научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

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

Научный электронный журнал

# ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

http://ecopri/ru

## № 3 (33). Сентябрь, 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. Gugołek 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

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://ecopri.ru
http://petrsu.ru

# Содержание Т. 8. № 3. 2019.

**От редакции**

| | | |
|---|---|---|
| | **Последние новости** | 3 |

**Аналитические исследования**

| | | |
|---|---|---|
| Большаков В. Н. | **«Экологическое правило Шварца» – взгляд через десятилетия** | 4 – 11 |
| Ануфриев А. И., Ядрихинский В. Ф. | **Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778** | 12 – 23 |
| Гаврилко Д. Е., Золотарева Т. В., Шурганова Г. В. | **Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений малой реки (на примере р. Сережа Нижегородской области)** | 24 – 39 |
| Любин П. А., Бердник С. В., Любарский Д. С. | **Речные зоопланктонные сообщества Набережных Челнов** | 40 – 49 |
| Магомедов М. Д. | **Структурно-функциональная организация популяции казахстанского архара (*Ovis ammon collium* Severtzov, 1873) в центральной части Казахского мелкосопочника** | 50 – 62 |
| Пристова Т. А. | **Динамика древесной растительности в лиственных насаждениях послерубочного происхождения (подзона средней тайги Республики Коми)** | 63 – 73 |
| Пузаченко А. Ю. | **Разнообразие региональных комплексов млекопитающих Европы на рубеже плейстоцена и голоцена** | 74 – 100 |
| Тарасова О. В., Суховольский А. А., Солдатов В. В., Суховольский В. Г | **Пространственно-временная сопряженность развития вспышек массового размножения насекомых-ксилофагов в лесах Красноярского края** | 101– 122 |
| Токранов А. М. | **Трофические группировки рогатковых рыб (*Cottidae*) в прикамчатских водах** | 123 – 132 |
| Фокина А. И., Домрачева Л. И., Огородникова С. Ю. | **Влияние цианобактерии *Nostoc paludosum* и ее экзометаболитов на рост ячменя** | 133 – 143 |
| Фомина Ю. Ю., Сярки М. Т. | **Жизненный цикл рачка *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) в Онежском озере** | 144 – 154 |

**Методы экологических исследований**

| | | |
|---|---|---|
| Агаркова-Лях И. В., Сибирцова Е. Н. | **Адаптация метода гранулометрического анализа для изучения микропластикового загрязнения отложений прибрежной зоны моря** | 155 – 162 |

**Письма в редакцию**

| | | |
|---|---|---|
| Черлин В. А. | **ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В МИРЕ И В СССР/РФ 1. Изучение термобиологии рептилий в зарубежных странах** | 163 – 179 |

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

Выпуск № 3

**От редакции**

# ПОСЛЕДНИЕ НОВОСТИ

*Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!*

К счастью, наконец удалось выполнить объявленные ранее премиальные выплаты авторам статей и рецензентам.

Итоги конкурса работ авторов и рецензентов за этот год еще не подведены…

Опять возник вопрос о присутствии нашего журнала в «Перечне ВАК», поскольку журнал «Принципы экологии» не упомянут в файле «Справочная информация об отечественных изданиях…» от 24.07.2019. На этот вопрос пришел ответ из министерства «…В список «Справочная информация об отечественных изданиях..» входят журналы из основного списка Web of Science (см. приложение). Но научные издания, текущие номера которых или их переводные версии входят хотя бы в одну из международных реферативных баз данных и систем цитирования Web of Science, Scopus, PubMed, MathSciNet, zbMATH, Chemical Abstracts, Springer или GeoRef считаются включенными в Перечень по отраслям науки, соответствующим их профилю, вне зависимости от размещения соответствующей информации на официальном сайте Высшей аттестационной комиссии…». Поскольку мы входим в базу ZR WoS, очевидно, входим и в «Перечень».

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

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.01(09)

# «ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО ШВАРЦА» – ВЗГЛЯД ЧЕРЕЗ ДЕСЯТИЛЕТИЯ

**БОЛЬШАКОВ Владимир Николаевич**

*д. б. н., Федеральное государственное бюджетное учреждение Институт экологии растений и животных УрО РАН, vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru*

**Ключевые слова:**
специализированные виды
популяции
адаптация

**Аннотация:** Академик С. С. Шварц, 100-летие со дня рождения которого экологи отмечают в 2019 г. и который с полным правом может быть назван провозвестником популяционно-экологического мышления, сформулировал закономерность: «специализированные виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы». Эту закономерность польский академик К. Петрусевич (1979) предложил возвести в ранг «экологического правила Шварца». Многочисленные исследования теплокровных животных (преимущественно млекопитающих) в горных районах и районах Крайнего Севера полностью подтверждают это правило, что имеет существенное значение для современных представлений об экологических механизмах эволюции. В то же время оно неприменимо к холоднокровным животным (рыбы, амфибии), и поэтому целесообразно рассматривать эту закономерность с общебиологической точки зрения как эмпирическое обобщение

© Петрозаводский государственный университет

**Рецензент:** Э. В. Ивантер

**Подписана к печати:** 07 октября 2019 года

## Введение

В ознаменование 100-летия со дня рождения академика АН СССР Станислава Семеновича Шварца (1919–1976 гг.), выдающегося ученого XX в., внесшего значительный вклад в развитие теоретических и прикладных проблем экологии нашей страны, 1–5 апреля 2019 г. в Екатеринбурге прошел крупный международный симпозиум «Экология и эволюция: новые горизонты» (2019), в котором приняло участие более 300 ученых из многих регионов, научных учреждений, вузов России и ряда зарубежных стран. В представленных докладах обсуждалось развитие идей академика в современной экологии. При оценке его наследия следует подчеркнуть, что понятие термина «экология» в годы деятельности С. С. Шварца и в настоящее время существенно изменилось, не только в восприятии научным сообществом, но руководящими организациями и обществом в целом. В последние годы под термином «экология» подразумевается очень широкий круг вопросов. Об этом отчетливо свидетельствует прошедший в 2017 г. в России Год экологии: среди мероприятий было все – от борьбы с несанкционированными отходами до «экологии танца», но, к сожалению, практически не было значимых научных публикаций, развивающих фундаментальную экологическую науку, ярким представителем которой и был академик С. С. Шварц.

В своем пленарном докладе на симпозиуме я подчеркнул, что С. С. Шварц принадлежал к тому поколению ученых, которыми экология определялась прежде всего как биологическая наука. В одной из своих самых известных книг – «Эволюционная экология животных» (1969) – он писал: «... независимо от известной трансформации во взглядах биологов на предмет и метод экологии, ее основная задача остается неизменной уже в течение 100 лет. Эта задача – изучение жизни животных и растений

в естественной среде обитания в природе». Далее он определяет экологию «как науку, изучающую взаимоотношения животных со средой на популяционном уровне», отмечая, что именно «экология как наука о популяциях заполняет существенный пробел в полноте познания жизни на Земле». Экология как наука о жизни природы переживает сейчас вторую молодость. Возникшая более 100 лет назад как учение о взаимосвязи «организм – среда», экология трансформировалась в науку о структуре природы, науку о том, как работает живой покров Земли и о его целостности.

## Аналитический обзор

В докладе на симпозиуме я указывал, что академик П. Л. Горчаковский – коллега С. С. Шварца по многолетней работе в Институте экологии растений и животных УрО РАН и в редколлегии журнала «Экология» (основателем и первым редактором которого с 1970 г. был С. С. Шварц) – назвал его «провозвестником экологического мышления», однако, на мой взгляд, правильнее считать академика С. С. Шварца в первую очередь «провозвестником популяционно-экологического мышления», т. к. он отводил популяциям важнейшую роль, определяя экологию именно как науку о популяциях. Он сформулировал и доказал положение о том, что «популяция – основная, а для высших животных – единственная форма существования вида, обладающая всеми необходимыми условиями для самостоятельного существования и развития в течение неограниченно длительного промежутка времени и способная приспособительно реагировать на изменения внешней среды». Литература, посвященная развитию учения о популяциях и современным конкретным данным о популяционной структуре видов, огромна. Популяционная идея С. С. Шварца в настоящее время полностью востребована, хотя, как и понятие «экология», термин «популяция» стал широко применяться не только в биологической, но и в других областях науки и жизни общества.

Анализ цитирования публикаций работ ученого за период с 1998 по 2017 г. в РИНЦ, а их было отмечено более 4000, показывает, что наибольший интерес для современных экологов имеют его представления о популяциях и экологических механизмах эволюции. Среди многих идей и положений, разработанных С. С. Шварцем и развиваемых позже, заслуживает внимания мнение известного польского эколога К. Петрусевича. Его статья «Экологическое правило Шварца» была опубликована в юбилейном выпуске журнала «Экология» (Петрусевич, 1979), посвященном 60-летию ученого. К. Петрусевич отметил, что на основе огромного материала по многочисленным морфофизиологическим показателям у десятков видов, собранного и обработанного С. С. Шварцем со своими учениками, подтвержден тезис: «видообразование является отчетливым этапом адаптации, формированием нового, энергетически более экономного приспособления, поэтому специализированные виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы». Поскольку это явление имеет существенное общебиологическое значение, К. Петрусевич предложил возвести его в ранг «экологического правила Шварца».

За прошедшие 40 лет ссылки на статью К. Петрусевича и термин «экологическое правило Шварца» носят единичный характер. А между тем изучение животных, интенсивно проводящееся как во второй половине XX в., так и в настоящее время в наиболее экстремальных условиях их существования – на Крайнем Севере и в высокогорье, дало много материала для подтверждения этого «правила». Здесь уместно привести слова известного советского зоогеографа и эколога А. А. Насимовича: «Для эколога изучение высокогорий позволяет лучше понять адаптивные возможности животных… В экстремальных условиях высокогорий, так же как в Арктике, Антарктиде и безводных пустынях, где жизнь имеет менее сложную организацию, а факторы, реализующие ее, более очевидны, экологические исследования особенно эффективны (Насимович, 1964, стр. 5).

Во времена С. С. Шварца исследования проводились лично им и его учениками в районах Субарктики с широким использованием метода морфофизиологических индикаторов, а также в горах области, в первую очередь в Уральских горах – от Крайнего Севера до Казахстана (более 2000 км). Многочисленные исследования по изучению приспособлений млекопитающих, проведенные за Полярным кругом и в самых различных горных системах Земли, за десятки лет, прошедших после выхода статьи К. Петрусевича, полностью подтвердили главную идею С. С. Шварца о различном характере приспособлений, направленных на поддержание энергетического баланса у видов и внутривидовых форм. Еще при жизни С. С. Швар-

ца на основании собственных исследований как на Урале, так и в других горных районах (Кавказ, Алтай, горы Средней Азии и др.) и анализа многочисленных литературных данных была написана и опубликована (1972) книга, в которой проанализированы материалы, подтверждающие и развивающие это важнейшее общебиологическое положение эволюционной теории экологических механизмов эволюции. В этом аспекте изучались преимущественно мелкие млекопитающие: насекомоядные, грызуны, зайцеобразные (в основном пищухи), что связано, во-первых, с большей изученностью этих групп и доступностью их для массовых сборов и проведения группового анализа, во-вторых, с приуроченностью их к определенным высотным поясам и местообитаниям и отсутствием у большинства видов значительных вертикальных миграций. Кроме того, представители этих отрядов составляют основу населения различных высотных поясов гор.

По особенностям распространения все млекопитающие, обитающие в горных районах, могут быть разделены на две группы: 1) горные виды, 2) широко распространенные виды, образующие в горах устойчивые популяции. Проведенный нами анализ мировой фауны трех отрядов млекопитающих, составляющих основу населения горных районов (насекомоядные, зайцеобразные, грызуны), показал, что лишь очень небольшое число родов (преимущественно монотипичных и характерных для фауны тропической зоны) и видов млекопитающих относятся к первой группе. Большинство встречающихся в горах мелких млекопитающих являются широко распространенными видами, заселяющими различные высотные пояса (Большаков, 1972).

Исследования показали, что в путях приспособления обеих групп к горным условиям, наряду с проявлением общих, сходных закономерностей, наблюдаются и существенные различия. Сходство заключается в первую очередь в выработке у горных и широко распространенных групп биологических особенностей, направленных на максимальное использование территориальных и пищевых ресурсов соответствующих горных поясов: сходные типы поселений и территориальных группировок, незначительная лабильность показателей суточной активности и тенденция к ее увеличению в горных районах, увеличение спектра потребляемых кормов и отсутствие строгой пищевой специализации, запасание корма на зиму при неустойчивой кормовой базе, способность депонировать резервные питательные вещества не только в виде жира, но и глюкогена, витаминов (в первую очередь витаминов А и Е). По этим признакам у животных различных высотных поясов можно отметить некоторое сходство с животными, обитающими в аналогичных ландшафтных зонах.

Однако в приспособлениях горных видов и горных популяций широко распространенных видов наблюдаются принципиальные отличия, главным образом в путях поддержания оптимальной плотности и сохранения энергетического баланса.

Поддержание оптимальной плотности у горных популяций широко распространенных видов идет за счет интенсификации размножения, которая обеспечивается различными механизмами: увеличением числа молодых в помете, увеличением периода размножения, числа генераций и т. д. У абсолютного большинства изученных горных видов интенсивность размножения значительно более стабильна и низка, хотя ее потенциальные возможности, как показали наши эксперименты, намного больше реализуемой в природных условиях плодовитости. Низкая интенсивность размножения горных видов должна рассматриваться в зависимости от баланса популяций с ресурсами местообитаний, а не только с хорошей защищенностью последних и в связи с этим более низкой смертностью горных форм. Особенности возрастной структуры и динамики численности горных видов и горных популяций широко распространенных видов, имеющие существенные различия у обеих групп, подтверждают это положение. Экспериментальные исследования показывают, что пониженная интенсивность размножения у некоторых горных видов с лабильным генеративным циклом (тяньшанская, серебристая полевки) представляет собой не устойчивую и стойко закрепленную их особенность, а определяется совершенно конкретными факторами среды. Однако невысокая и стабильная численность помета у горных видов должна рассматриваться как наследственно закрепленное, выработанное естественным отбором свойство. У горных популяций широко распространенных видов численность помета, наоборот, является одним из наиболее изменчивых показателей, отражающих реакцию вида на конкретные условия среды.

Принципиально различны у обеих групп и пути поддержания энергетического баланса

в горных условиях. Если у широко распространенных видов обитание в горах связано с интенсификацией обмена веществ, что, в частности, находит свое выражение в комплексе морфофизиологических изменений (увеличение относительного веса сердца, почек, содержания гемоглобина и т. д.), то у горных видов приспособления к горным условиям не сопровождаются увеличением внутренних органов или интенсификацией их функций. Можно предполагать, что в приспособлениях видов ведущую роль играют биохимические изменения, которые делают излишними выраженные изменения анатомических особенностей.

Анализ современной литературы показывает, что конкретные механизмы приспособления близких видов на тканевом уровне до настоящего времени недостаточно ясны, хотя гипотеза о биохимической сущности этого процесса высказывалась неоднократно, в том числе и С. С. Шварцем (Шварц и др., 1964; Шварц, 1969).

Последующие исследования ученых по изучению как горных видов, так и горных популяций широко распространенных видов в разных горных системах за прошедшие десятки лет полностью подтвердили изложенное выше. В частности, особенно интенсивно они проводились на Урале учениками и последователями С. С. Шварца и на Кавказе учеными научной школы члена-корреспондента АН А. К. Темботова – Института горных территорий им. А. К. Темботова (г. Нальчик). Итоги этих работ подведены как в многочисленных статьях и монографиях, так и в материалах регулярно проводимых этими институтами конференций, например, в 1977, 1982, 2002 гг. в Свердловске (Екатеринбург) (Экология, методы..., 1977; Экологические проблемы..., 2002), в Воркуте (1989 г.), а начиная с 2005 г. регулярно каждые два года – на Кавказе (Майкоп, Сухуми, Нальчик) (Экология млекопитающих..., 1997; Горные экосистемы, 2005, 2017) проходят конференции по изучению горных территорий и их компонентов с публикацией материалов, подтверждающих правомерность обобщения академика С. С. Шварца применительно к горным млекопитающим (например: Млекопитающие горных территорий..., 2005; Барагунова и др., 2017; Боттаева и др., 2019). Аналогичные закономерности были установлены С. С. Шварцем и его коллегами при изучении животных Субарктики (Шварц, 1963; Шварц, Ищенко, 1971). С. С. Шварц убедительно показал, что освоение многими видами животных Субарктики происходит без заметных изменений интенсивности обмена веществ, а уровень метаболизма типичных автохтонов Севера (обского лемминга, полевки Миддендорфа и др.) даже ниже, чем родственных им форм, распространение которых ограничено более южными широтами. При этом имелось в виду, что у некоторых мелких млекопитающих в условиях Крайнего Севера повышение сопротивляемости по отношению к низкой температуре должно рассматриваться в первую очередь как приспособление к низким летним (а не зимним) температурам (Шварц, 1963). Эти исследования сейчас уже считаются классикой и находят свое развитие во многих научных учреждениях страны. Так, можно назвать работы якутских ученых под многолетним руководством члена-корреспондента РАН Н. Г. Соломонова.

