природы. Мат. Всесоюзн. конф. молодых ученых. М. 1983. С.102-103.
- Коросов А.В. К изучению активности обыкновенной гадюки // Вторая конф. мол. ученых. Иркутск. 1984. С. 62.
- Коросов А.В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L.) // Современная герпетология. 2008. Том 8. Вып. 2. С. 118-136.
- Коросов А.В. Экология обыкновенной гадюки на Севере. Петрозаводск: Изд. ПетрГУ. 2010. 264 с.
- Коросов А.В. Очерки по экологии обыкновенной гадюки . LAP Lambert Academic Publishing. 2011. 380 с.
- Коротков Ю.М. Очерк экология популяций змей Приморского края . Владивосток. 1978. 74 с.
- Коштыянец Х.С. Основы сравнительной физиологии. Т. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 523 с.
- Ларионов П.Д. Об условиях зимовки гадюк на северной границе их распространения в долине Лены // Зоол. ж. 1961. Т. 40. № 2. С. 289-290.
- Лесняк А.П. О зимовке палласова щитомордника (*Agkistrodon halys*) в природе // Зоол. ж. 1962. Т. 41. № 8. С. 1263-1266.
- Либерман С.С., Покровская И.В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоол. ж. 1943. Т. 22. № 2. С. 247-256.
- Литвинов Н.А. Микроклиматические условия обитания и температура тела пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens*, *Reptilia*, *Sauria*) // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 2. С. 236-241.
- Литвинов Н.А. Температура тела и микроклиматические условия обитания рептилий Волжского бассейна // Зоол. ж. 2008. Т. 87. № 1. С. 62-74.
- Макеев В.М. О биологии степной гадюки Чу-Илийского плато // Зоол. журнал. 1964. Т. 43. № 11: С. 1726-1727.
- Мелкумян Л.С. Степень физиологической готовности и время ухода на зимовку некоторых видов ящериц // Экология. 1972. № 1. С. 105-107.
- Мелкумян Л.С. Материалы по эколого-физиологической характеристике аридных ящериц Араратской долины Армянской ССР // Биология (Ереван). 1979. № 1. С. 68-85.
- Минут-Сорохтина О.П. Физиология терморегуляции. М.: Медицина. 1972. 228 с.
- Минут-Сорохтина О.П. Нейрофизиология термической рецепции // Сенсорные системы. Нейрофизиологические и биофизические исследования. Л.: Наука. 1978. С. 82-101.
- Московские герпетологи (ред. О. Л. Россоломо, Е. А. Дунаев). М.: Изд-во КМК. 2003. 580 с.

- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа. 1963. 618 с.
- Недялков А.Д., Кочевский А.И. О зимней активности гюрзы // Вопросы герпетологии. Л. 1964. С. 48-49.
- Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.-Л. 1953. 602 с.
- Окулова Н.М. Влияние внешних температур на активность, поведение и температуру тела разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) // Зоол. журн. 1969. Т. 48. № 10. С. 1500-1506.
- Орлов Н.Л. Факультативная эндогенная терморегуляция питонов (*Boidae, Pythoninae*) и корреляция между эндотермными реакциями и поведенческой терморегуляцией // Зоол. журнал. 1986. Т. 65. № 4. С. 551-559.
- Персианова Л.А. Суточная активность самцов и самок песчаной эфы после выхода из зимовок в Южной Туркмении // Экология и биология животных Узбекистана. Ташкент: Фан. 1969. С. 323-326.
- Песков В.Н., Доценко И.Б., Зиненко А.И. Памяти Татьяны Ивановны Котенко // Вестник зоологии. 2013. Т. 47. № 2. С. 187–188.**
- Пестинский Б.В. Материалы по биологии ядовитых змей Средней Азии, их ловля и содержание в неволе // Тр. Узбек, зоол. сада, Ташкент. 1939. Т. 1. С. 4-62.
- Проссер Л. Сравнительная физиология животных. Т. 2. Ред. Проссер. Л.-М.: Мир. 1977. 84 с.
- Ралль Ю.М. Тепловые условия в норах песчаных грызунов и методы их изучения // Зоол. журнал. 1939. Т. 18. № 1. С. 110-119.
- Родионов В. Некоторые данные по газообмену у рептилий в состоянии переохлаждения // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел. биол. 1938. Т. 47. № 2. С. 182-187.
- Рустамов А.К. К фауне амфибий и рептилий Юго-Восточной Туркмении // Тр. Туркменского Сельхозинститута. Т. 8. 1956. Ашхабад. С. 293-306.
- Рюмин А.В. Температурная чувствительность позвоночных животных и биологический путь происхождения теплокровных форм. // Сб. студ. научн. работ МГУ. Москва. 1939. С. 55-84.
- Рюмин А.В. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных. // Успехи современной биологии. 1940. Т. 12. № 3. С. 504-15.
- Сапоженков Ю.Ф. О зимней активности рептилий в Восточных Кара-Кумах // Изв. АН Туркм. ССР. 1959. № 5. С. 89-91.
- Сергеев А.М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях // Докл. АН СССР. 1939. Т. 22. № 1. С. 49-52.
- Слоним А.Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. Изд. АН СССР. М. 1952. 327 с.
- Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа. 1971. 448 с.
- Слоним А.Д. Физиология терморегуляции. Л.: Наука. 1984. 378 с.
- Слоним А.Д. Эволюция терморегуляции. Л.: Наука. 1986. 74 с.
- Соколов В.Е., Сухов В.П., Чернышев Ю.М. Радиотелеметрическое исследование суточных колебаний температуры тела серого варана – *Varanus griseus* // Зоол. ж. 1975. Т. 54. № 9. С. 1347-1356.
- Соколов В.Е., Сухов В.П., Степанов А.В. Использование магнитоуправляемых контактов (герконов) для регистрации двигательной активности некоторых пресмыкающихся. // Зоол. ж. 1975. Т. 54. № 3. С. 438.
- Стрельников И.Д. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных // Известия Научного института имени П. Ф. Лесгафта. 1934. Том 17-18. С. 313-372.
- Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. ж. 1944. Т. 23. № 5. С. 250-256.
- Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации и взаимодействия физико-географических факторов в экологии животных различных ландшафтов (К вопросу о значении физической географии в экологии животных) // Проблемы физ. географии. 1948. № 13. С. 145-155.
- Стрельников И.Д. Экологическая терморегуляция у некоторых наземных беспозвоночных (насекомых) и позвоночных (рептилии и млекопитающие) // В кн.: Совещ. по экол. физиологии. Тез. Докл. М.-Л. Изд АН СССР. 1958. Вып. 1. С. 61-63.
- Стрельников И.Д. О терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий // Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. М.: Гос. научно-техническое изд-во литературы по геологии и охране недр. 1959. С. 129-143.
- Стрельникова Н.И., Стрельников С.И., Стрельников К.С. Иван Дмитриевич Стрельников (1887-1981). Путь в жизни и в науке. СПб: Изд-во «ЛЕМА». 2017. 148 с.
- Сыроечковский Е.Е. Материалы к биологии желтопузика (*Ophisaurus apodus Pall.*) // Бюл. о-ва испытателей природы. 1958. Т. 63. № 4. С. 43-48.
- Терентьев П.В. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. № 2. С. 14-23.
- Тофан В.Е. Особенности поведения и реакция земноводных и пресмыкающихся на отдельные фак-