В своей статье К. Петрусевич приводит в доказательство вывода С. С. Шварца его данные об относительном весе сердца птиц, обитающих на Севере, особо подчеркивая, что индекс сердца арктических видов-автохтонов практически не отличается от индекса сердца особей видов умеренных широко распространенных видов: индекс сердца у представителей арктических популяций отчетливо больше, чем у популяций тех же видов умеренных широт, что отражает ту же закономерность, что и у млекопитающих. Однако применительно к птицам «экологическое правило Шварца» требует дальнейших исследований и уточнения из-за крайне короткого гнездового периода многих видов птиц на Крайнем Севере, и также их миграций в южные районы, **когда неясно, к каким условиям следует рассматривать их приспособления.** Подобных сравнительных исследований за последние годы не проводилось, хотя работы по изучению перелетов, например, соколов, гнездящихся на Ямале, в Ирак, где они обитают не менее 7–8 месяцев, ведутся сотрудниками Арктического научно-исследовательского стационара Института экологии растений и животных УрО РАН в г. Лабытнанги Ямало-Ненецкого округа.

И все же возникает вопрос: формулировка «экологическое правило Шварца» правомерна только для теплокровных позвоночных (млекопитающих и птиц) или эта закономерность проявляется и у холоднокровных – амфибий и рыб? Многочисленные исследования амфибий в Субарктике, начатые еще лично С. С. Шварцем и его коллегами, показали, что определяющим фактором

здесь является температура среды.

Если сравниваемые группы животных выделены правильно, если оценка их показателей проведена в соответствии с требованиями статистики, то можно быть уверенным в реальности констатируемых отличий между группами животных. Это первый и самый важный этап исследований. Дальнейшая работа заключается в экологическом анализе полученных данных. Сущность его сводится к сопоставлению морфологических и физиологических показателей животных с их образом и условиями жизни. Чем разнообразнее используемый при этом материал, тем интереснее выводы, полученные при применении метода морфофизиологических индикаторов.

У субарктических популяций амфибий скорость роста и развития животных практически пропорциональна температуре в субарктических широтах, где водоемы зимой полностью промерзают, метаморфоз лягушек протекает в более быстром темпе, чем в южных районах. Во всех случаях эта закономерность – популяционное приспособление, а не видовое, т. к. специализированных видов амфибий в Субарктике нет. Сравнение адаптаций амфибий на популяционном уровне удалось провести на Урале сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН в последние годы.

Интересные исследования по обсуждаемой проблеме были проведены на Урале по расселению южного вида амфибий – озерной лягушки. Случайно завезенный в конце 90-х гг. XX в. в водоемы – охладители тепловых электростанций Среднего Урала, этот вид не только быстро приспособился к новым условиям обитания, но к настоящему времени уже активно заселяет естественные, «холодные» для озерной лягушки местообитания в бассейнах рек Пышма, Исеть, Сысерть и др., причем, как показали детальные исследования, каких-либо заметных изменений биологических особенностей уральских популяций южного вида-вселенца и популяций видов, характерных для Среднего Урала (травяная, остромордая лягушка), нет, видовые приспособления уральских видов к среде обитания не отличаются от таковых южного вида – это касается величины кладки, скорости развития головастиков, продолжительности жизни и т. д. (Иванова, 1995; Иванова, Большаков, 2018).

Изучение морфофизиологических индикаторов у рыб Севера (Обской бассейн) позволили С. С. Шварцу, Л. А. Добринской, Л. Н. Добринскому (Шварц и др., 1965) высказать мысль о том, что между рыбами и наземными позвоночными наблюдаются принципиальные различия в характере проявления наиболее общих морфофизиологических закономерностей. Это связано, очевидно, в первую очередь с тем, что у рыб, как показали более поздние работы, адаптации к среде выработались исключительно как адаптации к температуре (Голованов, 2013). Проявление различных форм температурных адаптаций происходит на основе физиолого-биохимических и поведенческих реакций (Немова, Высоцкая, 2004).

## Заключение

Таким образом, сформулированная С. С. Шварцем закономерность, которая по предложению польского академика К. Петрусевича была возведена в ранг «экологического правила Шварца», получила подтверждение в многолетних исследованиях адаптаций млекопитающих горных районов и Крайнего Севера, что имеет существенное значение для развития современных представлений об экологических механизмах эволюции. В то же время это правило неприменимо для холоднокровных позвоночных, поэтому в целом его целесообразно вслед за В. И. Вернадским воспринимать как эмпирическое обобщение.

## Библиография

Барагунова Е. А., Лампежева Р. М., Сабанова Р. К., Тхабисимова М. М., Абазокова Ф. Б., Хуранова Е. Р. Сравнительная характеристика гематологических и морфофизиологических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris rufescens* Sat.) горной и предгорной популяции центрального Кавказа // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 3. С. 148–155. URL: https://science-education.ru/ru/article/view?id=26476.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям . М.: Наука, 1972. 200 с.

Боттаева З. Х., Темботова Ф. А., Емкужева М. М., Берсекова З. А., Чапаев А. Х. Влияние эколого-географических факторов в широтно-долготном градиенте на систему «красной» крови автохтона Кавказа – гудаурской полевки (*Chionomys gud*) // Экология. 2019. № 1. С. 30–39. DOI: 10.1134/S0367059719010013.

Голованов В. К. Температурные критерии жизнедеятельности рыб . М.: Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.

Горные экосистемы и их компоненты . Труды Междунар. конф., Нальчик, 4–9 сент. 2005 г. / Отв. ред. Ф. А. Темботова. Нальчик, 2005. Т. 1–2. 200 с.

Горные экосистемы и их компоненты . Материалы VI Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. Году экологии в России и 100-летию заповед. дела в России / Под ред. Ф. А. Темботовой. Махачкала: АЛЕФ, 2017. 227 с.

Иванова Н. Л. Особенности экологии озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы-охладители // Экология. 1995. № 6. С. 473–476.

Иванова Н. Л., Большаков В. Н. О расселении озерной лягушки на Среднем Урале // Фауна Урала и Сибири. 2018. № 2. С. 69–71. DOI: 10.24411/2411-0051-2018-1020.

Млекопитающие горных территорий . Материалы Междунар. конф., 4–9 сент. 2005 г. / Отв. ред.: В. В. Рожнов, Ф. А. Темботова. М.: КМК, 2005. 215 с.

Насимович А. А. Жизнь животных в горах на больших высотах (Гималаи, Килиманджаро, Анды; обзор зарубежных данных) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 5. С. 5–15.

Немова Н. Н., Высоцкая Р. У. Биохимическая индикация состояния рыб . М.: Наука, 2004. 215 с.

Петрусевич К. Экологическое правило С. С. Шварца // Экология. 1979. № 2. С. 8–11.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике . Свердловск, 1963. Т. 1. Млекопитающие. 133 с.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса . Свердловск, 1969. 197 с.

Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Новые данные о различных путях приспособления животных к изменению среды обитания // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. Вып. 4. С. 483–487.

Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Труды Всесоюз. совещ. Свердловск: УФАН СССР, 1965. С. 59–76.

Шварц С. С., Ищенко В. Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике . Свердловск, 1971. Т. 3. Земноводные. 60 с.

Экологические проблемы горных территорий. Международный год гор на Среднем Урале . Материалы междунар. науч. конф., 18–20 июня 2002 г. / Науч. ред. А. Г. Васильев. Екатеринбург: Академкнига, 2002. 299 с.

Экология и эволюция: новые горизонты . Материалы Междунар. симп., посвящ. 100-летию акад. С. С. Шварца, Екатеринбург, 1–5 апр., 2019 г. / Редкол.: А. Г. Васильев (отв. ред.) и др. Екатеринбург: Гуманит. ун-т, 2019. 698 с. URL: https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/2300_2019_conf_shwartz_proceedings.pdf.

Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей / Отв. ред. А. В. Покровский. Свердловск, 1977. 122 с.

Экология млекопитающих горных территорий: популяционные аспекты . Материалы Всерос. совещ., Нальчик (Приэльбрусье). Майкоп, 9–14 июня, 8–11 окт. 1997 / Редкол.: А. К. Темботов (гл. ред.) и др. Нальчик: Эль-Фа, 1997. 182 с.

# SHVARTZ ECOLOGICAL RULE – A LOOK THROUGH DECADES

**BOLSHAKOV Vladimir Nikolaevich** *DSc, URORAN, vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru*

**Key words:**
ecology
specialized species. population
adaptation

**Summary:** RAS Academician S. S. Shvartz, whose 100th anniversary is celebrated by ecologists in 2019, can rightly be called a harbinger of population-ecological thinking. He formulated the regularity: «specialized species are always better adapted than specialized intraspecific forms'. Polish Academician K. Petrusevich (1979) proposed to raise this regularity to the rank of "Shvartz ecological rule". Numerous studies of warm-blooded animals (mainly mammals) inhabiting mountain regions and regions of the Far North completely confirm this rule, which is essential for modern ideas of ecological mechanisms of evolution. At the same time, it is not applicable to cold-blooded animals (fish, amphibians), and therefore it is advisable to consider this pattern from a General biological point of view as an empirical generalization.

**Reviewer**: E. V. Ivanter

**Published on:** 07 October 2019

## References

Baragunova E. A. Lampezheva R. M. Sabanova R. K. Thabisimova M. M. Abazokova F. B. Huranova E. R. Comparative characteristics of hematological and morphophysiological indicators of the water river (Arvicola terrestris rufescens Sat.) of the mountain and pre-mountain populations of the Central Caucasus, Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. 2017. No. 3. P. 148–155. URL: https://science-education.ru/ru/article/view?id=26476.

Bol'shakov V. N. Ways to adapt small mammals to mountain conditions. M.: Nauka, 1972. 200 p.

Bottaeva Z. H. Tembotova F. A. Emkuzheva M. M. Bersekova Z. A. Chapaev A. H. Effect of Ecogeographic Factors along Latitudinal-Longitudinal Gradient on the Red Blood System of the Caucasian Snow Vole (Chionomys gud), Ekologiya. 2019. No. 1. P. 30–39. DOI: 10.1134/S0367059719010013.

Ecological problems of mountain areas. International Year of the Mountains in the Middle Urals. Materialy mezhdunar. nauch. konf., 18–20 iyunya 2002 g., Nauch. red. A. G. Vasil'ev. Ekaterinburg: Akademkniga, 2002. 299 p.

Ecology and Evolution: New Challenges. Materialy Mezhdunar. simp., posvyasch. 100-letiyu akad. P. P. Shvarca, Ekaterinburg, 1–5 apr., 2019 g., Redkol.: A. G. Vasil'ev (otv. red.) i dr. Ekaterinburg: Gumanit. un-t, 2019. 698 p. URL: https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/2300_2019_conf_shwartz_proceedings.pdf.

Ecology of mountain mammals: population aspects. Materialy Vserop. sovesch., Nal'chik (Priel'brus'e). Maykop, 9–14 iyunya, 8–11 okt. 1997, Redkol.: A. K. Tembotov (gl. red.) i dr. Nal'chik: El'-Fa, 1997. 182 c.

Ecology, methods of study and organization of the protection of mountain mammals, Otv. red. A. V. Pokrovskiy. Sverdlovsk, 1977. 122 p.

Golovanov V. K. Temperature criteria for fish activity. M.: Poligraf-Plyus, 2013. 300 p.

Ivanova N. L. Bol'shakov V. N. On the dispersal of marsh frog in the Middle Urals, Fauna Urala i Sibiri. 2018. No. 2. P. 69–71. DOI: 10.24411/2411-0051-2018-1020.

Ivanova N. L. Features of Ecology of the Lake Frog (Rana ridibunda Pall.) Introduced into Cooling Reservoirs, Ekologiya. 1995. No. 6. P. 473–476.

Mountain Mammals. Materialy Mezhdunar. konf., 4–9 sent. 2005 g., Otv. red.: V. V. Rozhnov, F. A. Tembotova. M.: KMK, 2005. 215 p.

Mountain ecosystems and their components. Materialy VI Vserop. konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyasch. Godu ekologii v Rossii i 100-letiyu zapoved. dela v Rossii, Pod red. F. A. Tembotovoy. Mahachkala: ALEF, 2017. 227 p.

Mountain ecosystems and their components. Trudy Mezhdunar. konf., Nal'chik, 4–9 sent. 2005 g., Otv. red. F. A. Tembotova. Nal'chik, 2005. T. 1–2. 200 p.

Nasimovich A. A. The life of animals in the mountain hights (the Himalayas, Kilimanjaro, Andes; survey of foreign data), Byulleten' MOIP. Otd. biol. 1964. T. 69. Vyp. 5. P. 5–15.

Nemova N. N. Vysockaya R. U. Biochemical indication of fish state. M.: Nauka, 2004. 215 p.

Petrusevich K. Shvart's ecological rule, Ekologiya. 1979. No. 2. P. 8–11.
Shvarc S. S. Bol'shakov V. N. Pyastolova O. A. New data on various pathways of the adaptation of animals to the changes of environment, Zoologicheskiy zhurnal. 1964. T. 43. Vyp. 4. P. 483–487.
Shvarc S. S. Dobrinskaya L. A. Dobrinskiy L. N. About fundamental differences in the nature of evolutionary transformations in fish and higher vertebrate animals, Vnutrividovaya izmenchivost' nazemnyh pozvonochnyh zhivotnyh i mikroevolyuciya: Trudy Vsesoyuz. sovesch. Sverdlovsk: UFAN SSSR, 1965. P. 59–76.
Shvarc S. S. Ischenko V. G. Ways of adaptation of terrestrial vertebrates to subsistence conditions in the Subarctic. Sverdlovsk, 1971. T. 3. Zemnovodnye. 60 p.
Shvarc S. S. The Evolutionary Ecology of Animals: ecological mechanisms of the evolutionary process. Sverdlovsk, 1969. 197 p.
Shvarc S. S. Ways of adaptation of terrestrial vertebrates to subsistence conditions in the Subarctic. Sverdlovsk, 1963. T. 1. Mlekopitayuschie. 133 p.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 599.322.2:591.543.42

# ТЕМПЕРАТУРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ У ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА *SPERMOPHILUS UNDULATUS* PALLAS, 1778

**АНУФРИЕВ Андрей Иванович** — *доктор биологических наук, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, anufry@ibpc.ysn.ru*

**ЯДРИХИНСКИЙ Валерий Федорович** — *кандидат с.-х. наук, Якутская государственная сельскохозяйственная академия, anufry@ibpc.ysn.ru*

**Ключевые слова:**
зимняя спячка
гипотермия
пробуждение
температура среды
температура тела

**Аннотация:** Статья посвящена изучению хода зимней спячки длиннохвостого суслика в условиях среды, близких к естественным, и выявлению механизмов влияния температуры среды на формирование ритмов зимней спячки. Проведены непрерывные наблюдения за температурой тела четырех особей *Spermophilus undulatus* в спячке с термографов DS-1922L, имплантированных внутрибрюшинно. Условия зимовки и спячки были максимально приближены к естественным в природной среде. Спячка проходила в подземелье мерзлотной лаборатории Института мерзлотоведения СО РАН (г. Якутск) в условиях вечномерзлого грунта на глубине 16-18 м. Впервые отмечены периоды гипотермии около и более 20 сут. 94-95 % времени суслики находились в состоянии гипотермии. 58-68 % бюджета времени спячки животные имели температуру тела 0о и ниже. С привлечением полученных ранее данных рассчитаны зависимости температуры тела от температуры среды у сусликов в состоянии гипотермии, зависимости продолжительности интервалов гипотермии от температуры тела и температуры среды.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 11 июля 2019 года **Подписана к печати:** 07 октября 2019 года

## Введение

Зимняя спячка относительно небольших по размерам и массе тела млекопитающих включает два основных компонента: продолжительные оцепенения со значительным снижением метаболизма и температуры тела и относительно короткие периоды гомойотермного состояния. При периодических пробуждениях животные могут либо принимать пищу (хомяки и бурундуки), либо вообще обходиться без нее (суслики, сурки, ежи), выводить из организма только жидкие экскременты или и жидкие, и твердые. Существует ряд гипотез, с определенной долей вероятности объясняющих прерывистость спячки, тем не менее природа, роль и соотношение эндогенных и экзогенных факторов в формировании ритмов зимней спячки окончательно не определены (Ануфриев, 2008).

Интервал внешних температур, в границах которого возможно протекание спячки, у зимоспящих млекопитающих ограничен. Для большинства гибернантов он находится в пределах от -5 до 15 °С (Слоним, 1971). Для сусликов верхняя граница температуры среды, при которой возможна спячка, расположена около 22 °С, при более высоких температурах состояние спячки не наступает. У сурков этот показатель также находится

около 22 °С, у хомячков в пределах 9–12 °С, у летучих мышей выше 22 °С (Калабухов, 1929; Kayser, 1961; Pengelley, Fisher, 1957, 1963).