- торы внешней среды // Исследования адаптивного поведения и высшая нервная деятельность (ВНД): Тр. ин-та/ Ин-т цитологии и генетики АН СССР. Сибирское отделение. Новосибирск. 1967. С. 148-149.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость соматической мускулатуры земноводных в связи с условиями существования вида // Зоол. ж. 1955. Т. 34. № 3. С. 578-588.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость клеточных белков холоднокровных животных в связи с видовым приспособлением к температурным условиям существования // Ж. общ. биол. 1956 а. Т. 17. № 2. С. 154-160.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость мускулатуры ракообразных в связи с условиями существования // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1956 б. № 5. С. 67-75.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость мускулатуры мидий и пиявок в связи с условиями существования вида // Зоол. ж. 1956 в. Т. 35. № 7. С. 953-964.
- Ушаков Б.П. Проблема тканевой и субстанциональной адаптации пойкилотермных животных к температурным условиям существования / В кн.: Эволюция функций нервной системы. Л. Изд. Медгиз. 1958 а. С. 54-66.
- Ушаков Б.П. О консервативности протоплазмы вида у пойкилотермных животных // Зоол. ж. 1958 б. Т. 37. № 5. С. 693-706.
- Ушаков Б.П. Проблема субстанциональной адаптации протоплазмы к повышенной температуре. Тез. докл. 6 Всесоюзн. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Харьков. 1958 в. С. 374-375.
- Ушаков Б.П. Физиология клетки и проблема вида в зоологии // Цитология. 1959 а. Т. 1. №5. С. 541-565.
- Ушаков Б.П. О механизме адаптации клеток животных // Цитология. 1959 б. Т. 1. № 1. С. 35-47.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость тканей – видовой признак пойкилотермных животных // Зоол. ж. 1959 в. Т. 38. № 9. С. 1292-1302.
- Ушаков Б.П., Гастева С.В. Температурный коэффициент термонаркоза соматической мускулатуры // ДАН СССР. 1953. Т. 88. № 6. С. 1071-1074.
- Ушаков Б.П., Даревский И.С. Сравнение теплоустойчивости мышечных волокон и отношение к температуре у двух симпатрических видов полупустынных ящериц // ДАН СССР. 1959. Т. 128. № 4. С. 833-835.
- Ушаков Б.П. Цитофизиологический анализ приспособления рептилий к высоким температурам пустыни / В кн.: Вопросы цитологии и общей физиологии. М.-Л. Изд. АН СССР. 1960 а. С. 355-367.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость различных тканей лягушек в связи с температурой их обитания. В кн.: Вопросы цитологии и протистологии. М.-Л. Изд. АН СССР. 1960 б. С. 84-99.
- Ушаков Б.П. Цитофизиологический анализ внутривидовой дифференцировки такырных круглоголов // ДАН СССР. 1962. Т. 144. № 5. С. 1178-1180.
- Ушаков В.Б. К вопросу о причине тепловой смерти скелетных мышечных волокон // Цитология. 1963 а. Т. 5. № 2. С. 204-211.
- Ушаков Б.П. Изменение теплоустойчивости клеток в онтогенезе и проблема консервативности клеток высших холоднокровных животных / В кн.: Проблемы цитозологии животных. М.-Л. Изд. АН СССР. 1963 б. С. 21-42.
- Ушаков Б.П. Изменение уровня теплоустойчивости мышечной ткани рептилий, связанные с сезоном и циклом размножения / В кн.: Проблемы цитозологии животных. М.-Л. Изд. АН СССР. 1963 в. С. 51-61.
- Ушаков Б.П. Исследование теплоустойчивости клеток и протоплазматических белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида / В кн.: Клетка и температура среды. М.-Л. Наука. 1964 а. С. 214-222.
- Ушаков Б.П. Анализ теплоустойчивости клеток и белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида // Автореф. дис. докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 1964 б. 72 с.
- Ушаков В.Б. К вопросу о причине тепловой смерти скелетных мышц холоднокровных животных // ДАН СССР. 1964 в. Т. 155. № 5. С. 1178-1181.
- Ушаков Б.П. Современное состояние вопроса о механизме теплового повреждения и причинах изменения теплоустойчивости клеток / В кн.: Теплоустойчивость клеток животных. М.-Л. Наука. 1965 а. С. 5-54.
- Ушаков В.Б. Анализ причин тепловой гибели скелетных мышц // Физиол. ж. 1965 б. Т. 51. №. 3. С. 388-394.
- Ушаков Б.П. Зависимость между уровнями теплоустойчивости разных белков у одного и того же вида в ряду пойкилотермных животных // Сб.: Общие вопросы физиологии адаптаций. Новосибирск. 1967. С. 78-79.
- Ушаков В.Б., Васильева В.В. Фотометрическое исследование тепловой гибели скелетных мышц лягушки / В кн.: Биофизика клетки. М. Наука. 1965. С. 131-139.