Длительность периодов гипотермии – баутов (от англ. bout – период) имеет внутривидовые, межвидовые и сезонные особенности (Strumwasser, 1959; Pengelley, Fisher, 1961; Ortmann, Heldmaier, 2000; Oklejewicz et al., 2001; Hut et al., 2002; Калабухов, 1985). Например, у европейского ежа (*Erinaceus europaeus*) в начале спячки продолжительность баутов составляет 2–3 суток, в середине спячки – две-три недели. У сусликов максимальная продолжительность периодов оцепенения в основном не более двух недель, у сурков – две-три недели, у более мелких зимоспящих грызунов (хомячки, бурундуки) – в пределах 7 суток (Duboeus, 1898; Kayser, 1961; Galster, Morrison, 1970; Willis et al., 1971; French, 1985; Buck, Barnes, 2000; Oklejewicz et al., 2001). Из внешних факторов в возникновении спячки у арктического суслика (*Spermophilus parryii*) температура среды играет ведущую роль (Dresher, 1967). Выявлена зависимость между глубиной спячки и температурой окружающей среды у золотистых сусликов, летучих мышей, у четырех видов бурундуков рода *Eutamias,* у европейских ежей, европейских сусликов и альпийских сурков (Kristoffersson, Soivio, 1964; Heller, Poulson, 1970; Ortmann, Heldmaier, 2000; Hut et al., 2002). Зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры тела в спячке выявлена у золотистого суслика (*S. lateralis*) в интервале температур от 2 до 22 °С. С понижением температуры тела увеличивалась продолжительность периодов оцепенений, зависимость была логарифмической (Twente, Twente, 1965, 1967).

Успешность зимовки гибернантов и выживаемость в спячке зависят от глубины и продолжительности состояния с пониженной температурой тела на протяжении зимнего периода. Вместе с тем механизм влияния температуры на формирование ритмов спячки до конца не понятен, поскольку недостаточно материалов о видовых особенностях этого явления.

Целью настоящей работы было изучение хода зимней спячки длиннохвостого суслика в условиях, близких к естественным, выявление механизмов влияния температуры среды на формирование ритмов зимней спячки.

## Материалы

Длиннохвостых сусликов отлавливали в августе в 80 км южнее г. Якутска заливкой нор. В сентябре внутрибрюшинно имплантировали приборы длительной регистрации температуры тела (температурные накопители, термографы DS-1922L; подробное описание прибора и основные характеристики можно найти на сайтах: http://www.elin.ru, http://www.thermochron.ru/, http://www.ibdl.ru/), запрограммированные на измерение температуры с частотой 1 раз в 60 мин. Зимовка и спячка четырех особей длиннохвостых сусликов (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) с ноября по апрель проходила в подземелье мерзлотной лаборатории Института мерзлотоведения СО РАН (г. Якутск). Штольня расположена на глубине 16–18 м, площадь около 1 тыс. м$^2$, используется для многолетних наблюдений за состоянием вечномерзлого грунта. Суслики были перевезены в штольню в ноябре и находились в ней до начала апреля. В течение пяти месяцев спячка проходила при температурном режиме, близком к естественному в природе, в абсолютной темноте и отсутствии каких-либо шумовых воздействий, обычных при зимовке в условиях вивария.

Поскольку статистических данных от четырех животных было недостаточно, использованы и пересчитаны ранее полученные материалы по температуре тела в спячке трех особей длиннохвостых сусликов, спячка которых ранее проходила в подвале вивария ИБПК СО РАН при температурах среды от 3–5 до минус 10 °С (Ануфриев, 2013).

Для расчетов зависимости продолжительности спячки от температуры среды использованы и пересчитаны данные о ходе спячки восьми длиннохвостых сусликов по изменению температуры в подстилке их зимовочных гнезд (Ануфриев, 2008). Во всех вариантах отдельно измерялась температура среды, при которой проходила спячка. Суммарно проанализировано свыше 60 тыс. часов наблюдений за ходом зимней спячки длиннохвостых сусликов по температуре тела и динамике температуры в подстилке гнезд зимующих животных.

## Методы

Рассчитывалась ежемесячная усредненная температура тела, бюджет времени на части, составляющие спячку (гипотермия и пробуждения), время нахождения зверьков

в гипотермии с температурой тела ниже 0 °С. Определялась зависимость температуры тела зверьков в гипотермии от температуры среды, зависимость продолжительности гипотермии от температуры тела и зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры среды.

Зависимость температуры тела от температуры среды рассчитывали так: на цифровой записи температуры тела животных на протяжении спячки усреднялась температура тела за каждый интервал гипотермии. Усреднение проводили после окончания остывания животного и до начала следующего пробуждения. За тот же период времени усреднялась и температура среды. Затем составлялись таблицы, в которые заносились данные по температуре тела в соответствии с усредненной температурой среды. По каждому шагу температуры получалось от нескольких до 10–15 измерений. В сообщение включены суммированные данные по семи животным.

Рассчитывали зависимость продолжительности периодов спячки от температуры тела животных. У каждого зверька по цифровым данным температуры тела рассчитывали усредненную температуру тела, на протяжении каждого интервала спячки, и длительность этого состояния в часах. Затем готовили электронную таблицу, отражавшую зависимость продолжительности интервалов гипотермии от температуры тела, с шагом 0.5 °С, в которую заносили полученные данные. Продолжительности гипотермии при одной температуре суммировались, и рассчитывалось среднее, затем строились графики. Использованы данные также от семи животных.

Зависимость продолжительности спячки от температуры среды рассчитывалась следующим образом. В данных по температуре тела, или температуре в подстилке гнезда, определялась продолжительность гипотермии за каждый интервал гипотермии, а в материалах по температуре окружающей среды рассчитывалась средняя температура за эти периоды. Таблица заполнялась также с шагом 0.5 °С, и после расчета усредненных величин по каждой температуре строили графики. Зависимость длительности баутов от температуры среды рассчитана по цифровым данным от 15 особей.

Начало периода гипотермии при залеганию в спячку считали с момента, когда температура тела понижалась до 25 °С. Начало периода нормотермии (разогрев) считали с устойчивого повышения температуры тела со скоростью не менее 0.05 °С за 20 мин. В описательной статистике использовали средние ± ошибку средней.

Работу с животными проводили с учетом рекомендаций национального стандарта, по принципам надлежащей лабораторной практики Российской Федерации ГОСТ 3 53434-2009.

## Результаты

В условиях естественной среды зимняя спячка длиннохвостых сусликов начинается в конце сентября – начале октября и заканчивается в первой декаде апреля (Ларионов, 1943, 1958). В эксперименте первые залегшие в спячку зверьки наблюдались в третьей декаде сентября. Вместе с тем основная масса животных залегала в спячку с середины октября до начала ноября. Заканчивалась спячка на протяжении первой – второй декады апреля. Сроки зимней спячки в виварии и естественной среде близки. Начальный период спячки характеризовался несколькими непродолжительными погружениями в гипотермию, затем в соответствии с температурой окружающей среды устанавливалась определенная ритмика спячки. Весной, перед завершением спячки частота пробуждений возрастала (рис. 1, табл. 1).

С нарастанием продолжительности периодов гипотермии температура тела с каждым погружением в гипотермию понижалась сильнее, в соответствии с температурой окружающей среды. Температура среды в октябре была 222(4.9 ± 0.01) / 4.5 ÷ 6.0; в ноябре – 720(0.37 ± 0.14) / -5.0 ÷ 5.5; в декабре – 744(-5.4 ± 0.01) / -6.0 ÷-3.0; в январе – 744(-6.3 ± 0.01) / -7.0 ÷ -4.5; в феврале – 672(-6.5 ± 0.00) / -6.5 ÷ -5.5; в марте – 744(-6.0 ± 0.01) / -6.5 ÷ -4.5°; в апреле – 349(1.2 ± 0.22) / -6.5 ÷ 5.5 °С.

У всех экспериментальных животных в период «глубокой» спячки (декабрь – март) температура в полости тела в периоды гипотермии понижалась до значений ниже 0°, при пробуждениях, в периоды нормотермии, достигала значений 35.0 ÷ 36.5 °С. У сусликов до и после спячки температура тела изменялась в диапазоне 37–39 °С, характерном для гомойотермии.

Длиннохвостые суслики в состоянии гипотермии в период зимней спячки обладают высокой устойчивостью к воздействию холода. Так, при перезимовке в мерзлотной штольне ИМЗ СО РАН зверьки от 58 до 68 % бюджета времени спячки находились в со-

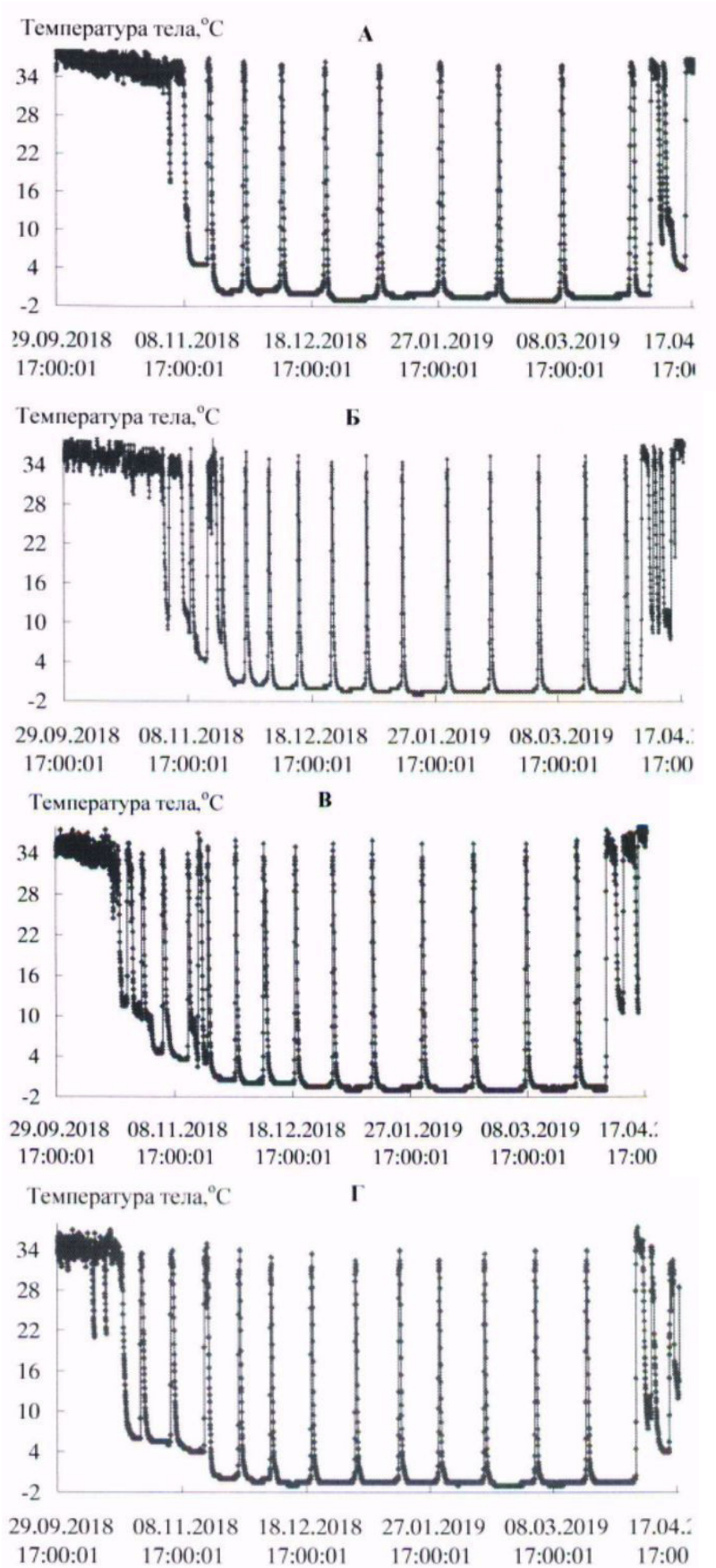



Рис. 1. Динамика температуры тела у длиннохвостых сусликов в период зимней спячки: А- самец 662, Б - самка 455, В - самка 485, Г - самка 446

Fig. 1. The Dynamics of body temperature in long-tailed gophers in hybernation period: A - male 662; B – female 455; C - female 485; D – female 446

Таблица 1. Температура тела длиннохвостых сусликов в период зимней спячки
Table 1. Body temperature of long-tailed gophers during winter hibernation

| Период / особь | | ♂ 662* | ♀ 455 | ♀ 485 | ♀ 446 |
|---|---|---|---|---|---|
| Сентябрь | n (M ± m) Min-Max | 31(37.7 ± 0.16) 33.0–39.0 | 31(35.6 ± 0.20) 33.0–37.5 | 31(34.8 ± 0.12) 33.5–36.0 | 31(34.69 ± 0.21) 32.0–36.5 |
| Октябрь | n (M ± m) Min-Max | 744(36.1 ± 0.04) 33.0–36.0 | 744(34.9 ± 0.05) 38.5–38.0 | 744(27.9 ± 0.36) 8.0–37.5 | 744(24.9 ± 0.45) 5.5–37.0 |
| Ноябрь | n (M ± m) Min-Max | 744(13.7 ± 0.6) 0.0–37.0 | 720(14.5 ± 0.5) 0.5–38.5 | 720(8.1 ± 0.36) 0.5–37.0 | 720(6.4 ± 0.33) 0.0–35.0 |
| Декабрь | n (M ± m) Min-Max | 744(1.99 ± 0.26) -1.0–36.5 | 744(2.8 ± 0.28) -0.5–35.5 | 744(2.1 ± 0.26) -0.5–35.5 | 744(1.16 ± 0.21) -1.0–35.5 |
| Январь | n (M ± m) Min-Max | 744(2.17 ± 0.29) -1.0–36.5 | 744(1.9 ± 0.27) -1.0–35.5 | 744(1.37 ± 0.26) -1.0–36.0 | 744(2.08 ± 0.27) -0.5–35.0 |
| Февраль | n (M ± m) Min-Max | 672(0.4 ± 0.20) -1.0–36.0 | 672(1.4 ± 0.24) -0.5–35.5 | 672(0.87 ± 0.24) -1.0–35.5 | 672(0.24 ± 0.17) -1.0–35.5 |
| Март | n (M ± m) Min-Max | 744(2.45 ± 0.32) -1.0–36.5 | 744(1.8 ± 0.27) -0.5–35.5 | 744(1.42 ± 0.27) -1.0–36.0 | 744(1.19 ± 0.22) -1.0–35.5 |
| Апрель | n (M ± m) Min-Max | 424(16.6 ± 0.72) 0.0-37.0 | 424(21.1 ± 0.72) -0.5–38.5 | 424(24.02 ± 0.72) -1.0–39.0 | 426(14.15 ± 0.62) -0.5–37.5 |

Примечание. n – число измерений; * – масса тела после окончания спячки

Таблица 2. Продолжительность гипотермии у длиннохвостых сусликов в спячке с температурой тела 0 °С и ниже (ч), 2018/19 г.
Table 2. Duration of hypothermia in long-tailed gophers in hibernation with body temperature 0 °C and below (h), 2018/19

| Животное / месяц | ♂ 662 | ♀ 455 | ♀ 485 | ♀ 446 |
|---|---|---|---|---|
| Ноябрь | – | – | – | 147 |
| Декабрь | 547 | 253 | 547 | 635 |
| Январь | 632 | 590 | 632 | 588 |
| Февраль | 584 | 591 | 584 | 600 |
| Март | 574 | 580 | 574 | 638 |
| Апрель | 84 | 70 | 84 | 82 |
| Общее, ч/%* | 2331.0/66.1 | 2084.0/58.2 | 2421.0/61.3 | 2690/67.7 |

Примечание. %* – от общего времени спячки

стоянии гипотермии с температурой тела от 0 до минус 1 °С (табл. 2). Средняя продолжительность баутов составляла 225–331 ч, пробуждений – от 15 до 23 ч. Максимальная продолжительность гипотермного периода в спячке у взрослого самца – 501 ч (около 21 сут.; рис. 1, табл. 3).

Общая продолжительность спячки составляла от 3.5 до 4 тыс. часов.

Таблица 3. Характеристика ритмов зимней спячки длиннохвостых сусликов, 2018/19 г.
Table 3. Characteristics of hibernation rhythms of long-tailed gophers, 2018/19

| Животное / масса, г, после спячки | ♂ 662 | ♀ 455 | ♀ 485 | ♀ 446 |
|---|---|---|---|---|
| Средняя длит. гипотермии, ч, *n(M ± m) / Min-Max | 10(331.1 ± 40.8) 122.0–501.0 | 15(225.0 ± 25.3) 70.0–362.0 | 16(231.9 ± 31.7) 48.0–412.0 | 13(289.5 ± 20.5) 137.0–381.0 |
| Общая длительность гипотермии, ч/% | 3313.0/94.1 | 3375.0/94.04 | 3711.0/94.07 | 3796/94.74 |
| Средняя длит. пробуждений, ч, n(M ± m) / Min-Max | 9(23.4 ± 1.8) 19.0–36.0 | 14(15.3 ± 0.5) 12.0–18.0 | 15(15.6 ± 0.6) 12.0–19.0 | 12(17.4 ± 0.6) 14.0–21.0 |
| Общая длит. нормотермии, ч/% | 211.0/5.9 | 214.0/5.96 | 234.0/5.93 | 209.0/5.26 |
| Общее время спячки, ч /сут. | 3524/146.8 | 3589.0/149.5 | 3945.0/164.4 | 3972.0/165.5 |

Примечание. *n – число периодов спячки или пробуждений

Ранее подобной продолжительности баутов у длиннохвостого суслика не отмечалось, максимальная продолжительность составляла 17.8 сут. (Ануфриев, 2008). Добавим, что зверек, у которого зарегистрирован такой продолжительный период гипотермии, к началу процесса – годовалый самец массой тела 920 г, за 3.5 тыс. ч спячки потери массы тела составили 258 г (около 1.7 г/сут.).