- Ушаков Б..П., Зандер Н.В. Адаптация мышечных волокон озерных лягушек, обитающих в теплых источниках, к термальному фактору // Биофизика. 1961. Т. 6. № 3. С. 322-327.
- Ушаков Б.П., Чернокожева И.С. Изменение уровня теплоустойчивости мышечной ткани головок лягушек в результате температурного воздействия на сперматозоиды // Цитология. 1963. Т. 5. № 2. С. 238-241.
- Ушаков Б.П., Амосова И.С., Пашкова И.М., Чернокожева И.С. Количественная оценка индивидуальной изменчивости теплоустойчивости клеток и сократительных белков // Цитология. 1968. Т. 10. № 1. С. 64-75.
- Фомина М.И. Суточная активность степной гадюки в весенне-летний период // Узбекский биологический журнал. 1965. № 1. С. 53-56.
- Хензель Г. Регулирование температуры тела / В «Процессы регулирования в биологии». М.: Изд. иностр. лит. 1960. С. 44-62.
- Хозацкий Л.И. Температура поверхности тела некоторых земноводных и пресмыкающихся // Вестник Ленинградского ун-та. 1959. № 21. С. 92–105.
- Хозацкий Л.И. Некоторые особенности теплообмена черепах // Герпетология. Ташкент: Наука. 1965. С. 36-39.
- Хозацкий Л.И. Некоторые особенности теплообмена у дальневосточной черепахи, *Trionyx sinensis* (Weigm.) // Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Л. 1981. С. 113-117.
- Хозацкий Л.И., Захаров А.М. Реакции некоторых ядовитых змей на температуру и свет / Ядовитые животные Средней Азии и их яды. Материалы Среднеазиатской конф., 1-3 окт. 1968. Ташкент. 1970. С. 164-176.
- Хозацкий Л.И., Смирнов П.К., Щеглова А.И. Особенности газообмена и теплообмена у сцинкового геккона // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. 1981. С. 141-142.
- Хозацкий Л.И., Смирнов П.К., Щеглова А.И. Экологические и эколого-физиологические характеристики некоторых ящериц // Механизмы поведения. Матер. 3 Всесоюз. конф. по поведению животных. М. 1983. С. 177-178.
- Хозацкий Л.И., Масленникова Л.С. Терморегуляция у мягкотелых черепах // Вопросы герпетологии. Киев. 1989. С. 271-272.
- Хозацкий Л.И., Яковлева Т.Л. Некоторые особенности водного обмена у амфибий // Вопросы герпетологии. Л.: Наука. 1985. С. 221-222.
- Хонякина З.П. Сезонная и суточная активность ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) в районе Кумторкалы Дагестанской АССР // Уч. зап. Дагестанск. ун-та, 11. Махачкала. 1962. С. 133-154.
- Целлариус А.Ю., Черлин В.А., Меньшиков Ю.Г. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии // Герпетологические исследования. Ленинград: ЛИСС. 1991. № 1. С. 61-103.
- Целлариус Е.Ю., Целлариус А.Ю. Температурные условия активности серого варана (*Varanus griseus*, Reptilia, Sauria) // Зоол. ж. 1997. Т. 76, №2. С. 206-211.
- Чан-Кьен, Систематика и экология обыкновенной гадюки (*Vipera berus* L., 1758) / Автореф. канд. дис. Зоологический ин-т АН СССР. Ленинград. 1967. 14 с.
- Червяцова О.Я. Рюмин Александр Владимирович: История открытия палеолитической живописи пещеры Шульган-Таш (Каповой) в рукописях и документах. Уфа. 2009. 212 с.
- Черлин В.А. Новая модель террариумов // Сборник научных статей. Материалы к Всесоюзному совещанию-семинару работников зоопарков СССР и 50-летию Ростовского зоопарка. Ростов-на-Дону. 1977 а. С. 41-43.
- Черлин В.А. Зависимость поведения эфы от микроклиматических условий // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов четвертой Всесоюзной герпетологической конференции. Ленинград, 1-3- февраля 1977. Ленинград. 1977 б. С. 223-224.
- Черлин В.А. Комбинированный полевой прибор для изучения микроклимата // Зоологический журнал. 1981. Т. 60. № 7. С. 1083-1087.
- Черлин В.А. Зависимость щиткования змей рода *Echis* от климатических факторов // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 2. С. 252-258.
- Черлин В.А. Стабилизация высокой температуры тела в эволюции позвоночных животных. // Успехи современной биологии. 1990. Т. 109. № 3. С. 440-52.
- Черлин В.А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство). СПб.: Издательство «Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”». 2010. 124 с.
- Черлин В.А. Организация процесса жизни как системы. СПб.: Издательство «Русско-Балтийский информационный центр “БЛИЦ”». 2012. 124 с.
- Черлин В.А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопред-

- дельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25-27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб. 2013. С. 32-39.
- Черлин В.А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing. 2014 а. 442 с.
- Черлин В.А. О статье С.С.Либерман и Н.В.Покровской по термобиологии прыткой ящерицы (1943 г.) // Принципы экологии. 2014 б. Т. 3. № 3. С. 25–32.
- Черлин В.А. Тепловые адаптации рептилий и механизмы их формирования // Принципы экологии. 2015. Т. 4. № 1. С. 17–76.
- Черлин В.А. Современный взгляд на термобиологию с позиции изучения рептилий // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 47-67.
- Черлин В.А. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи современной биологии. 2017. Т. 137. № 5. Стр. 479–497.
- Черлин В.А. Иван Дмитриевич Стрельников. Часть 1. Удивительная жизнь // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 103–148.
- Черлин В.А., Леонтьева О.А., Червяцова О.Я. Александр Владимирович Рюмин – забытый биолог // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 4. С. 39–76.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Термобиология и экология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок летом в Каракумах // Зоологический журнал. 1983. Т. 62. № 6. С. 897-908.
- Черлин В.А., Музыченко И.В. Сезонная изменчивость термобиологических показателей некоторых аридных ящериц // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. № 3. С. 406-416.
- Черлин В.А., Шепилов С.А. Термобиология среднеазиатской гюрзы (*Macrovipera lebetina turanica*) хребта Нуратау и гюрзы Чернова (*Macrovipera lebetina černovi*) западных Кызылкумов // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. №2. Стр. 242-247.
- Черномордигов В.В. О температурных реакциях пресмыкающихся // Зоол. журн. 1943. Т. 221. Вып. 5. С. 274-279.
- Черномордигов В.В. Суточный цикл активности некоторых пресмыкающихся. // Доклады Академии Наук СССР. 1947. Т. 67. № 5. Стр. 505-508.
- Черномордигов В.В. Экологические основы содержания рептилий в неволе // Труды Московского зоопарка. 1949. С. 151-153.
- Черномордигов В.В. Как содержать пресмыкающихся. М.: Московский зоопарк. 1950. 40 с.
- Черномордигов В.В. Значение температуры для жизнедеятельности пресмыкающихся / Автореф. канд. диссерт. М. 1961. 13 с.
- Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана. Ашхабад: Ылым. 1981. 312 с.
- Шилов И.А. О некоторых понятиях, связанных с изучением проблемы терморегуляции // Зоол. ж. 1962. Т. 41. № 4. С. 491-497.
- Шмидт-Нильсен К. Животные пустынь. Л.: Наука. 1972. 308 с.
- Щеглова А.И., Трусова В.К. Особенности теплообмена у сцинкового и гребнепалого гекконов // Вопросы герпетологии. 1973. Л.: Наука. С. 215-216.
- Щербак Н.Н. Ящурки Палеарктики. Киев: Наукова думка. 1974. 296 с.
- Щербак Н.Н. Изучение отношения пресмыкающихся к температуре // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев. 1989. С. 124-128.
- Ядгаров Т.Я. Материалы по экологии серого варана из бассейна Сурхандарьи // Герпетология Средней Азии. Ташкент. 1968. С. 24-28.
- Cherlin V.A. Method of Ecology-Physiological Matrix of Species in Researches on Reptile Biology // Герпетологические исследования. Ленинград: ЛИСС. 1991. № 1. С. 138-146.
- Cherlin V.A. The activity statuses and their significance in physiological ecology of reptiles and other ectothermic animals. In: Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing. 2015 а. P. 11-54.
- Cherlin V.A. Why the complex of thermobiological characters is so and not another? In: Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing. 2015 б. P. 55-116.
- Cherlin V.A. Physiology-ecological matrix and its significance in biology of reptiles. In: Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing. 2015 с. P. 117-125.
- Cowles R.B. Semantics in biothermal studies // Science. 1962. N 135. P. 670.
- Cowles R.B., Bogert C.M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles // Bulletin of the American Museum of Natural History. 1944. N. 83. P. 261-296.
- Dolnik V.R., Kendeigh S.C., Gavrillov V.M. Avian energetics / In: J. Pinowski and S.C. Kendeigh (eds). Granivorous birds in ecosystems, IBP. Cambridge University 1977. Press. P. 127-204.
- Glossary of terms for thermal physiology. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology

- of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission) // Journal of Thermal Biology. 2003. No 28. P. 75–106.
- Herter K. Die Vorzugstemperaturen bei Landtieren. // Naturwissenschaften. Berlin. 1941. Vol. 29. P. 155-164.
- Strelnikov I.D. Influence des radiations solaires sur la température du corps des insectes // C. R. Acad. des Sciences de Paris. 1931. T. 192. P. 1317-1319.