Длиннохвостые суслики – превосходные гибернаторы, во время зимней спячки доля времени, которое зверьки проводят в состоянии гипотермии, составляет 94–95 % от общего бюджета времени зимней спячки. У всех особей, зимовавших в подземной лаборатории на глубине 16 м в условиях вечномерзлого грунта, максимальная продолжительность баутов была от 15 до 20 сут., вся спячка включала от 10 до 16 эпизодов гипотермии. Период «глубокой» спячки, с продолжительностью выше 10 сут., состоял из 8–10 баутов. Зависимость температуры тела от температуры среды, по форме графической кривой, аппроксимируются близкими экспоненциальной и линейной зависимостями. Температура тела ниже нуля у длиннохвостых сусликов отмечена при температурах среды минус 5–6 °С и ниже (рис. 2).

Поскольку большая часть зимней спячки у длиннохвостого суслика в естественной среде проходит при околонулевых и температурах ниже 0 °С, при проведении экспериментов температура среды на протяжении большей части спячки была ниже 0 °С. У длиннохвостого суслика имеется зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры окружающей среды. Наиболее продолжительные периоды гипотермии отмечены в температурном диапазоне от 3–4 °С до минус 4–5 °С. Продолжительность периодов гипотермии в этом интервале составляла около 8–15 сут. (рис. 3).

Температура тела у длиннохвостого суслика в спячке зависит от температуры окружающей среды, а продолжительность периодов спячки – от температуры среды, поэтому вполне закономерно, что и продолжительность спячки различна при различных температурах тела (рис. 4). Зависимость аппроксимируется логарифмической графической кривой. Наиболее продолжительные периоды гипотермии отмечены при околонулевых температурах тела и до минус 1 °С. Продолжительность периодов спячки в этом случае составляла около и более 300 ч.

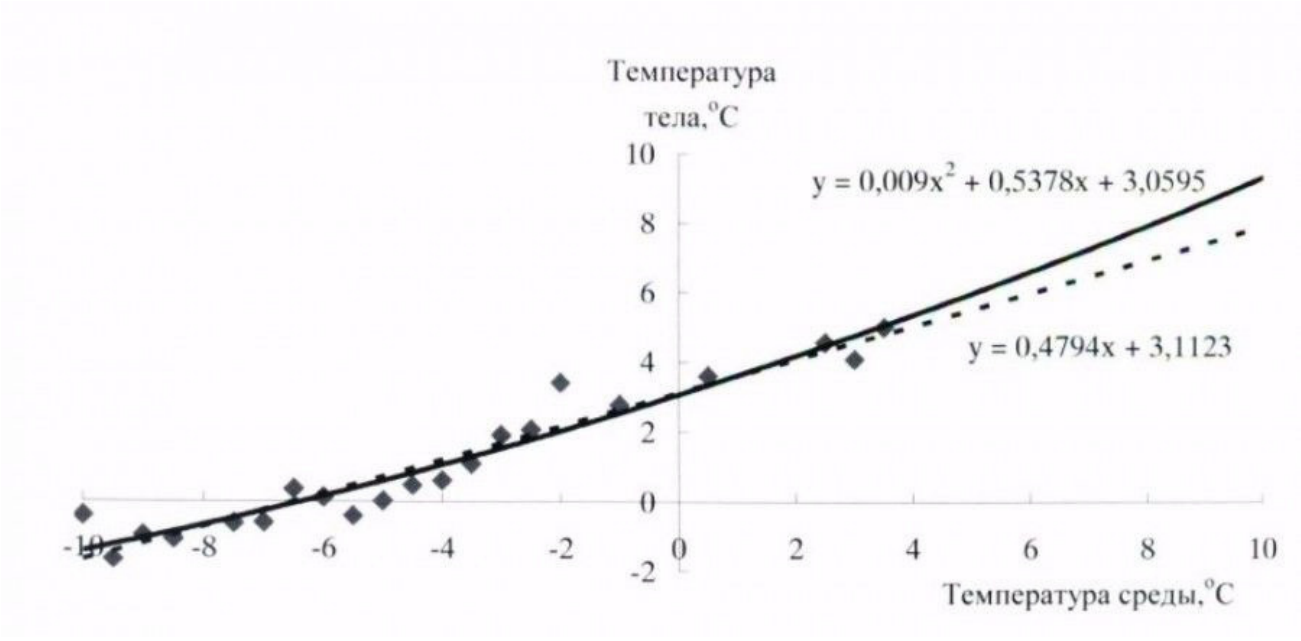



Рис. 2 Зависимость температуры тела от температуры среды у длиннохвостого суслика в период зимней спячки

Fig. 2. Dependence of body temperature of long-tailed gopher during winter hibernation on ambient temperature

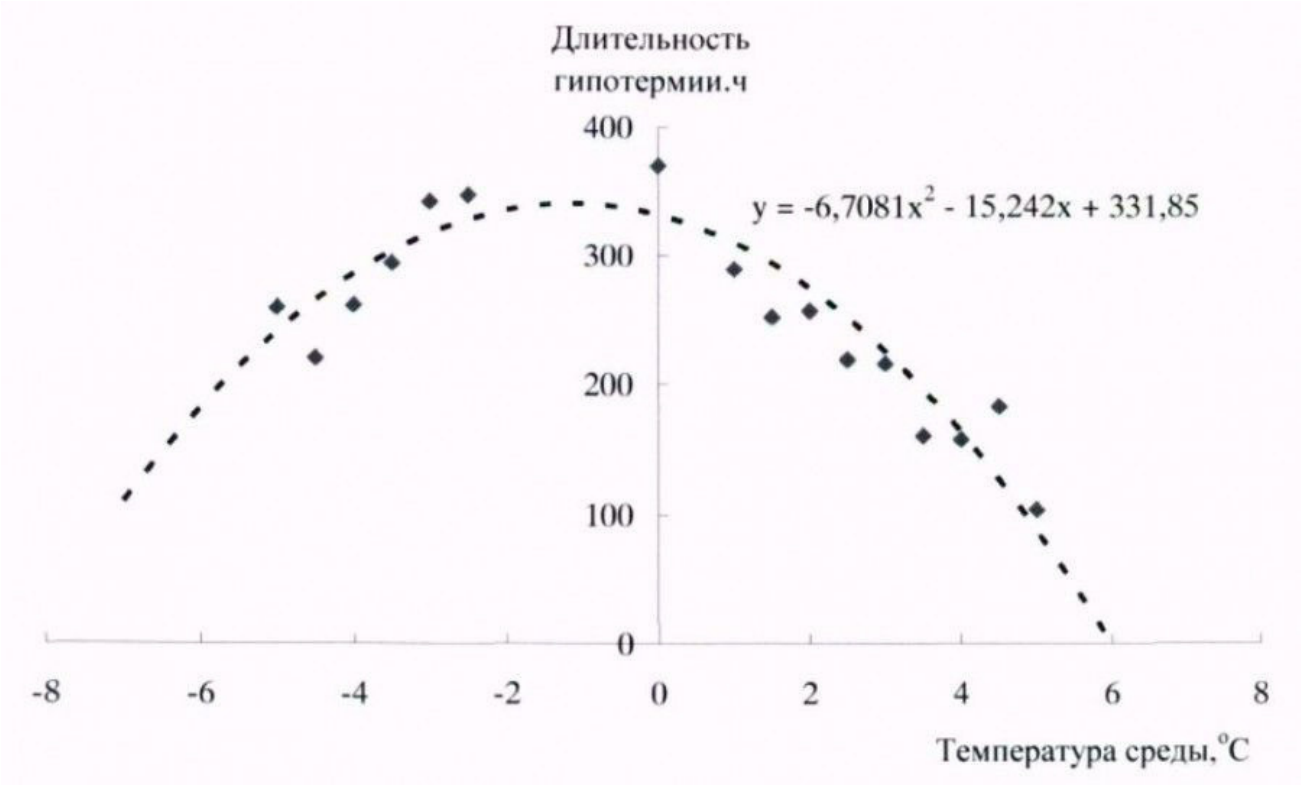



Рис. 3. Зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры среды у длиннохвостого суслика в период спячки

Fig. 3. Dependence of duration of hypothermia periods in long-tailed gopher on ambient temperature

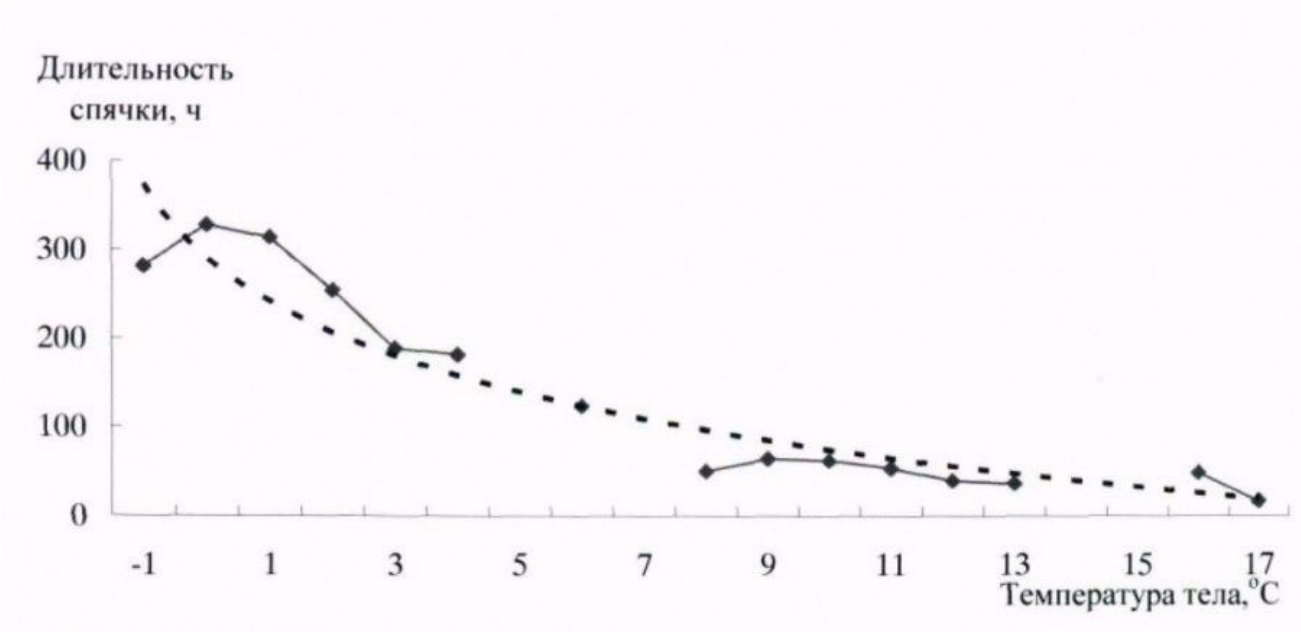



Рис. 4. Зависимость продолжительности периодов спячки от температуры среды у длиннохвостого суслика в спячке

Fig. 4. Dependence of duration of hibernation periods on body temperature in long-tailed gopher in hibernation

## Обсуждение

С переходом зимоспящих животных к норной жизни и потерей связи с поверхностью почвы количество воздействующих на них внешних факторов, синхронизирующих эндогенные ритмы с экзогенными, значительно снижается. Исчезает периодизм освещенности, температуры и влажности воздуха. Основными факторами, позволяющими синхронизировать эндогенные ритмы с сезонными изменениями внешней среды, остаются лишь температура и, в меньшей степени, атмосферное давление и влажность почвы (Ануфриев, 2008). Длиннохвостый суслик входит в число видов, наряду с арктическим сусликом (*Spermophilus parryii*), черношапочным сурком *(Marmota camtschatica)*, белогрудым (*Erinaceus roumanicus*) и европейским (*E. europaeus*) ежами, у которых в период зимней спячки температура тела может иметь значение 0 °С и ниже (Ануфриев, 2008; Ануфриев, Охлопков, 2015; Рутовская и др., 2019б).

Заселяя наиболее северный участок ареала вида, длиннохвостый суслик прекрасно адаптировался к условиям зимовки в условиях отрицательных окружающих температур. Ранее для этого вида уже отмечалась зона оптимальных для зимней спячки температур среды (Ануфриев, 2008). В этом температурном интервале суточные потери массы тела были минимальными, уровень метаболизма по потреблению кислорода также был значительно ниже, чем вне данного интервала температур. Оптимальная для спячки температура тела у длиннохвостого суслика имеет околонулевые значения, как и у белогрудого ежа (Рутовская и др., 2019а). У золотистого суслика периоды спячки наиболее продолжительны при температурах тела около 2 °С (Twente, Twente, 1965, 1967), а гипотермия отмечена до температуры тела 22 °С, у белогрудого ежа до 22 °С, у длиннохвостого суслика до 17 °С. У всех трех видов графическая зависимость аппроксимировалась логарифмической кривой. Снижение температуры тела у длиннохвостых сусликов до минус 1 °С, как и увеличение до 2–4 °С, вызывало уменьшение продолжительности периодов гипотермии, соответственно рост энергозатрат в спячке. Зависимость температуры тела длиннохвостого суслика от температуры окружающей среды выражена отчетливо. Ее график, скорее, ближе к экспоненте, хотя на отдельных участках почти линеен. Ранее нами рассмотрены сходство и различия зимней спячки длиннохвостого суслика с арктическим сусликом и черношапочным сурком в Якутии (Ануфриев, Охлопков, 2015). Большинство процессов, происходящих в спячке, у сравниваемых видов было сходным.

Совсем недавно опубликованы сообщения о зимней спячке белогрудого (*E. roumanicus*) и европейского (*E. europaeus*) ежа, в том числе и с температурами тела ниже 0 °С (Рутовская и др., 2019а, б). У бело-

грудого ежа в состоянии гипотермии также выявлено наличие оптимальной для зимней спячки температурной зоны, которая включает температурный интервал с положительными и отрицательными температурами среды. Оптимальная для спячки температура тела также находилась в области околонулевых температур, а минимальная температура в полости тела в гипотермии составляла минус 1.3 °С, у длиннохвостого суслика минус 2 °С (Ануфриев, 2008). У этих филогенетически достаточно удаленных видов, белогрудого ежа и длиннохвостого суслика, прослеживается ряд сходных черт в общей организации зимней спячки и частей, ее составляющих. В начальный период спячки интервалы гипотермии относительно непродолжительны, с ноября по март достигают максимальной длительности, у ежей до 17, у сусликов до 18–20 сут. Перед окончанием спячки, в конце марта – начале апреля, пробуждения учащаются. Для этих близких по массе тела видов характерен относительно быстрый рост температуры при спонтанных пробуждениях. Примерно за пять часов животные с околонулевыми положительными либо отрицательными температурами тела превращаются в гомойотермных с температурой в полости тела около 35 °С. Сходны и механизмы влияния температуры среды на формирование ритмов зимней спячки. Оба вида способны к спячке в условиях отрицательных температур среды, с температурой тела ниже 0 °С (Рутовская и др., 2019а, б).

Имеются видовые особенности зимовки и спячки сравниваемых видов. Белогрудые ежи залегают в спячку в сроки, гораздо более ранние, чем длиннохвостые суслики. Уже с первой декады сентября у ежей отмечены кратковременные, постепенно нарастающие периоды гипотермии, соответственно сезон зимней спячки у этих животных более продолжительный. В общем бюджете времени спячки доля гомойотермии у ежей выше, от 7 до 20 %, чем у сусликов. Средняя продолжительность периодов гипотермии у белогрудых ежей была существенно ниже, чем у длиннохвостых сусликов. Снижение температуры тела после спонтанного пробуждения на 30–40 % времени продолжительнее, чем у длиннохвостых сусликов.

## Заключение

Длиннохвостый суслик на севере ареала демонстрирует высокий уровень адаптации к условиям среды в период спячки. Температура среды непосредственно влияет и является регулятором при формировании ритмов спячки. Температурный оптимум для спячки включает положительные и отрицательные температуры, соответствующие зимнему ходу температур месторасположения зимовочных гнезд в почве, коренных обитаний животных. Температура тела у длиннохвостых сусликов в спячке зависит от температуры среды, а оптимальная для спячки температура тела находится в области околонулевых значений. Ряд механизмов зимней спячки, выявленных для длиннохвостых сусликов, характерен не только для видов сем. *Sciuridae*, но отмечен и у представителей сем. *Erinaceus*.

## Библиография

Ануфриев А. И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии . Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 157 с.

Ануфриев А. И. Экологические механизмы температурных адаптаций млекопитающих и зимующих птиц Якутии . Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. 220 с.

Ануфриев А. И., Охлопков И. М. Зимняя спячка трех видов SCIURIDAE с температурой тела ниже нуля // Экология. 2015. № 1. С. 1–9.

Калабухов Н. И. Летняя спячка сусликов (*C. fulvus* и *C. pygmaeus*) // Труды лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка. 1929. Т. 5. С. 163–176.

Калабухов Н. И. Спячка млекопитающих . М.: Наука, 1985. 264 с.

Ларионов П. Д. Экологические наблюдения над якутским длиннохвостым сусликом // Зоологический журнал. 1943. Т. 22. Вып. 2. С. 234–246.

Ларионов П. Д. Ареал, стации и численность якутского длиннохвостого суслика // Ученые записки Якутского государственного университета. 1958. Вып. 3. С. 35–49.

Рутовская М. В., Диатроптов М. Е., Кузнецова Е. В., Ануфриев А. И., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Динамика температуры тела белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900) во время зимней спячки // Зоологический журнал. 2019а. № 5. С. 556–566.