STUDY OF THE REPTILE THERMOBIOLOGY IN THE WORLD AND IN THE USSR/THE RUSSIAN FEDERATION 2. STUDIES OF THE REPTILE THERMOBIOLOGY IN THE USSR/ THE RUSSIAN FEDERATION

CHERLIN

Vladimir Alexandrovich

Dagestan state univeersity, cherlin51@mail.ru

Received on: 31 March 2019

Published on: 26 December 2019

References

- Andreev I. F. Adaptations of reptiles to high temperatures of desert, *Uchenye zapiski biologicheskogo fakul'teta Chernovickogo universiteta*. 1948. T. 1. No. 1. P. 109–118.
- Andrushko A. M. Lange N. O. Emel'yanova E. N. Ecological observations of reptiles in the Iskander station in the region of Kizyl-Arvatand in the Krasnovodsk district (Turkmenistan), *Voprosy ekologii i biocenologii*. 1939. No. 4. M.; L. P. 207.
- Ardamackaya T. B. To the biology of the steppe viper of the Black Sea Reserve area, *Trudy Chernomorskogo zapovednika*. Vyp. 2. Golaya pristan'. 1958. P. 107–109.
- Ataev Ch. About wintering of the Caucasian agama in Turkmenistan, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1973. P. 19–20.
- Ataev Ch. Materials on the ecology of the copper-tailed skink in the Kopet-Dag mountains, *Zhivotnyy mir Turkmenii*. Ashhabad: Ylym, 1970. P. 144–149.
- Ataev Ch. Reptiles of the mountains of Turkmenistan. Ashhabad: Ylym, 1985. 344 p.
- Bogdanov O. P. Ecology of reptiles of Central Asia. Tashkent: Nauka, 1965. 259 p.
- Bogdanov O. P. Factors affecting the reproduction of reptiles of Central Asia, *Voprosy gerpetologii*. L., 1964. P. 11–12.
- Bogdanov O. P. Fauna of the Uzbek SSR, 1. Amphibians and reptiles. Tash-kent: Izd-vo AN Uzbekskoy SSR, 1960. 260 p.
- Bogdanov O. P. Reptiles of Turkmenistan. Ashhabad: Izd-vo AN TSSR, 1962. 235 p.
- Bogdanov O. P. To the ecology of the caw-scaled viper, *Izvestiya AN Uzbekskoy SSR*. Tashkent, 1950. No. 5. P. 86–97.
- Borkin L. Ya. Cherlin V. A. Basarukin A. M. Maymin M. Yu. Thermobiology of the Far-Eastern skink (*Eumeces latiscuttatus*) on Kunashir island, southern Kuril Islands, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2005. T. 3/4. P. 5–28.
- Borkin L. Ya. Semenov D. V. Temperature and daily activity of the *Phrynocephalus versicolor* (Reptilia, Agamidae) in the Zaalay Gobi, *Zoologicheskij zhurnal*. 1986. T. 65. No. 11. P. 1655–1663.
- Borkin L. Ya. Lev Isaakovich Khozatsky (1913-1992) as a zoologist-herpetologist and paleontologist, *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*. 2013. T. 317. No. 4. P. 356–371.
- Budyko M. I. Thermal regime of dinosaurs, *Zhurnal obschey biologii*. 1978. T. 39. No. 2. P. 179–188.
- Cellarius A. Yu. Cherlin V. A. Men'shikov Yu. G. Preliminary report on the studies of the biology of *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) in Central Asia, *Gerpetologicheskie issledovaniya*. L.: LISS, 1991. No. 1. P. 61–103.
- Cellarius E. Yu. Cellarius A. Yu. Temperature conditions of activity of the gray monitor (*Varanus griseus*, Reptilia, Sauria), *Zoologicheskij zhurnal*. 1997. T. 76. No. 2. P. 206–211.
- Cherlin V. A. Leont'eva O. A. Chervyacova O. Ya. Alexander Vladimirovich Ryumin – a forgotten biologist, *Principy ekologii*. 2016. T. 5. No. 4. P. 39–76.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. Seasonal variability of the thermobiological parameters of some arid lizards, *Zoologicheskij zhurnal*. 1988. T. 67. No. 3. P. 406–416.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. Thermal biology and ecology of the reticular racerunner (*Eremias grammica*), toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus*) and Lichtenstein toad-headed agama (*Ph. Interscapularis*) in the summer in the Karakum desert, *Zoologicheskij zhurnal*. 1983. T. 62. No. 6. P. 897–908.
- Cherlin V. A. Shepilov S. A. Thermobiology of the Central Asian viper (*Macrovipera lebetina turanica*) of the Nuratau ridge and the Chernov's viper (*Macrovipera lebetina černovi*) of the western Kyzylkum, *Zoologicheskij zhurnal*. 2014. T. 93. No. 2. P. 242–247.
- Cherlin V. A. A modern view on thermobiology from the point of view of studying reptiles, *Biosfera*. 2016.