Рутовская М. В., Диатроптов М. Е., Кузнецова Е. В., Ануфриев А. И., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Феномен снижения температуры тела до отрицательных значений у ежей рода Erinaceus во время зимней спячки // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2019б. № 4. (в печ.).

Слоним А. Д. Экологическая физиология животных . М.: Высш. шк., 1971. 448 с.
Buck C. L., Barnes B. M. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2000. Vol. 279. № 1. P. 255–262.
Drescher J. W. Environmental influences on initiation and maintenance of hibernation in the Arctic ground squirrel Citellus undulatus // Ecology. 1967. Vol. 48. № 6. P. 962–966.
Duboeus R. Physiological compared (Etude sur le mechanism de la thermogenèse of dusommeil chez mammifères). Paris, 1898. 286 p.
French A. R. Allometries of the duration of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: a test of the theory of metabolic control of the timing of changes in body temperature // J. Comp. Physiol. (B). 1985. Vol. 156. P. 13–19.
Galster W. A., Morrison P. Cyclic changes in carbohydrates concentrates during hibernation in the Arctic ground squirrel // Amer. J. Physiol. 1970. Vol. 218. № 4. P. 1228–1232.
Heller H., Poulson T. L. Circanian rhythms. II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (Eutamias) and ground squirrel (Spermophilus) // Biochem. and Physiol. 1970. Vol. 33. P. 357–383.
Hut R. A., Barnes B. M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel // J. Comp. Physiol. (B). 2002. Vol. 172 (1). P. 47–58.
Kayser Ch. The physiology of natural hibernation. NY: Pergamon Press, 1961. 325 p.
Kristofersson R., Soivio A. Hibernation of the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) The periodicity of hibernation of undisturbed animals during the winter in a constant ambient temperature // Ann. Sci. Fenn. 1964 (A). IV. Biol. Vol. 122. P. 1–22.
Oklejewicz M., Daan S. Strijkstra A. M. Temporal organization of hibernation in wild-type and tau mutant Syrian hamsters // J. Comp. Physiol. (B). 2001. Vol. 171. P. 431–439.
Ortmann S., Heldmaier G. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (Marmota marmota) // J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2000. Vol. 278. No 3. P. 698–704.
Pengelley E. T., Fisher K. C. Onset and cessation of hibernation under constant temperature and light in the golden-mantled ground squirrel, Citellus lateralis // Nature. 1957. Vol. 180. P. 1371–1372.
Pengelley E. T., Fisher K. C. The effect of temperature and rhythmical arousal ground squirrels (Citellus lateralis) // Can. J. Zool. 1961. Vol. 39. No 1. P. 105–120.
Pengelley E. T., Fisher K. C. The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behavior of captive golden-mantled ground squirrel (Citellus lateralis) // Canadian. J. Zool. 1963. Vol. 41. P. 1103–1120.
Strumwasser F. Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, Citellus beecheryi // Am. J. Physiol. 1959. Vol. 196. P. 8–14.
Twente J. W., Twente J. A. Regulation of hibernation periods by temperature // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1965. Vol. 54. P. 1058–1061.
Twente J. W., Twente J. A. Seasonal variation in the hibernating behavior of Citellus lateralis // Mammalian hibernating 111. Edinburg-London: Oliver and Boyd, 1967. P. 47–63.
Willis L. S., Goldman S. S., Foster R. F. Tissue K-concentration in relation to the role of kidney in hibernation and in the cause of periodic arousal // Comp. Biochem. and Physiol. 1971. Vol. (A) 39. № 3. P. 437–445.

## Благодарности

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИБПК ЯНЦ СОРАН: «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение» АААА-А17-117020110058-4.

Авторы статьи очень признательны руководству Института мерзлотоведения СО РАН за возможность проведения исследований в мерзлотной лаборатории Института.

# TEMPERATURE REGULATION OF HIBERNATION PROCESSES IN LONG-TAILED GOPHER *SPERMOPHILUS UNDULATUS* PALLAS, 1778

**ANUFRIEV Andrey Ivanovich** — *D.Sc., Institute of biological problems of cryolithozone SB RAS, anufry@ibpc.ysn.ru*

**YADRIHINSKY Valery Fedorovich** — *Ph.D., Yakutsk State Agricultural Academy, anufry@ibpc.ysn.ru*

**Key words:**
Hibernation
hypothermia
awakening
ambient temperature
body temperature

**Summary:** The article deals with the study of the course of hibernation of long-tailed gopher in an environment close to natural, and the identification of mechanisms of influence of the ambient temperature on the formation of hibernation rhythms. Body temperature of four Spermophilus undulatus specimens in hibernation was continuously observed with thermographs DS-1922L implanted intraperitoneally. Wintering and hibernation conditions were as close as possible to natural in the natural environment. Hibernation took place in the underground permafrost laboratory of the Institute of Permafrost Researches, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences (Yakutsk), in conditions of permafrost soil at a depth of 16-18 m. Hypothermia periods of about 20 and more days were recorded for the first time. 94-95 % of the time gophers were in a state of hypothermia. 58-68 % of the hibernation time budget animals had a body temperature of 0º and below. Using the previously obtained data, the dependence of body temperature in gophers in the state of hypothermia on the ambient temperature as well as the dependence of the duration of hypothermia intervals on body temperature and ambient temperature was calculated.

**Received on:** 11 Jule 2019 **Published on:** 07 October 2019

## References

Anufriev A. I. Ohlopkov I. M. Hibernation of three species of SCIURIDAE with body temperature below zero, Ekologiya. 2015. No. 1. P. 1–9.

Anufriev A. I. Ecological mechanisms of temperature adaptations of mammals and wintering birds of Yakutia. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2013. 220 p.

Anufriev A. I. Mechanisms of hibernation of small mammals of Yakutia. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008. 157 p.

Buck P. L., Barnes B. M. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator, Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2000. Vol. 279. No. 1. P. 255–262.

Drescher J. W. Environmental influences on initiation and maintenance of hibernation in the Arctic ground squirrel Citellus undulatus, Ecology. 1967. Vol. 48. No. 6. R. 962–966.

Duboeus R. Physiological compared (Etude sur le mechanism de la thermogenèse of dusommeil chez mammifères). Paris, 1898. 286 p.

French A. R. Allometries of the duration of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: a test of the theory of metabolic control of the timing of changes in body temperature, J. Comp. Physiol. (B). 1985. Vol. 156. P. 13–19.

Galster W. A., Morrison P. Cyclic changes in carbohydrates concentrates during hibernation in the Arctic ground squirrel, Amer. J. Physiol. 1970. Vol. 218. No. 4. P. 1228–1232.

Heller H., Poulson T. L. Circanian rhythms. II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (Eutamias) and ground squirrel (Spermophilus), Biochem. and Physiol. 1970. Vol. 33. P. 357–383.

Hut R. A., Barnes B. M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel, J. Comp. Physiol. (B). 2002. Vol. 172 (1). P. 47–58.

Kalabuhov N. I. Hibernation of mammals. M.: Nauka, 1985. 264 p.

Kalabuhov N. I. Summer hibernation of ground squirrels (C. fulvus and C. pygmaeus), Trudy laboratorii eksperimental'noy biologii Moskovskogo zooparka. 1929. T. 5. P. 163–176.

Kayser Ch. The physiology of natural hibernation. NY: Pergamon Press, 1961. 325 p.

Kristofersson R., Soivio A. Hibernation of the hedgehog (Erinaceus europaeus L.) The periodicity of hibernation of undisturbed animals during the winter in a constant ambient temperature, Ann. Sci. Fenn. 1964 (A). IV. Biol. Vol. 122. P. 1–22.

Larionov P. D. Ecological observations of the Yakut long-tail gopher, Zoologicheskiy zhurnal. 1943. T. 22. Vyp. 2. P. 234–246.

Larionov P. D. The range of habitat and the number of Yakut long-tailed ground squirrel, Uchenye zapiski Yakutskogo gosudarstvennogo universiteta. 1958. Vyp. 3. P. 35–49.

Oklejewicz M., Daan S. Strijkstra A. M. Temporal organization of hibernation in wild-type and tau mutant Syrian hamsters, J. Comp. Physiol. (B). 2001. Vol. 171. P. 431–439.

Ortmann S., Heldmaier G. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (Marmota marmota), J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2000. Vol. 278. No 3. P. 698–704.

Pengelley E. T., Fisher K. C. Onset and cessation of hibernation under constant temperature and light in the golden-mantled ground squirrel, Citellus lateralis, Nature. 1957. Vol. 180. P. 1371–1372.

Pengelley E. T., Fisher K. C. The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behavior of captive golden-mantled ground squirrel (Citellus lateralis), Canadian. J. Zool. 1963. Vol. 41. P. 1103–1120.

Pengelley E. T., Fisher K. C. The effect of temperature and rhythmical arousal ground squirrels (Citellus lateralis), Can. J. Zool. 1961. Vol. 39. No 1. P. 105–120.

Rutovskaya M. V. Diatroptov M. E. Kuznecova E. V. Anufriev A. I. Feoktistova N. Yu. Surov A. V. Body temperature dynamics of the white-breasted hedgehog (Erinaceus roumanicus Barrett-Hamilton, 1900) during hibernation, Zoologicheskiy zhurnal. 2019a. No. 5. P. 556–566.

Rutovskaya M. V. Diatroptov M. E. Kuznecova E. V. Anufriev A. I. Feoktistova N. Yu. Surov A. V. The phenomenon of lowering body temperature to negative values in the genus Erinaceus hedgehogs during hibernation, Zhurnal evolyucionnoy biohimii i fiziologii. 2019b. No. 4. (v pech.).

Slonim A. D. Ecological physiology of animals. M.: Vyssh. shk., 1971. 448 p.

Strumwasser F. Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, Citellus beecheryi, Am. J. Physiol. 1959. Vol. 196. P. 8–14.

Twente J. W., Twente J. A. Regulation of hibernation periods by temperature, Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1965. Vol. 54. P. 1058–1061.

Twente J. W., Twente J. A. Seasonal variation in the hibernating behavior of Citellus lateralis, Mammalian hibernating 111. Edinburg-London: Oliver and Boyd, 1967. P. 47–63.

Willis L. S., Goldman S. S., Foster R. F. Tissue K-concentration in relation to the role of kidney in hibernation and in the cause of periodic arousal, Comp. Biochem. and Physiol. 1971. Vol. (A) 39. No. 3. P. 437–445.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.583

# ВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА ЗАРОСЛЕЙ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ МАЛОЙ РЕКИ (НА ПРИМЕРЕ Р. СЕРЕЖА НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)

**ГАВРИЛКО Дмитрий Евгеньевич** — *ФГАОУ ВО "Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского", dima_gavrilko@mail.ru*

**ЗОЛОТАРЕВА Татьяна Владимировна** — *ФГАОУ ВО "Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского", tanyakuklina.nn@yandex.ru*

**ШУРГАНОВА Галина Васильевна** — *д. б. н, ФГАОУ ВО "Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского", galina.nngu@mail.ru*

**Ключевые слова:**
сообщества зоопланктона
видовая структура
макрофиты
анализ избыточности
малая река
Нижегородская область

**Аннотация:** Малые реки обладают большим биотопическим разнообразием за счет развития разнотипных зарослей высшей водной растительности в прибрежье. Зоопланктоценозы малых рек изучены слабее, чем озер. В связи с этим актуальным является изучение видовой структуры сообществ зоопланктона в зарослях макрофитов малых рек. В работе дана характеристика видовой структуры и количественного развития сообществ зоопланктона медиальной зоны и зарослей высшей водной растительности малой реки Сережа Нижегородской области. На основе иерархической кластеризации в медиальной зоне реки выделены два сообщества зоопланктона – речного участка и переходного участка. Показаны отличия видовой структуры сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов и медиальной зоны реки. Установлено, что в зарослях высшей водной растительности формируется высокое видовое богатство и количественное развитие сообществ зоопланктона. В разнотипных по морфологическому строению зарослях макрофитов установлены различия в количественном развитии и соотношении таксономических групп зоопланктона по численности и биомассе. Показано, что наибольшее влияние на зарослевый зоопланктон оказывает архитектоника макрофита и густота зарослей. В густых зарослях погруженных растений отмечены максимальные значения численности и биомассы зоопланктона. По результатам анализа избыточности показано влияние абиотических и биотических факторов среды на видовую структуру сообществ зоопланктона медиали и рипали реки. В медиальной зоне реки значительное влияние на видовую структуру сообществ зоопланктона оказывали скорость течения и pH воды, в прибрежье – проективное покрытие растений.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 21 марта 2019 года **Подписана к печати:** 01 октября 2019 года

## Введение

Высшая водная растительность оказывает существенное влияние на видовую структуру и обилие зоопланктона (Семенченко, Разлуцкий, 2009; Семенченко и др., 2013; Курбатова и др., 2018). Зоопланктоценозы зарослей макрофитов характеризуются высоким видовым богатством и количественным развитием (Крылов, 2005; Лобуничева, 2008). Видовая структура сообществ зоопланктона в прибрежной зоне водоемов определяется, главным образом, интенсивностью развития макрофитов (Kuczynska-Kippen, 2006), а также их морфологическим строением (Семенченко, Разлуцкий, 2009; Jeong et al., 2014). Погруженные водные растения с большей биомассой образуют высокую гетерогенность местообитаний, что вызывает увеличение разнообразия и плотности зоопланктона (Spoljar et al., 2012; Choi et al., 2014). В то же время некоторые макрофиты (кубышка желтая, пузырчатка) оказывают угнетающее действие на зоопланктон (Зимбалевская и др., 1987; Курбатова и др., 2012; Зайцева и др., 2014). Кроме того, формирующиеся в разнотипных по морфологическому строению зарослях макрофитов специфические физико-химические условия и трофические взаимоотношения обуславливают различия видовой структуры сообществ зоопланктона (Курбатова и др., 2018).

К настоящему времени зоопланктон зарослей высших водных растений равнинных рек изучен крайне слабо. В литературе имеются сведения, что зоопланктон зарослей прибрежно-водных макрофитов рек количественно более развит по сравнению с незаросшей медиалью (Крылов, 2005). Кроме того, наибольшее количественное развитие зоопланктона зарослей макрофитов в пределах зоны подпора речных вод отмечено для устьевой области малой реки-притока равнинного водохранилища (Столбунова, 2011). В зонах слияния вод незарегулированных рек структура зоопланктона зависит от скорости течения и степени зарастания высшей водной растительностью (Болотов и др., 2012). В целом высшая водная растительность оказывает существенное влияние на пространственное размещение сообществ зоопланктона на различающихся по морфометрическим характеристикам участках равнинных рек (Гаврилко и др., 2018).

Особого внимания заслуживает исследование зоопланктоценозов участков слияния рек и озер, где формируются переходные зоны, в которых снижается скорость течения реки, что благоприятно влияет на развитие высшей водной растительности в рипали. Участки слияния разнотипных водных объектов определяют структурно-функциональную организацию сообществ гидробионтов объектов-реципиентов (Болотов и др., 2012). В отечественной литературе практически отсутствуют сведения о видовой структуре сообществ зоопланктона разнотипных макрофитов в зоне контакта речных и озерных вод. Одной из таких зон является участок впадения р. Сережа в озеро Великое, прибрежье которого занято разнотипными растительными ассоциациями.

Река Сережа – правый приток второго порядка р. Ока. Длина реки составляет 196 км, площадь бассейна – 2730 км$^2$. Река характеризуется извилистым, слаборазветвленным песчаным с каменистыми перекатами руслом. Пойма реки покрыта лесом, кустарниками, местами заболочена. В среднем течении формирует систему карстовых озер (Великое, Глубокое, Паровое и др.) (Природа…, 1974).

Сведения о зоопланктоне р. Сережа представлены в ряде работ (Шурганова и др., 2012; Ильин и др., 2015, 2016; Ильин, 2016). Однако изучение зоопланктона зарослей высшей водной растительности реки было проведено впервые.

Цель настоящей работы – характеристика видовой структуры и пространственного распределения сообществ зоопланктона медиали и зарослей высшей водной растительности на акватории р. Сережа в месте впадения в озеро Великое.

## Материалы

Исследования зоопланктона были проведены в среднем течении р. Сережа (Арзамасский р-он, Нижегородская область) в месте впадения в озеро Великое (N 55.658543, E 43.596692) в середине июля 2016 г. Отбор проб проводился на участке длиной 1.3 км до впадения в озеро, а также в оз. Великое, на участке, после впадения р. Сережа (рис. 1).

Были выбраны заросли макрофитов разного морфологического строения: кубышка желтая *Nuphar lutea* (L.) Sm., хвощ приречный *Equisetum fluviatile L.*, Sm., элодея канадская *Elodea canadensis Michx.*, телорез обыкновенный *Stratiotes aloides L.*, стрелолист обыкновенный *Sagittaria sagittifolia L.,* рдест блестящий *Potamogeton lucens* L. Все эти биотопы расположены в рипали реки, медиальная часть которой характеризовалась значительной скоростью течения (0.3–0.35 м/с). В прибрежье реки в зоне подпора озера располагался биотоп рдеста плавающего *Potamogeton natans* (L.).

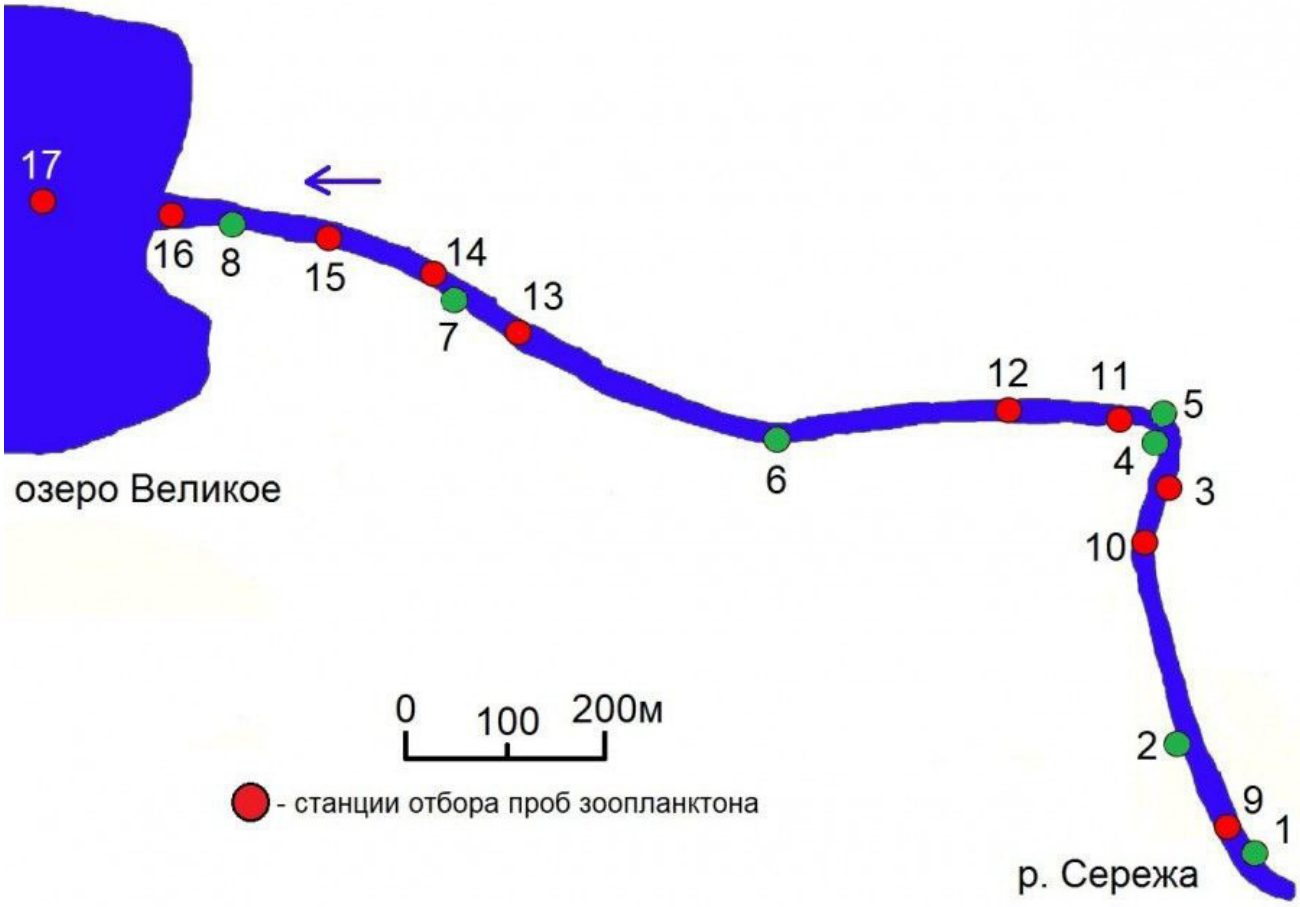



Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона р. Сережа в зоне впадения в озеро Великое. Зеленым цветом отмечены станции в зарослях макрофитов, красным – в открытой воде. 1 – биотоп кубышки желтой; 2 – биотоп хвоща приречного; 3 – открытое прибрежье; 4 – биотоп элодеи канадской; 5 – биотоп телореза обыкновенного; 6 – биотоп стрелолиста обыкновенного; 7 – биотоп рдеста блестящего; 8 – биотоп рдеста плавающего; 9–12 – медиаль речного участка; 13–16 – медиаль зоны подпора, 17 – озеро Великое

Fig. 1. Sceme of location of zooplankton sampling stations on the river Serezha in the zone of its influx into lake Velikoye. The stations in the macrophyte thickets are marked in green, in open water - in red. 1 – biotop of *Nuphar lutea*; 2 – biotop of *Equisetum fluviatile*; 3 – open coastal area; 4 – biotop of *Elodea canadensis*; 5 – biotop of *Stratiotes aloides*; 6 – biotop of *Sagittaria sagittifolia*; 7 – biotop of *Potamogeton lucens*; 8 – biotop of *Potamogeton natans*; 9–12 – medial of the river area; 13–16 – medial of the backwater zone, 17 – lake Velikoye

## Методы

Пробы зоопланктона в зарослях высших водных растений отбирали мерным ведром, путем процеживания 50 литров воды через планктонную сеть (нейлоновое сито с ячеей 70 мкм) и фиксировали 4 % раствором формалина. В медиальной зоне реки и в озере пробы отбирали сетью Джеди, путем процеживания столба воды от дна до поверхности. В каждом зарослевом биотопе было взято по 3 пробы зоопланктона. Обработка материала осуществлялась общепринятыми методами (Методические рекомендации…, 1982). Идентификация видов зоопланктона осуществлялась с использованием определителей (Кутикова, 1970; Определитель…, 2010).

Параллельно с отбором проб проводили измерения глубины, прозрачности, температуры, pH, электропроводности воды, концентрации растворенного кислорода, скорости течения, процента проективного покрытия растениями биотопа.

Оценку сходства видового состава зоопланктона проводили на основе коэффициента Сёренсена (Шитиков и др., 2003). Доминирующие виды зоопланктона выявляли согласно индексу доминирования Палия

– Ковнацки (Шитиков и др., 2003). Пробы зоопланктона классифицировали с помощью кластерного анализа на основе сходства видовой структуры, в качестве меры сходства использовали косинус угла между векторами проб в многомерном пространстве численностей видов (Шурганова и др., 2003; Шурганова, 2007). Кластерный анализ проводили на основе расчетов расстояния между группами проб (кластерами) методом средней связи. Для выбора оптимального числа кластеров при кластеризации проб зоопланктона проводили анализ силуэтов и анализ коэффициентов корреляции Мантеля (Legendre & Legendre, 2012; Якимов и др., 2016). Ординацию данных проводили с применением анализа избыточности (RDA) (Legendre & Legendre, 2012; Шитиков, Розенберг, 2013). Все расчеты проводились в среде *R* (R Core Team, 2015).

Исследуемый участок реки характеризовался нейтральной и слабощелочной реакцией среды (pH 7.23–8.28). Электропроводность изменялась в пределах 165.7–219.0 мкСм/см. Во всех биотопах наблюдались высокие концентрации растворенного кислорода (9.54–12.58 мг/л), за исключением зарослей телореза и хвоща (7.51–7.85 мг/л). Для всех растительных ассоциаций было характерно доминирование одного вида растения, который занимал более 60 % проективного покрытия в биотопе.

## Результаты

В зоопланктоне исследованного участка р. Сережа было идентифицировано 120 видов, из них 65 принадлежало коловраткам (Rotifera), 39 – ветвистоусым ракообразным (Cladocera), 16 – веслоногим ракообразным (Copepoda). Среди идентифицированных видов была найдена коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) – вид-вселенец североамериканского происхождения. Коловратка была отмечена только на медиальных станциях, а также открытого прибрежья и не встречалась в зарослевых биотопах.

На основе коэффициента сходства видового состава Сёренсена была построена кластерная дендрограмма (рис. 2). Станции отбора проб зоопланктона сгруппировались в два четко обособленных кластера. В первый кластер вошли станции из прибрежных биотопов (1–8), при этом наиболее далеко от зарослевых проб разместилась станция № 3, расположенная в открытом прибрежье. Второй кластер сформировали станции медиальной зоны реки (9–16) и озера (17).

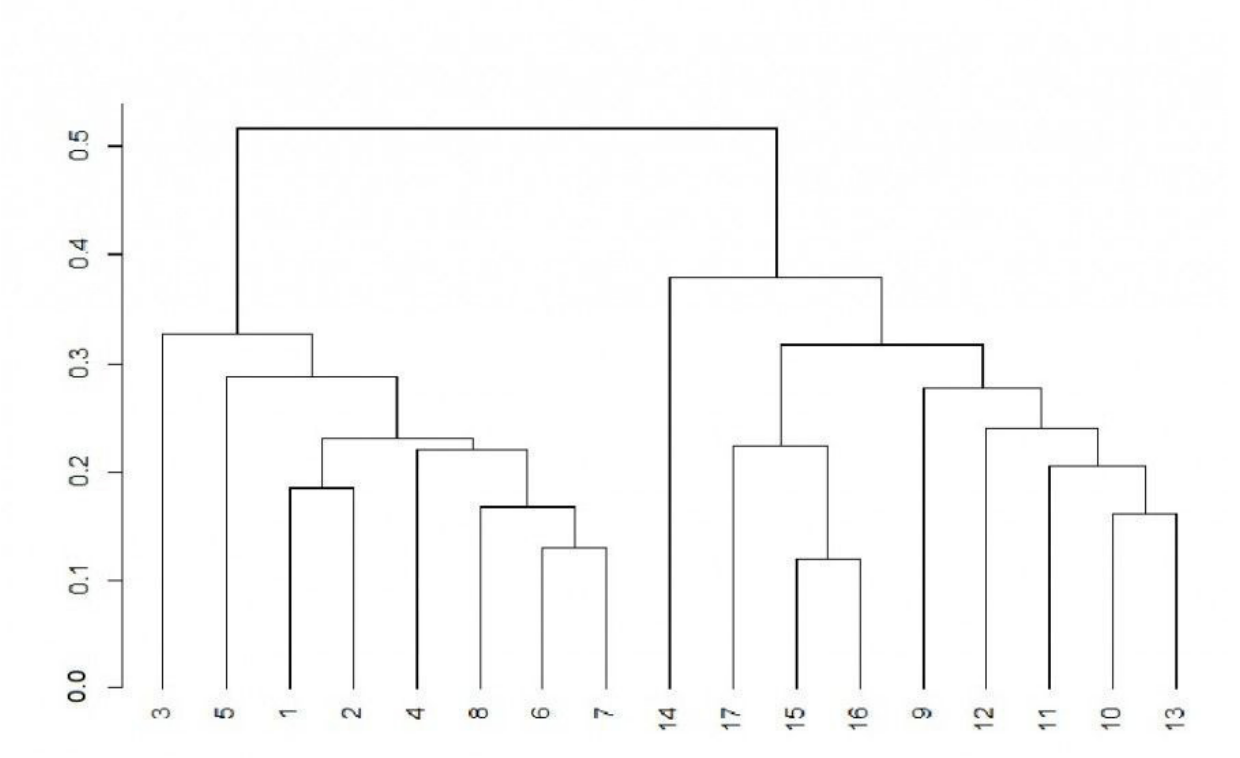



Рис. 2. Дендрограмма иерархической кластеризации проб зоопланктона на основе коэффициента Сёренсена. По оси отложено расстояние объединения. Описание станций отбора проб как на рис. 1

Fig. 2. Dendrogram of hierarchical clustering of zooplankton samples based on the Sörensen coefficient. Axis represents the joining distance. Description of sampling stations as in Fig. 1

Результаты анализа дендрограммы (см. рис. 2) свидетельствуют о различиях видового состава зоопланктона медиальной и прибрежной зон реки. Наибольшее количество видов зоопланктона среди всех прибрежных биотопов было характерно для зарослей телореза (80 видов) (табл. 1), а наименьшее – для биотопа открытого прибрежья (45 видов). При этом в медиальной зоне реки количество видов составило 42, что было сравнительно ниже, чем в зарослевых биотопах. Значительная разветвленность и большая плотность телореза способствовали формированию высокого видового богатства зоопланктона.

Таблица 1. Показатели видовой структуры и количественного развития сообществ зоопланктона

| Станция | Биотоп | Доминанты | D | S | N, тыс. экз./м$^3$ | N, % Rot:Cla:Cop | B, г/м$^3$ | B, % Rot:Cla:Cop |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Кубышка желтая | *Conochiloides coenobasis*<br>*Keratella cochlearis*<br>*Hexarthra mira* | 33.3<br>16.6<br>15.8 | 61 | 755.7±183.9 | 84:5:11 | 1.31±0.23 | 54:9:37 |
| 2 | Хвощ приречный | Copepodit Cyclopoida<br>*Ceriodaphnia pulchella*<br>*Thermocyclops oithonoides*<br>*Conochiloides coenobasis* | 17.7<br>13.6<br>13.4<br>10.3 | 65 | 579.7±299.7 | 23:34:43 | 7.31±5.31 | 2:44:54 |
| 3 | Открытое прибрежье | Nauplii Copepoda<br>*Conochiloides coenobasis*<br>*Hexarthra mira* | 20.6<br>17.2<br>13.5 | 45 | 133.9±38.9 | 63:10:27 | 0.23±0.02 | 38:20:42 |
| 4 | Элодея канадская | *Ceriodaphnia pulchella*<br>*Ceriodaphnia quadrangula*<br>*Thermocyclops crassus*<br>*Diaphanosoma brachyurum* | 26.3<br>17.1<br>11.1<br>10.1 | 61 | 872.4±89.8 | 1:64:35 | 22.82±5.96 | 1:79:20 |

Таблица 1. Продолжение

| Станция | Биотоп | Доминанты | D | S | N, тыс. экз./м³ | N, % Rot:Cla:Cop | B, г/м³ | B, % Rot:Cla:Cop |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 5 | Телорез обыкновенный | *Conochilus unicornis*<br>Copepodit Cyclopoida<br>Nauplii Copepoda | 29.5<br>25.1<br>16.3 | 80 | 343.2±21.3 | 36:20:44 | 2.31±0.22 | 3:62:35 |
| 6 | Стрелолист обыкновенный | *Diaphanosoma brachyurum*<br>*Ceriodaphnia pulchella*<br>Copepodit Cyclopoida | 26.2<br>15.1<br>12.6 | 65 | 682.2±327.8 | 5:58:37 | 13.55±2.03 | 1:78:21 |
| 7 | Рдест блестящий | Nauplii Copepoda<br>Copepodit Cyclopoida<br>*Conochiloides coenobasis* | 22.4<br>20.3<br>12.8 | 62 | 111.7±25.3 | 34:22:44 | 1.49±0.67 | 4:84:12 |
| 8 | Рдест плавающий | Nauplii Copepoda<br>*Polyarthra euryptera* | 23.7<br>13.5 | 73 | 534.2±92.3 | 53:13:34 | 2.02±0.31 | 29:40:31 |
| 9–12 | Медиаль, свободное течение реки | Nauplii Copepoda<br>*Conochiloides coenobasis*<br>Copepodit Cyclopoida<br>*Keratella cochlearis* | 19.4<br>17.0<br>16.2<br>10.3 | 42 | 179.1±114.4 | 56:7:37 | 0.74±0.41 | 43:12:45 |

Таблица 1. Продолжение

| Станция | Биотоп | Доминанты | D | S | N, тыс. экз./м$^3$ | N, % Rot:Cla:Cop | B, г/м$^3$ | B, % Rot:Cla:Cop |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 13–16 | Медиаль, зона подпора | Nauplii Copepoda<br>*Bosmina longirostris*<br>*Brachionus angularis*<br>Copepodit Cyclopoida | 41.8<br>14.2<br>11.8<br>11.5 | 41 | 728.2± 157.8 | 32:15:53 | 2.18±0.83 | 31:18:51 |
| 17 | Озеро, после впадения реки | *Asplanchna priodonta*<br>Copepodit Cyclopoida | 20.8<br>14.9 | 29 | 278.8 | 58:12:30 | 3.55 | 36:25:39 |

Примечание. D – индекс доминирования, S – общее число видов, N – общая численность, B – общая биомасса, Rot:Cla:Cop – соотношение коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

По результатам анализа видовой структуры сообществ зоопланктона была построена дендрограмма иерархической кластеризации (рис. 3). На основе анализа ширины силуэта и коэффициента корреляции Мантеля было принято разбиение дендрограммы на пять кластеров. Станции № 9–12, расположенные в медиальной зоне реки с выраженной скоростью течения, характеризовались высоким сходством видовой структуры, что позволило им сгруппироваться в один кластер. В этом сообществе зоопланктона доминировали науплиальные и копеподитные стадии (CI–CV) веслоногих ракообразных, коловратки *Conochiloides coenobasis* Skorikov, 1914 и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) (табл. 1). Средняя численность зоопланктона составила 179.1 ± 114.4 тыс. экз./м$^3$, а биомасса – 0.74±0.41 г/м$^3$.

Станции № 13–16, расположенные в зоне подпора озера, обладали сходной видовой структурой зоопланктона (см. рис. 3), что свидетельствует о формировании переходного зоопланктоценоза на этом участке. Здесь доминантами выступали младшие возрастные стадии веслоногих ракообразных, а также ветвистоусый рачок *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1785) и коловратка *Brachionus angularis* Gosse, 1851 (см. табл. 1). Численность и биомасса зоопланктона переходного ценоза были выше, чем на речном участке (728.2 ± 157.8 тыс. экз./м$^3$ и 2.18 ± 0.83 г/м$^3$). Обособленно на дендрограмме расположилась станция № 17 озера Великое (см. рис. 3). Видовая структура зоопланктона этого участка существенно отличалась от речных сообществ. На этой станции доминировали коловратка *Asplanchna priodonta* и копеподитные стадии (CI–CV) веслоногих рачков. Численность зоопланктона составила 278.8 тыс. экз./м$^3$, биомасса – 3.55 г/м$^3$.