- T. 8. No. 1. P. 47–67.
- Cherlin V. A. A new model of terrariums, Materialy k Vsesoyuznomu soveschaniyu-seminaru rabotnikov zooparkov SSSR i 50-letiyu Rostovskogo zooparka: Sbornik nauchnyh statey. Rostov n/D, 1977a. P. 41–43.
- Cherlin V. A. About the article by S. S. Liberman and N. V. Pokrovskaya on the thermobiology of the sand lizard (1943), Principy ekologii. 2014. b. T. 3. No. 3. P. 25–32.
- Cherlin V. A. Combined field device for studying microclimate, Zoologicheskij zhurnal. 1981. T. 60. No. 7. P. 1083–1087.
- Cherlin V. A. Dependence of behavior of the saw-scaled viper on microclimatic conditions, Voprosy gerpetologii: Avtoref. dokladov chetvertoy Vsesoyuz. gerpetologicheskoy konf. Leningrad, 1–3 fevralya 1977. L., 1977b. P. 223–224.
- Cherlin V. A. Difficulties and possible errors in the field research on the thermobiology of reptiles, Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ih resheniya: Stat'i po materialam dokladov Pervoy mezhdunar. molodezhnoy konf. gerpetologov Rossii i sopredel'nyh stran (Sankt-Peterburg, Rossiya, 25–27 noyabrya 2013 g.). SPb., 2013. P. 32–39.
- Cherlin V. A. Ivan Dmitrievich Strelnikov. Part 1. Amazing life, Principy ekologii. 2018. No. 3. P. 103–148.
- Cherlin V. A. Method of Ecology-Physiological Matrix of Species in Researches on Reptile Biology, Gerpetologicheskie issledovaniya. L.: LISS, 1991. No. 1. P. 138–146.
- Cherlin V. A. Organization of the process of life as a system. SPb.: Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr "BLIC", 2012. 124 p.
- Cherlin V. A. Physiology-ecological matrix and its significance in biology of reptiles, Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015p. P. 117–125.
- Cherlin V. A. Reptiles: temperature and ecology. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing, 2014a. 442 p.
- Cherlin V. A. Stabilization of high body temperature in the evolution of vertebrates, Uspehi sovremennoy biologii. 1990. T. 109. No. 3. P. 440–452.
- Cherlin V. A. The activity statuses and their significance in physiological ecology of reptiles and other ectothermic animals, Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015a. P. 11–54.
- Cherlin V. A. The dependence of the scaling in snakes of the genus *Echis* on climatic factors, Zoologicheskij zhurnal. 1983. T. 62. No. 2. P. 252–258.
- Cherlin V. A. The significance of changes in the intensity of coupled and non-coupled respiration of mitochondria in the evolution of vertebrate animals, Uspehi sovremennoy biologii. 2017. T. 137. No. 5. P. 479–497.
- Cherlin V. A. Thermal adaptations of reptiles and mechanisms of their formation, Principy ekologii. 2015. T. 4. No. 1. P. 17–76.
- Cherlin V. A. Thermal biology of reptiles. General information and research methods (manual) SPb.: Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr "BLIC", 2010. 124 p.
- Cherlin V. A. Why the complex of thermobiological characters is so and not another?, Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken, Lambert Academic Publishing, 2015b. P. 55–116.
- Chernomordikov V. V. Ecological basics of capturing reptiles, Trudy Moskovskogo zooparka. 1949. P. 151–153.
- Chernomordikov V. V. How to keep reptiles. M.: Moskovskiy zoopark, 1950. 40 p.
- Chernomordikov V. V. On the temperature reactions of reptiles, Zoologicheskij zhurnal. 1943. T. 221. Vyp. 5. P. 274–279.
- Chernomordikov V. V. The daily activity cycle of some reptiles, Doklady Akademii nauk SSSR. 1947. T. 67. No. 5. P. 505–508.
- Chernomordikov V. V. The value of temperature for the reptiles life: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M., 1961. 13 p.
- Chervyacova O. Ya. Ryumin Alexander Vladimirovich: The history of the discovery of the Paleolithic painting of the Shulgan-Tash (Kapova) cave in manuscripts and documents. Ufa, 2009. 212 p.
- Cowles R. B. Semantics in biothermal studies, Science. 1962. No 135. P. 670.
- Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles, Bulletin of the American Museum of Natural History. 1944. No 83. P. 261–296.
- Dinesman L. G. On the distribution and ecology of reptiles in connection with the zones of solar radiation, Problemy fizicheskoy geografii. 1949. T. 14. P. 153–165.
- Docenko I. B. Morphological features and environmental peculiarities of *Oligodon taeniolatus* (Serpentes, Colubridae), Vestnik zoologii. 1984. No. 4. P. 23–26.
- Docenko I. B. To the memory of Yevgeniy Maksimovich Pisanets, Sovremennaya gerpetologiya. 2017. T. 17. No. 1/2. P. 75–80.
- Dol'nik V. R. Standard metabolism in vertebrates: what are the reasons for the differences between

- poikilothermic and homeothermic classes, *Zoologicheskij zhurnal*. 2002. T. 81. No. 6. P. 643–654.
- Dol'nik V. R. The migratory state of birds. M.: Nauka, 1975. 398 p.
- Dol'nik V. R. The origin of homeothermia is an unresolved problem, *Zhurnal obschey biologii*. 2003. T. 64. No. 6. P. 451–462.
- Dolnik V. R., Kendeigh S. C., Gavrillov V. M. Avian energetics, J. Pinowski and S. C. Kendeigh (eds.). *Granivorous birds in ecosystems*, IBP. Cambridge University Press, 1977. R. 127–204.
- Fomina M. I. Daily activity of the steppe viper in the spring-summer period, *Uzbekskiy biologicheskij zhurnal*. 1965. No. 1. P. 53–56.
- Gavrillov V. M. Dependence of metabolism on behavior of some passerines, *Povedenie zhivotnyh*. M.: Nauka, 1972. P. 241–243.
- Gavrillov V. M. Directions of bioenergetic adaptations to the seasonality of climate in birds, *Materialy VII Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konferencii*. Kiev: Naukova Dumka, 1977. Ch. 1. P. 124–126.
- Gavrillov V. M. Ecological, functional and thermodynamic prerequisites and consequences of the emergence and development of homeothermy on the example of the study of bird energy, *Zhurnal obschey biologii*. 2012. T. 73. No. 2. P. 88–113.
- Genn D. L. Body temperature of poikilothermic animals, *Uspehi sovremennoy biologii*. 1944. T. 17. No. 1. P. 87–107.
- Glossary of terms for thermal physiology. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission), *Journal of Thermal Biology*. 2003. No 28. R. 75–106.
- Grazhdankin A. V. Dermal water-yielding capacity in desert birds and reptiles, *Zoologicheskij zhurnal*. 1981. T. 60. No. 2. P. 265–270.
- Grazhdankin A. V. Features of the skin morphology of terrestrial reptiles in connection with thermoregulation, *Zoologicheskij zhurnal*. 1974. T. 53. No. 12. P. 1894–1897.
- Grazhdankin A. V. Reactions of reptiles of arid territories to high temperatures and insolation, *Zoologicheskij zhurnal*. 1973. T. 52. No. 4. P. 552–560.
- Henzel' G. Regulation of body temperature, *Processy regulirovaniya v biologii*. M.: Izd-vo inostr. lit., 1960. P. 44–62.
- Herter K. Die Vorzugstemperaturen bel Landtieren, *Naturwissenschaften*. Berlin. 1941. Vol. 29. P. 155–164.
- Hozackiy L. I. Maslennikova L. S. Thermoregulation in soft-bodied turtles, *Voprosy gerpetologii*. Kiev, 1989. P. 271–272.
- Hozackiy L. I. Smirnov P. K. Scheglova A. I. Ecological and ecological-physiological characteristics of some lizards, *Mehanizmy povedeniya: Materialy 3 Vsesoyuzn. konf. po povedeniyu zhivotnyh*. M., 1983. P. 177–178.
- Hozackiy L. I. Smirnov P. K. Scheglova A. I. Peculiarities of gas exchange and heat exchange in the plate-tailed gecko, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1981. P. 141–142.
- Hozackiy L. I. Yakovleva T. L. Some features of water metabolism in amphibians, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1985. P. 221–222.
- Hozackiy L. I. Zaharov A. M. Reactions of some poisonous snakes to temperature and light, *Yadovitye zhivotnye Sredney Azii i ih yady: Materialy Sredneaziatskoy konf.*, 1–3 okt. 1968. Tashkent, 1970. P. 164–176.
- Hozackiy L. I. Some features of heat transfer in the Far-Eastern tortoise, *Trionyx sinensis* (Weigm.), *Gerpetologicheskie issledovaniya v Sibiri i na Dal'nem Vostoke*. L., 1981. P. 113–117.
- Hozackiy L. I. Some features of heat transfer in turtles, *Gerpetologiya*. Tashkent: Nauka, 1965. P. 36–39.
- Hozackiy L. I. The body surface temperature of some amphibians and reptiles, *Vestnik Leningradskogo universiteta*. 1959. No. 21. P. 92–105.
- Igolkina V. A. Cherlin V. A. Growing snakes in conditions of terrarium, *Materialy k Vsesoyuznomu soveshaniyu-seminaru rabotnikov zooparkov SSSR i 50-letiyu Rostovskogo zooparka: Sbornik nauchnyh statey*. Rostov n/D, 1977. P. 91–94.
- Isabekova S. B. Kurbanova G. V. Structural organization of the hypothalamus and the participation of its individual formations in thermoregulation in reptiles and mammals, *Izvestiya AN KazSSR. Ser. biol.* 1988. No. 3. P. 9–15.
- Isabekova S. B. Tlepbergenova L. N. Babashev A. M. Karyagina N. M. On the rates of heating and cooling in various representatives of reptiles, *Izvestiya AN KazSSR. Ser. biol.* 1984. No. 5. P. 69–72.
- Isabekova S. B. Thermobiology of reptiles. Alma-Ata: Gylm, 1990. 227 p.
- Ishunin G. I. Distribution, ecology and toxicity of saw-scaled vipers in Central Asia: *Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk*. Tashkent, 1949. 25 p.
- Ishunin G. I. On the wintering of saw-scaled vipers, *Izvestiya AN UzbSSR*. 1948. No. 1. P. 89–96.
- Ivanov K. P. Bioenergy and temperature homeostasis. L., 1972. 172 p.
- Ivanov K. P. Muscular system and chemical thermoregulation. M.; L., 1965. 127 p.
- Kalabuhov N. I. Hibernation of animals. Har'kov, 1956. 268 p.