Видовая структура сообществ зоопланктона прибрежных биотопов (станции № 1–8) значительно различалась между собой. Наиболее обособленно на дендрограмме расположены биотопы погруженных макрофитов с большим проективным покрытием (элодея, телорез) и биотопы воздушно-водных растений (хвощ и стрелолист) (см. рис. 3). Зоопланктоценозы зарослей растений с плавающими листьями более тяготели к зонам медиали. Так, заросли кубышки желтой (ст. 1) были расположены в прибрежье свободного течения реки. В этом зоопланктоценозе доминировали коловратки, характерные для зон открытой воды, – *Conochiloides coenobasis*, *Keratella cochlearis* и *Hexarthra mira* (Hudson, 1871). Однако общая численность и биомасса зоопланктона были значительно выше, чем в медиальной зоне (см. табл. 1). Заросли рдеста плавающего (ст. 8) были расположены в прибрежье зоны кон-

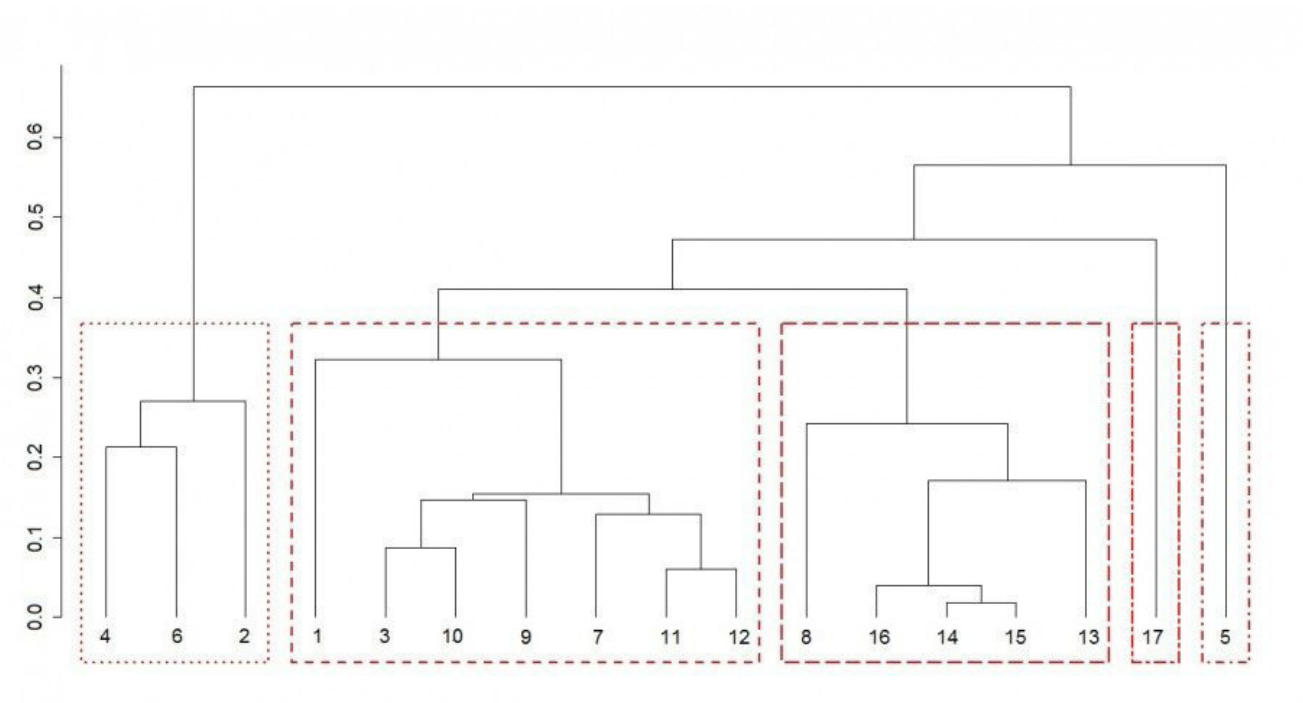



Рис. 3. Дендрограмма иерархической кластеризации проб зоопланктона на основе видовой структуры. По оси отложено расстояние объединения. Одинаковым типом линии выделены соответствующие кластеры. Описание станций отбора проб как на рис. 1

Fig. 3. Dendrogram of hierarchical clustering of zooplankton samples based on species structure. Axis shows thejJoining distance. The corresponding clusters are selected with the same line type. Description of sampling stations as in Fig. 1

такта речных и озерных вод. Здесь преобладали науплиальные стадии веслоногих рачков и коловратка *Polyarthra euryptera* (Wierzejski, 1891), предпочитающая озерные и прудовые условия. Биотоп зарослей рдеста блестящего (ст. 7) попал в один кластер с пробами из медиальной зоны реки (см. рис. 3). Низкое проективное покрытие растений наряду со значительной скоростью течения способствовало формированию сходной видовой структуры зоопланктоценозов этих зарослей и зоны медиали. В данный кластер также вошел биотоп открытого прибрежья (ст. 3).

Зоопланктоценоз биотопа телореза (ст. 5) значительно отличался от других зарослевых сообществ присутствием в числе доминантов колониальной коловратки *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892. При этом численность и биомасса зоопланктона здесь были сравнительно невысокими (см. табл. 1).

В сообществе зоопланктона зарослей элодеи (ст. 4) доминировали ветвистоусые ракообразные *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862, *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785), *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848), а также веслоногий рачок *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853). Для этого сообщества были отмечены максимальные значения численности (872.4 ± 89.8 тыс. экз./м$^3$) и биомассы (22.82 ± 0.96 г/м$^3$) зоопланктона среди всех биотопов реки. Для зоопланктоценоза зарослей стрелолиста (ст. 6) также было характерно преобладание ветвистоусых рачков *Diaphanosoma brachyurum и Ceriodaphnia pulchella*. Это позволило ему попасть в один кластер с зоопланктоценозом зарослей элодеи (см. рис. 3). Здесь были отмечены также высокие значения численности и биомассы зоопланктона (682.2 ± 327.8 тыс. экз./м$^3$ и 13.55 ± 2.03 г/м$^3$ соответственно).

Состав доминантов зоопланктоценоза зарослей хвоща (ст. 2) отличался от зарослей элодеи и стрелолиста присутствием рачка *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) и коловратки *Conochiloides coenobasis.* Однако доминирование *Ceriodaphnia pulchella* и копеподитных стадий (CI–CV) веслоногих рачков обусловило сходство видовой структуры зоопланктона этих зарослей макрофитов и формирование единого кластера (см. рис. 3). Количественное развитие зоопланктона зарослей хвоща было ниже, чем в зарослях элодеи и стрелолиста (см. табл. 1).

Соотношение численностей таксономических групп зоопланктона исследованных зарослей макрофитов существенно различалось. Для растений с плавающими листьями (кубышка желтая, рдест плавающий) было характерно преобладание коловраток в об-

щей численности зоопланктона (см. табл. 1). В зарослях элодеи и стрелолиста доминировали ветвистоусые ракообразные. Для остальных биотопов было свойственно преобладание веслоногих ракообразных.

В отличие от численности зоопланктона, большую часть биомассы большинства зарослевых сообществ составляли ветвистоусые ракообразные. Исключение – биотоп кубышки, где наблюдалось преобладание коловраток, а также биотоп хвоща, где на первый план выходили веслоногие ракообразные (см. табл. 1).

Для оценки зависимости видовой структуры сообществ зоопланктона от факторов окружающей среды была построена модель на основе анализа избыточности (RDA) с учетом следующих абиотических и биотических показателей.

Статистический анализ вспомогательных моделей, которые были построены для каждого отдельного фактора, показал, что значимым влиянием $p < 0.05$ обладали все факторы, кроме концентрации растворенного кислорода (табл. 2). Полная модель RDA объясняла 40.94 % ($p < 0.001$) от общей дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона. Статистически значимыми в модели были первые две оси (табл. 3).

Таблица 2. Статистический анализ значимости объяснения изменчивости видовой структуры для каждого отдельного фактора

| Фактор | Скорректированная доля объясняемой дисперсии, % | Значение критерия Фишера, *F* | *p* |
|---|---|---|---|
| Проективное покрытие растений | 21.0 | 5.26 | 0.001 |
| Температура | 14.1 | 3.63 | 0.002 |
| Скорость течения | 13.1 | 3.41 | 0.007 |
| Электропроводность | 13.5 | 3.49 | 0.012 |
| pH | 12.2 | 3.22 | 0.007 |
| Прозрачность | 10.7 | 2.93 | 0.014 |
| Глубина | 6.7 | 2.15 | 0.046 |
| Концентрация растворенного кислорода | 1.3 | 1.21 | 0.276 |

Таблица 3. Статистический анализ данных модели на основе анализа избыточности

| Модель, ось | Скорректированная доля объясняемой дисперсии, % | Значение критерия Фишера, *F* | *p* |
|---|---|---|---|
| Полная модель | 40.94 | 2.58 | 0.001 |
| Ось I | 19.18 | 8.47 | 0.002 |
| Ось II | 10.75 | 4.75 | 0.003 |
| Ось III | 3.94 | 1.74 | 0.138 |
| Ось IV | 3.12 | 1.38 | 0.224 |

Расположение станций на ординационной диаграмме, построенной по результатам анализа избыточности, согласуется с результатами кластерного анализа и свидетельствует о различающейся видовой структуре сообществ зоопланктона зарослей макрофитов (рис. 4). Станции, соответствующие медиальным и зарослевым сообществам, располагаются вдоль первой (горизонтальной) оси ординации, значимо объясняющей 19.18 % общей дисперсии численности зоопланктона (см. табл. 3). Положение станций на диаграмме вдоль второй (вертикальной) оси, объясняющей 10.75 % дисперсии (см. табл. 3), связано с влиянием абиотических факторов. Станции медиали речного участка реки (9–12) расположены вдоль коррелирующих между собой векторов скорости течения и прозрачности (см. рис. 4). Напротив, станции, находящиеся в медиали переходного участка реки (13–16), а также ниже впадения реки (17), разместились вдоль вектора pH. В сторону увеличения pH расположилась и станция № 8 зарослей рдеста плавающего, находящаяся в прибрежье переходного участка реки. Большинство других зарослевых станций разместились вдоль вектора проективного покрытия растений (см. рис. 4).

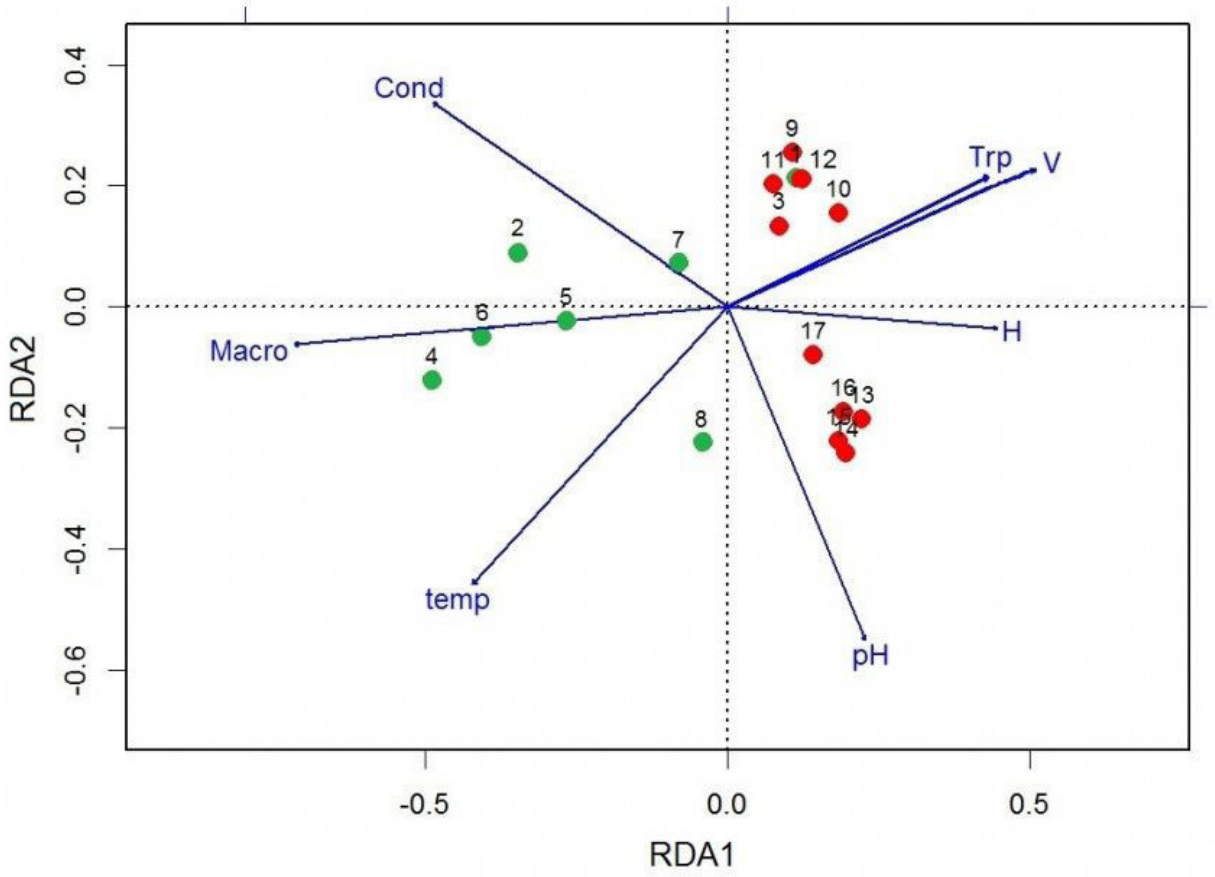



Рис. 4. Ординационная диаграмма, построенная по результатам анализа избыточности (*RDA*) для проб зоопланктона, отобранных на акватории р. Сережа: 1–17 – номера станций, H – глубина, temp – температура, Cond – электропроводность, Trp – прозрачность, pH – водородный показатель, V – скорость течения, Macro – проективное покрытие растений. Описание станций как на рис. 1

Fig. 4. Ordination dendrogramm plotted on the basis of redundancy analysis for zooplankton sampling, selected in the waters of the river Serezha. 1–17 – number of station, H – depth, temp – temperature, Cond – conductivity, Trp – transparency, pH – acidity, V – flow rate, Macro – plant cover. Description of stations as in Fig.1.

## Обсуждение

Анализ полученных результатов позволяет выделить в медиали р. Сережа участки, занятые различающимися по видовой структуре и показателям количественного развития сообществами зоопланктона. Зоопланктоценоз речного участка с выраженной скоростью течения характеризовался невысоким количественным развитием зоопланктона и численным преобладанием коловраток. Для сообщества зоопланктона переходного участка реки с замедленным течением было характерно возрастание количественного развития зоопланктона по сравнению с речным участком. Здесь по численности и биомассе зоопланктона преобладали веслоногие ракообразные. Выделение переходного зоопланктоценоза р. Сережа в месте впадения в озеро Великое хорошо согласуется с результатами предыдущих исследований (Ильин и др., 2015; Ильин, 2016).

Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей высшей водной растительности существенно различалась между разными биотопами и зоной медиали. Для зарослевых сообществ было характерно наибольшее видовое богатство зоопланктона в реке. В наиболее плотно сомкнутых зарослях макрофитов (элодеи канадской и стрелолиста обыкновенного) с высоким проективным покрытием (85–90 %) наблюдалось наибольшее количественное развитие зоопланктона. Большой объем погруженной части макрофита формирует высокую гетерогенность водной среды, которая является ключевым фактором массового развития зоопланктона в зарослях. Ряд авторов также отмечают, что наибольшего развития в погруженных макрофитах достигают именно ветвистоусые ракообразные (Stefanidis, Parastergiadou, 2010; Bolduc et al., 2016; Курбатова и др., 2017), которые обеспечивают высокие значения биомассы зоопланктона.

Заросли растений с плавающими листьями (кубышка желтая, рдест плавающий) создают низкую гетерогенность водной среды, что приводит к близости расположения этих станций на дендрограмме (см. рис. 3) со станциями медиали реки. Для этих зоопланктоценозов было характерно преобладание коловраток в общей численности зоопланктона. В работе О. В. Мухортовой с соавторами (Mukchortova et al., 2015) также отмечается сходство зоопланктона зарослей кубышки желтой с зоной открытой воды.

В густых зарослях элодеи и стрелолиста по численности зоопланктона доминировали ветвистоусые ракообразные. Основу биомассы большинства зарослевых сообществ зоопланктона формировали ветвистоусые ракообразные.

Основным фактором, определяющим изменчивость видовой структуры сообществ зоопланктона, являлось проективное покрытие растений. Близость расположения зарослевых станций к вектору проективного покрытия на дендрограмме (см. рис. 3) определялась густотой зарослей. Среди абиотических факторов особого внимания заслуживают скорость течения и pH воды. Для речного участка р. Сережа характерны значительные скорости течения (0.3 м/с) и нейтральная реакция среды (7.49–7.55). С продвижением к озеру в переходном участке реки скорость течения падала до 0.1 м/с, а pH воды возрастала до 8.15. Это закономерно отражалось на видовой структуре сообществ зоопланктона и расположении станций на ординационной дендрограмме (см. рис. 4).