- Kaleckaya M. A. To the biology of the common adder, *Priroda*. 1956. No. 5. P. 101–102.
- Kashkarov D. N. Kurbatov V. P. Ecological essay on the fauna and vertebrates of the central Karakum, *Trudy SAGU. Ser. 12a. Geogr.* 1929. Vyp. 7. P. 56–83.
- Kashkarov D. N. Basics of animal ecology. L.: Uchpedgiz, 1945. 384 p.
- Kashkarov D. N. Basics of animal ecology. M.; L.: Gosmedizdat, 1938. 602 p.
- Kashkarov D. N. Ecological essay of the eastern part of the Betpak-Dala desert. Tashkent, 1935. 30 p.
- Kashkarov D. N. Life in the desert. M.; L.: Biomedgiz, 1936. 250 p.
- Korosov A. V. A simple model of basking in the European adder (*Vipera berus* L.), *Sovremennaya gerpetologiya*. 2008. T. 8. Vyp. 2. P. 118–136.
- Korosov A. V. Ecology of the European adder in the North. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 264 p.
- Korosov A. V. Essays on the ecology of the European adder. LAP Lambert Academic Publishing, 2011. 380 p.
- Korosov A. V. The spatial structure of the population of the European adder in the anthropogenic and natural landscapes of Karelia, *Ohrana zhivoy prirody: Materialy Vsesoyuz. konf. molodyh uchenyh. M.*, 1983. P. 102–103.
- Korosov A. V. To the study of the activity of the European adder, *Vtoraya konferenciya molodyh uchenyh. Irkutsk*, 1984. P. 62.
- Korotkov Yu. M. Essay on the ecology of snake populations in Primorsky Krai. Vladivostok, 1978. 74 p.
- Koshtoyanc X. S. Basics of comparative physiology. T. 1. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1950. 523 p.
- Larionov P. D. About wintering conditions of the European adder at the northern border of its distribution in the Lena river valley, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1961. T. 40. No. 2. P. 289–290.
- Lesnyak A. P. On the wintering of the mamushi (*Agkistrodon halys*) in nature, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1962. T. 41. No. 8. P. 1263–1266.
- Liberman S. S. Pokrovskaya I. V. Materials on the ecology of the sand lizard, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1943. T. 22. No. 2. P. 247–256.
- Litvinov N. A. Body temperature and microclimatic habitat conditions of reptiles of the Volga basin, *Zoologicheskiy zhurnal*. 2008. T. 87. No. 1. P. 62–74.
- Litvinov N. A. Microclimatic habitat conditions and body temperature of the squeaky Gecko (*Alsophylax pipiens*, Reptilia, Sauria), *Zoologicheskiy zhurnal*. 2007. T. 86. No. 2. P. 236–241.
- Makeev V. M. On the biology of the steppe viper in the Chu-Ili plateau, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1964. T. 43. No. 11. P. 1726–1727.
- Melkumyan L. S. Materials on the ecological and physiological characteristics of arid lizards of the Ararat valley in the Armenian SSR, *Biologiya (Erevan)*. 1979. No. 1. P. 68–85.
- Melkumyan L. S. The degree of physiological readiness and the time of leaving for wintering of some species of lizards, *Ekologiya*. 1972. No. 1. P. 105–107.
- Moscow herpetologists, Red. O. L. Rossolimo, E. A. Dunaev. M.: KMK, 2003. 580 p.
- Naumov N. P. Ecology of animals. M.: Vysshaya shkola, 1963. 618 p.
- Nedyalkov A. D. Kochevskiy A. I. On the winter activity of the gyurza, *Voprosy gerpetologii. L.*, 1964. P. 48–49.
- Nil'sen K. Desert Animals. L.: Nauka, 1972. 308 p.
- Novikov G. A. Field studies on the ecology of terrestrial vertebrates. M.; L., 1953. 602 p.
- Okulova N. M. The influence of external temperatures on the activity, behavior and body temperature of the stepperunner (*Eremias arguta*), *Zoologicheskiy zhurnal*. 1969. T. 48. No. 10. P. 1500–1506.
- Orlov N. L. Optional endogenous thermoregulation of pythons (*Boidae*, *Pythoninae*) and the correlation between endothermic reactions and behavioral thermoregulation, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1986. T. 65. No. 4. P. 551–559.
- Persianova L. A. Daily activity of males and females of the saw-scaled viper after leaving wintering in South Turkmenistan, *Ekologiya i biologiya zhivotnyh Uzbekistana*. Tashkent: Fan, 1969. P. 323–326.
- Peskov V. N. Docenko I. B. Zinenko A. I. On the memory of Tatyana Ivanovna Kotenko, *Vestnik zoologii*. 2013. T. 47. No. 2. P. 187–188.
- Pestinskiy B. V. Materials on the biology of poisonous snakes of Central Asia, their catching and keeping in captivity, *Trudy Uzbekskogo zoologicheskogo sada*. Tashkent, 1939. T. 1. P. 4–62.
- Prosser L. Comparative physiology of animals. T. 2. L.; M.: Mir, 1977. 84 p.
- Rall' Yu. M. Thermal conditions in burrows of sand rodents and methods of their study, *Zoologicheskiy zhurnal*. 1939. T. 18. No. 1. P. 110–119.
- Rodionov V. Some data on gas exchange in reptiles in a state of hypothermia, *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otd. biol.* 1938. T. 47. No. 2. P. 182–187.
- Rustamov A. K. To the fauna of amphibians and reptiles of Southeast Turkmenistan, *Trudy Turkmeneskogo sel'hozinstituta*. 1956. T. 8. P. 293–306.
- Ryumin A. V. The temperature sensitivity of vertebrates and the biological pathway of the origin of warm-blooded forms, *Sbornik studencheskih nauchnyh rabot MGU. M.*, 1939. P. 55–84.
- Ryumin A. V. The value of temperature in ontogenesis and phylogenesis of animals, *Uspehi sovremennoy*

- biologii. 1940. T. 12. No. 3. P. 504–515.
- Sapozhenkov Yu. F. On the winter activity of reptiles in the Eastern Kara-Kum, *Izvestiya AN TurkmSSR*. 1959. No. 5. P. 89–91.
- Scheglova A. I. Trusova V. K. Features of heat transfer in plate-tailed and spine-foot geckos, *Voprosy gerpetologii*. L.: Nauka, 1973. P. 215–216.
- Scherbak N. N. Study of the relation of reptiles to temperature, *Rukovodstvo po izucheniyu zemnovodnyh i presmykayushchih*. Kiev, 1989. P. 124–128.
- Scherbak N. N. The racerunners of Palearctic. Kiev: Naukova dumka, 1974. 296 p.
- Seasonal and daily activity of the toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus*) in the Kumtorkala region of the Dagestan ASSR, *Uchenye zapiski Dagestanskogo universiteta*, 11. Mahachkala, 1962. P. 133–154.
- Sergeev A. M. Temperature of reptiles in nature, *Doklady AN SSSR*. 1939. T. 22. No. 1. P. 49–52.
- Shammakov S. Reptiles of the lowland Turkmenistan. Ashhabad: Ylym, 1981. 312 p.
- Shilov I. A. On some concepts related to the study of the problem of thermoregulation, *Zoologicheskii zhurnal*. 1962. T. 41. No. 4. P. 491–497.
- Slonim A. D. Animal heat and its regulation in mammals. M.: Izd-vo AN SSSR, 1952. 327 p.
- Slonim A. D. Ecological physiology of animals. M.: Vysshaya shkola, 1971. 448 p.
- Slonim A. D. Evolution of thermoregulation. L.: Nauka, 1986. 74 p.
- Slonim A. D. Physiology of thermoregulation. L.: Nauka, 1984. 378 c.
- Sokolov V. E. Suhov V. P. Chernyshev Yu. M. Radio-telemetric study of daily fluctuations in body temperature of the gray monitor lizard – *Varanus griseus*, *Zoologicheskii zhurnal*. 1975. T. 54. No. 9. P. 1347–1356.
- Sokolov V. E. Suhov V. P. Stepanov A. V. The use of magnetically controlled contacts for recording the motor activity of some reptiles, *Zoologicheskii zhurnal*. 1975. T. 54. No. 3. P. 438.
- Sorohtina O. P. Neurophysiology of thermal reception, *Sensornye sistemy. Neyrofiziologicheskie i biofizicheskie issledovaniya*. L.: Nauka, 1978. P. 82–101.
- Sorohtina O. P. Physiology of thermoreception. M.: Medicina, 1972. 228 p.
- Strel'nikov I. D. Ecological thermoregulation in some terrestrial invertebrates (insects) and vertebrates (reptiles and mammals), *Soveschanie po ekologicheskoy fiziologii: Tez. dokl. M.; L.: Izd-vo AN SSSR*, 1958. Vyp. 1. P. 61–63.
- Strel'nikov I. D. Light as a factor in animal ecology. Article 1. The effect of solar radiation on the temperature of some poikilothermic animals, *Izvestiya Nauchnogo instituta imeni P. F. Lesgafta*. 1934. T. 17–18. P. 313–372.
- Strel'nikov I. D. Light as a factor in animal ecology. Article One. The effect of solar radiation on body temperature of some poikilothermic animals, *Zoologicheskii zhurnal*. 1944. T. 23. No. 5. P. 250–256.
- Strel'nikov I. D. On thermoregulation in modern reptiles and on the probable thermal regime of Mesozoic reptiles, *Voprosy paleobiologii i biostratigrafii*. M.: Gop. nauchno-tehnicheskoe izd-vo literatury po geologii i ohrane nedr, 1959. P. 129–143.
- Strel'nikov I. D. The value of solar radiation and the interaction of physical and geographical factors in the ecology of animals of different landscapes (To the question of the importance of physical geography in animal ecology), *Problemy fizicheskoy geografii*. 1948. No. 13. P. 145–155.
- Strel'nikova N. I. Strel'nikov S. I. Strel'nikov K. S. Ivan Dmitrievich Strel'nikov (1887–1981). Path in life and science. SPb.: LEMA, 2017. 148 p.
- Strel'nikov I. D. Influence des radiations solaires sur la température du corps des insectes, *C. R. Acad. des Sciences de Paris*. 1931. Vol. 192. P. 1317–1319.
- Syroechkovskiy E. E. Materials for the biology of the grass lizard (*Ophisaurus apodus* Pall.), *Byulleten' obschestva ispytateley prirody*. 1958. T. 63. No. 4. P. 43–48.
- Systematics and ecology of the common adder (*Vipera berus* L., 1758): *Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk*. L., 1967. 14 p.
- Terent'ev P. V. The influence of climatic temperature on the size of snakes and tailless amphibians, *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1951. T. 56. No. 2. P. 14–23.
- Tofan V. E. Features of behavior and the reaction of amphibians and reptiles to some environmental factors, *Issledovaniya adaptivnogo povedeniya i vysshaya nervnaya deyatel'nost' (VND): Tr. In-ta citologii i genetiki AN SSSR. Sibirskoe otdelenie. Novosibirsk*, 1967. P. 148–149.
- Ushakov B. P. Amosova I. S. Pashkova I. M. Chernokozheva I. S. Quantitative assessment of the individual variability of the heat resistance of cells and contractile proteins, *Citologiya*. 1968. T. 10. No. 1. P. 64–75.
- Ushakov B. P. Chernokozheva I. S. Changes in the level of thermal stability of the muscle tissue of frog tadpoles as a result of temperature effects on spermatozoa, *Citologiya*. 1963. T. 5. No. 2. P. 238–241.
- Ushakov B. P. Darevskiy I. S. Comparison of the heat resistance of muscle fibers and the relation to

- temperature in two sympatric species of semi-desert lizards, DAN SSSR. 1959. T. 128. No. 4. P. 833–835.
- Ushakov B. P. Gasteva S. V. The temperature coefficient of thermonarcosis of somatic muscles, DAN SSSR. 1953. T. 88. No. 6. P. 1071–1074.
- Ushakov B. P. Vasil'eva V. V. Photometric study of thermal death of frog skeletal muscles, Biofizika kletki. M.: Nauka, 1965. P. 131–139.
- Ushakov B. P. Zander N. V. The adaptation of muscle fibers of lake frogs living in warm springs to the thermal factor, Biofizika. 1961. T. 6. No. 3. P. 322–327.
- Ushakov B. P. Analysis of the causes of thermal death of skeletal muscles, Fiziologicheskii zhurnal. 1965b. T. 51. No. 3. P. 388–394.
- Ushakov B. P. Analysis of the heat resistance of cells and proteins of poikilothermic animals in relation to a species problem: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. L.: ZIN AN SSSR, 1964b. 72 p.
- Ushakov B. P. Cell physiology and the species problem in zoology, Citologiya. 1959a. T. 1. No. 5. P. 541–565.
- Ushakov B. P. Changes in the heat resistance of cells in ontogenesis and the problem of cells conservatism of higher cold-blooded animals, Problemy citoekologii zhivotnyh. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1963b. P. 21–42.
- Ushakov B. P. Changes in the level of heat resistance of reptile muscle tissue associated with the season and the breeding cycle, Problemy citoekologii zhivotnyh. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1963v. P. 51–61.
- Ushakov B. P. Cytophysiological analysis of intraspecific differentiation in the toad-headed lizard, DAN SSSR. 1962. T. 144. No. 5. P. 1178–1180.
- Ushakov B. P. Cytophysiological analysis of the adaptation of reptiles to high desert temperatures, Voprosy citologii i obschey fiziologii. M.; L.: Izd. AN SSSR, 1960a. P. 355–367.
- Ushakov B. P. Heat resistance of the crustacean muscles in relation to the habitat conditions, Izvestiya AN SSSR. Ser. biol. 1956b. No. 5. P. 67–75.
- Ushakov B. P. Heat resistance of various frog tissues in relation to the temperature of their habitat, Voprosy citologii i protistologii. M.; L.: Izd. AN SSSR, 1960b. P. 84–99.
- Ushakov B. P. Investigation of the heat resistance of cells and protoplasmic proteins of poikilothermic animals in relation to a species problem, Kletka i temperatura sredy. M.; L.: Nauka, 1964a. P. 214–222.
- Ushakov B. P. On the conservatism of the species protoplasm in poikilothermic animals, Zoologicheskii zhurnal. 1958b. T. 37. No. 5. P. 693–706.
- Ushakov B. P. On the mechanism of adaptation of animal cells, Citologiya. 1959b. T. 1. No. 1. P. 35–47.
- Ushakov B. P. The current state of the issue about the mechanism of thermal damage and the causes of changes in the heat resistance of cells, Teploustoychivost' kletok zhivotnyh. M.; L.: Nauka, 1965a. P. 5–54.
- Ushakov B. P. The dependence between the levels of the thermal resistance of different proteins in the same species in the row of poikilothermic animals, Obschie voprosy fiziologii adaptatsiy. Novosibirsk, 1967. P. 78–79.
- Ushakov B. P. The heat resistance of cellular proteins of cold-blooded animals in relation to the species adaptation to the temperature conditions of the habitat, Zhurnal obschey biologii. 1956a. T. 17. No. 2. P. 154–160.
- Ushakov B. P. The heat resistance of the muscles of mussels and leeches in relation to the habitat conditions of the species, Zoologicheskii zhurnal. 1956v. T. 35. No. 7. P. 953–964.
- Ushakov B. P. The heat resistance of tissues is a species sign of poikilothermic animals, Zoologicheskii zhurnal. 1959v. T. 38. No. 9. P. 1292–1302.
- Ushakov B. P. The problem of the substantial adaptation of protoplasm to elevated temperature, Tezisy dokladov 6 Vsesoyuznogo s'ezda anatomov, gistologov i embriologov. Har'kov, 1958v. P. 374–375.
- Ushakov B. P. The problem of tissue and substantial adaptation of poikilothermic animals to the habitat temperature conditions of the species, Evolyuciya funktsiy nervnoy sistemy. L.: Medgiz, 1958a. P. 54–66.
- Ushakov B. P. Thermal stability of somatic musculature of amphibians in relation to the habitat conditions of the species, Zoologicheskii zhurnal. 1955. T. 34. No. 3. P. 578–588.
- Ushakov B. P. To the question of the cause of thermal death of skeletal muscle fibers, Citologiya. 1963a. T. 5. No. 2. P. 204–211.
- Ushakov B. P. To the question of the cause of thermal death of skeletal muscles of cold-blooded animals, DAN SSSR. 1964v. T. 155. No. 5. P. 1178–1181.
- Vasil'ev B. D. Vasil'eva A. B. Life and scientific heritage of Aleksey Mikhailovich Sergeev (1912–1943), Zoologicheskii zhurnal. 2012. T. 91. No. 11. P. 1283–1290.
- Yadgarov T. Ya. Materials on the ecology of the gray monitor from the Surkhandarya basin, Gerpetologiya Sredney Azii. Tashkent, 1968. P. 24–28.
- Zahidov T. Biology of reptiles of the southern Kyzyl-Kum and Nura-Tau ridge. Tashkent, 1938. 52 p.
- Zaletaev V. S. Life in the desert. M.: Mysl', 1976. 271 p.



КУЛЬТУРА? ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ?

КОРОСОВ

Андрей Викторович

д. б. н., Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

Подписана к печати: 26 декабря 2019 года

Геннадий Самуилович Розенберг не нуждается в нашей рекламе, зато наш журнал получил возможность «подпиариться», обратив внимание аудитории на новую книгу этого видного эколога.

Не первый раз мы это делаем и опять — с большим удовольствием, поскольку книга хорошо передает атмосферу любых научных собраний, которые ведет Геннадий Самуилович (как «воспитатель», учитель) — все осно-

вательно, «экологично», уместно иронично.

В очередной раз автор обращает внимание читателей на истоки современной экологии, и, возможно, нет более созидательного пути к культуре, чем познание собственной истории.

Книга, безусловно, будет полезна для детей и лиц, принимающих решения, а также для наших читателей.



Библиография

Розенберг Г. С. Вектор экологической культуры (культурология природы) . Тольятти: Анна, 2019. 370 с.

CULTURE? ECOLOGICAL?

KOROSOV
Andrey Victorovich

DSc, Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

Published on: 26 December 2019

References

Rozenberg G.S. Vector of ecological culture (Culturology of nature). Tol'yatti: Anna, 2019. 370 p.