Таким образом, заросли высшей водной растительности являются ведущим фактором, обуславливающим видовую структуру сообществ зоопланктона. Они образуют зоны рефугиумов в реке, формирующих благоприятные условия для массового развития зоопланктона и позволяющих обогащать планктонную фауну реки. Если в медиали реки формирование планктона определяется преимущественно скоростью течения, то в рипали главную роль играет высшая водная растительность (архитектоника макрофита и густота зарослей).

## Заключение

На исследованной акватории зоны слияния реки Сережи и озера Великого выделены сообщества зоопланктона с различающейся видовой структурой, расположенные в медиали реки, – сообщество речного участка и сообщество переходного участка.

Установлено, что видовая структура сообществ зоопланктона разнотипных зарослей макрофитов существенно отличалась между зарослевыми биотопами и зоной медиали.

Выявлено, что наибольшее видовое богатство зоопланктона в реке сосредоточено в прибрежных зарослях высшей водной растительности. Наибольшее количественное развитие сообществ зоопланктона характерно для наиболее густых зарослей макрофитов (элодеи канадской и стрелолиста обыкновенного).

Анализ влияния факторов среды на видовую структуру зоопланктоценозов показал, что наибольшую часть общей дисперсии объяснял такой параметр, как проективное покрытие растений.

## Библиография

Болотов С. Э., Цветков А. И., Крылов А. В. Зоопланктон зон слияния незарегулированных рек // Биология внутренних вод. 2012. № 2. С. 29–36.

Гаврилко Д. Е., Кудрин И. А., Ручкин Д. С., Шурганова Г. В. Влияние высших водных растений на структуру сообществ зоопланктона малой реки (на примере реки Вьюница г. Нижнего Новгорода) // Материалы III международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии». Калининград: АтлантНИРО, 2018. С. 47–50.

Зайцева В. Л., Филиппов Д. А., Лобуничева Е. В., Михайлова А. А. Влияние *Urticularia intermedia* на структуру сообществ водных беспозвоночных болотных водоемов // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 5. С. 276–281.

Зимбалевская Л. Н., Плигин Ю. В., Хороших Л. А., Долинский В. Л., Сидоренко В. М., Левина О. В., Георгиевская Л. М., Ревенко И. Г., Гошовская Г. А., Козина С. Я., Емельянов Л. В., Левитская Н. А. Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ . Киев: Наук. думка, 1987. 204 с.

Ильин М. Ю., Шурганова Г. В., Куклина Т. В., Кудрин И. А. Пространственное размещение сообществ зоопланктона в зоне контакта речных и озерных вод (на примере реки Сережи и озера Великого Нижегородского Поволжья) // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 6. URL: www.science–education.ru/130–23340.

Ильин М. Ю. Состав и структура сообществ зоопланктона водных объектов особо охраняемых природных территорий (на примере Нижегородской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2016. 27 с.

Ильин М. Ю., Кудрин И. А., Золотарева (Куклина) Т. В., Шурганова Г. В. Биоиндикация водных объектов особо охраняемых природных территорий Нижегородской области на основе анализа видовой структуры зоопланктона // Вода: химия и экология. 2016. № 3. С. 25–33.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек . М.: Наука, 2005. 263 с.

Курбатова С. А.. Лаптева Н. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. Фоновые характеристики среды и динамика планктонных сообществ в экосистемах с гидрофитами // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 42–52.

Курбатова С. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. Влияние плотности зарослей гидрофитов на зоопланктон // Биология внутренних вод. 2017. № 1. С. 84–92

Курбатова С. А., Мыльникова З. М., Ершов И. Ю., Быкова С. Н., Виноградова О. Г. Влияние водных растений разных экологических групп на распределение и обилие зоопланктона // Сибирский экологический журнал. № 1. 2018. С. 56–66.

Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР . Л.: Наука, 1970. 742 с.

Лобуничева Е. В. Зарослевый зоопланктон некоторых малых озер Вологодской области // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда, 2008. С. 188–192.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах // Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Природа Горьковской области / Под. ред. Н. В. Кузнецова. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. 416 с.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер // Журнал Сибирского федерального университетата. Сер. Биология. 2009. № 2. С. 191–225.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И., Бусева Ж. П., Палаш А. Л. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа . Минск: Беларус. навука, 2013. 181 с.

Столбунова В. Н. Зоопланктон зарослей макрофитов в устьевой области малой реки // Биология внутренних вод. 2011. № 2. С. 35–42.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R . Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.

Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Артельный Е. В. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2003. № 3. С. 297–304.

Шурганова Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ средней Волги: Горьковского и Чебоксарского) : Автореф. дис. … д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2007. 48 с.

Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Тарбеев М. Л., Маслова Г. О. Видовая структура зоопланктона реки Сережа Нижегородской области // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2012. № 3 (1). С. 111–117.

Якимов В. Н., Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Кудрин И. А., Ильин М. Ю. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области) // Биология внутренних вод. 2016. № 2. С. 94–103.

Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul B. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system // Hydrobiologia. 2016. № 778. P. 151–165.

Choi J. Y., Jeong K. S., La G. H., Joo G. J. Effect of removal of free-floating macrophytes on zooplankton habitat in shallow wetland // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2014. Vol. 414 (11).

Jeong K. S., Choi J. Y., Jeong Kw. S. Influence of aquatic macrophytes on the interactions among aquatic organisms in shallow wetlands (Upo Wetland, South Korea) // J. Ecol. Environ. 2014. Vol. 37 (4). P. 185–194.

Kuczynska-Kippen N. Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland // International Journal of Oceanography and Hydrobiology. 2006. Vol 35. № 2. P. 179–191.

Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.

Mukchortova O., Bykova S., Tarasova N., Unkovskaya E., Bolotov S. Plankton Community in the Pelagic and Littoral Zones of the Overgrown Lake Beloe (Volzhsko-Kamskiy Biosphere Natural State Reserve, Republic of Tatarstan, Russian Federation) // Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2015 (8). P. 66–84.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. 2015. URL: http://www.R–project.org.

Spoljar M., Drazina T., Sargac J., Kralj Borojevic K., Zutinic P. Submerged macrophytes as a habitat for zooplankton development in two reservoirs of a flow-through system (Papuk Nature Park, Croatia) // Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2012. Vol. 48. P. 161–175.

Stefanidis K., Parastergiadou E. Influence of hydrophyte abundance on the spatial distribution of zooplankton in selected lakes in Greece // Hydrobiology. 2010. № 656. P. 55–65.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 18-04-00673 А).

# SPECIES STRUCTURE OF ZOOPLANKTON COMMUNITIES IN THE THICKETS OF HIGHER AQUATIC PLANTS IN A SMALL RIVER (ON THE EXAMPLE OF THE RIVER SEREZHA OF THE NIZHNY NOVGOROD REGION)

**GAVRILKO Dmitry Evgenyevich** — *Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, dima_gavrilko@mail.ru*

**ZOLOTAREVA Tatyana Vladimirovna** — *Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, tanyakuklina.nn@yandex.ru*

**SHURGANOVA Galina Vasilevna** — *D.Sc., Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, galina.nngu@mail.ru*

**Key words:**
zooplankton communities
species structure
macrophytes
redundancy analysis
small river
Nizhny Novgorod region

**Summary:** Small rivers have great biotopic diversity due to the development of different types of thickets of higher aquatic plants in the coastal area. Zooplanktocenoses of small rivers are less studied than those of lakes. In connection with this, the study of the species structure of zooplankton communities in the macrophytes thickets of small rivers is relevant. This paper describes the species structure and quantitative development of zooplankton communities in the medial zone and in thickets of higher aquatic plants of the small river Serezha, Nizhny Novgorod region. On the basis of hierarchical clustering in the medial zone of the river, two zooplankton communities were distinguished: the river section and the transitional one. The differences in the species structure of the zooplankton communities belonging to different types of macrophyte thickets and the medial zone of the river are shown. It was established that a high species richness and quantitative development of zooplankton communities was formed in the thickets of higher aquatic vegetation. In macrophyte thickets of various morphological structure differences in the quantitative development and the ratio of taxonomic groups of zooplankton in terms of abundance and biomass were established. It was shown that macrophyte architectonics and density of thickets had the greatest impact on the overgrown zooplankton. In dense thickets of immersed plants, maximum values of the zooplankton abundance and biomass are noted. According to the redundancy analysis, the effect of abiotic and biotic environmental factors on the species structure of zooplankton communities in the medial and ripal of the river is shown. In the medial zone of the river, the rate of flow and the pH of water had a significant effect on zooplankton. The river flow rate and water pH have the greatest impact on the species structure of zooplankton communities in the medial zone of the river, but the projective plant cover - in the coastal area.

**Received on:** 21 March 2019 **Published on:** 01 October 2019

## References

Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul V. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system, Hydrobiologia. 2016. No. 778. R. 151–165.

Bolotov S. E. Cvetkov A. I. Krylov A. V. Zooplankton in the zones of unregulated rivers confluence, Biologiya vnutrennih vod. 2012. No. 2. P. 29–36.

Choi J. Y., Jeong K. S., La G. H., Joo G. J. Effect of removal of free-floating macrophytes on zooplankton habitat in shallow wetland, Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2014. Vol. 414 (11).

Gavrilko D. E. Kudrin I. A. Ruchkin D. S. Shurganova G. V. Influence of higher aquatic plants on the structure

of zooplankton communities of a small river (on the example of the Vyunitsa River, Nizhny Novgorod), Materialy III mezhdunarodnoy konferencii «Aktual'nye problemy planktonologii». Kaliningrad: AtlantNIRO, 2018. P. 47–50.

Guidelines for the collection and processing of materials at hydrobiological research in freshwater bodies, Zooplankton i ego produkciya. L.: Gop. NII ozer. i rech. ryb. hoz-va, 1982. 33 p.

Il'in M. Yu. Kudrin I. A. Shurganova G. V. Bioindication of water bodies in specially protected natural areas of Nizhny Novgorod region based on the analysis of the species structure of zooplankton, Voda: himiya i ekologiya. 2016. No. 3. P. 25–33.

Il'in M. Yu. Shurganova G. V. Kuklina T. V. Kudrin I. A. Spatial distribution of zooplankton communities in the zone of contact between river and lake waters (on the example of the Serezha River and lake Velikoye in Nizhny Novgorod Volga region), Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. 2015. No. 6. URL: www.science–education.ru/130–23340.

Il'in M. Yu. Composition and structure of zooplankton communities of water bodies in specially protected natural territories (on the example of Nizhny Novgorod region): avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. N. Novgorod, 2016. 27 p.

Jeong K. S., Choi J. Y., Jeong Kw. S. Influence of aquatic macrophytes on the interactions among aquatic organisms in shallow wetlands (Upo Wetland, South Korea), J. Ecol. Environ. 2014. Vol. 37 (4). P. 185–194.

Krylov A. V. Zooplankton of lowland small rivers. M.: Nauka, 2005. 263 p.

Kuczynska-Kippen N. Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland, International Journal of Oceanography and Hydrobiology. 2006. Vol 35. No. 2. P. 179–191.

Kurbatova S. A. Ershov I. Yu. Borisovskaya E. V. Influence of density of hydrophyte thickets on zooplankton, Biologiya vnutrennih vod. 2017. No. 1. P. 84–92

Kurbatova S. A. Lapteva N. A. Ershov I. Yu. Borisovskaya E. V. Background characteristics of the environment and the dynamics of plankton communities in ecosystems with hydrophytes, Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 2012. No. 1. P. 42–52.

Kurbatova S. A. Myl'nikova Z. M. Ershov I. Yu. Bykova S. N. Vinogradova O. G. Influence of aquatic plants of different ecological groups on the distribution and abundance of zooplankton, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. No. 1. 2018. P. 56–66.

Kutikova L. A. Rotifers of the USSR fauna. L.: Nauka, 1970. 742 p.

Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.

Lobunicheva E. V. Thicket zooplankton of some small lakes in Vologda region, Vodnye ekosistemy: troficheskie urovni i problemy podderzhaniya bioraznoobraziya: Materialy Vserop. konf. s mezhdunar. uchastiem «Vodnye i nazemnye ekosistemy: problemy i perspektivy issledovaniy» (Vologda, Rossiya, 24–28 noyabrya 2008 g.). Vologda, 2008. P. 188–192.

Mukchortova O., Bykova S., Tarasova N., Unkovskaya E., Bolotov S. Plankton Community in the Pelagic and Littoral Zones of the Overgrown Lake Beloe (Volzhsko-Kamskiy Biosphere Natural State Reserve, Republic of Tatarstan, Russian Federation), Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2015 (8). P. 66–84.

Nature of Gorky Region, Pod. red. N. V. Kuznecova. Gor'kiy: Volgo-Vyatskoe kn. izd-vo, 1974. 416 p.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing, R Core Team. 2015. URL: http://www.R–project.org.

Semenchenko V. P. Razluckiy V. I. Buseva Zh. P. Palash A. L. Zooplankton of the littoral zone of lakes of different types. Minsk: Belarup. navuka, 2013. 181 p.

Semenchenko V. P. Razluckiy V. I. Factors determining the daily distribution and movement of zooplankton in the littoral zone of freshwater lakes, Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universitetata. Ser. Biologiya. 2009. No. 2. P. 191–225.

Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Zinchenko T. D. Quantitative hydroecology: methods of system identification. Tol'yatti: IEVB RAN, 2003. 463 p.

Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Randomization and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R. Tol'yatti: Kassandra, 2013. 314 p.

Shurganova G. V. Cherepennikov V. V. Artel'nyy E. V. Dynamics of the spatial distribution of the main zooplankton cenoses of the Cheboksary Reservoir, Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 2003. No. 3. P. 297–304.

Shurganova G. V. Cherepennikov V. V. Tarbeev M. L. Maslova G. O. Species structure of the zooplankton of the river Serezha, Nizhny Novgorod region, Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo. 2012. No. 3 (1). P. 111–117.

Shurganova G. V. The dynamics of the species structure of zooplankton cenoses in the process of their formation and development (on the example of reservoirs of the middle Volga: Gorky and Cheboksary): Avtoref. dip. … d-ra biol. nauk. N. Novgorod, 2007. 48 p.

Spoljar M., Drazina T., Sargac J., Kralj Borojevic K., Zutinic P. Submerged macrophytes as a habitat for

zooplankton development in two reservoirs of a flow-through system (Papuk Nature Park, Croatia), Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2012. Vol. 48. P. 161–175.

Stefanidis K., Parastergiadou E. Influence of hydrophyte abundance on the spatial distribution of zooplankton in selected lakes in Greece, Hydrobiology. 2010. No. 656. P. 55–65.

Stolbunova V. N. Zooplankton thickets of macrophytes in the mouth area of a small river, Biologiya vnutrennih vod. 2011. No. 2. P. 35–42.

The determinant of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton, Pod red. V. R. Alekseeva, P. Ya. Calolihina. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 495 p.

Yakimov V. N. Shurganova G. V. Cherepennikov V. V. Kudrin I. A. Il'in M. Yu. Methods of comparative assessment of the results of cluster analysis of hydrobiocenoses structure (on the example of zooplankton communities of the Linda River, Nizhny Novgorod region), Biologiya vnutrennih vod. 2016. No. 2. P. 94–103.

Zayceva V. L. Filippov D. A. Lobunicheva E. V. Mihaylova A. A. Influence of Urticularia intermedia on the structure of communities of aquatic invertebrates in wetland reservoirs, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2014. T. 16. No. 5. P. 276–281.

Zimbalevskaya L. N. Pligin Yu. V. Horoshih L. A. Dolinskiy V. L. Sidorenko V. M. Levina O. V. Georgievskaya L. M. Revenko I. G. Goshovskaya G. A. Kozina S. Ya. Emel'yanov L. V. Levitskaya N. A. Structure and succession of the littoral biocenoses of the Dnieper reservoirs. Kiev: Nauk. dumka, 1987. 204 p.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.633:574.583(28)

# РЕЧНЫЕ ЗООПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА НАБЕРЕЖНЫХ ЧЕЛНОВ

**ЛЮБИН Павел Анатольевич** — *к. б. н., Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, plubin@mail.ru*

**БЕРДНИК Сергей Владимирович** — *Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, svberdnik@mail.ru*

**ЛЮБАРСКИЙ Дмитрий Сергеевич** — *Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан, lds57@mail.ru*

**Ключевые слова:**
зоопланктон
сообщества
Набережные Челны
Челна
Мелекеска
кластерный анализ
индекс сапробности
индекс трофности
оценка уровня самоочищения

**Аннотация:** В сентябре 2018 г. были проведены комплексные гидробиологические исследования в водоемах города Набережные Челны с целью определить современное состояние рек Челна и Мелекеска. Проведенный анализ состояния сообществ зоопланктона показал в целом благополучную картину. Уровень трофности соответствует α- и β-олиготрофным водам. Индекс сапробности показал, что большую часть обследованных участков можно отнести к β-мезосапробной зоне, умеренно загрязненных вод, но вместе с тем имеются участки, которые можно отнести к олигосапробной зоне – чистых вод. Самоочищение вод зоопланктерами в реке Мелекеска можно охарактеризовать как активное, а в реке Челна – как ослабленное.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 13 марта 2019 года **Подписана к печати:** 06 октября 2019 года

## Введение

Набережные Челны – второй по величине и численности населения город в Республике Татарстан. Он располагается на левом берегу реки Камы и Нижнекамского водохранилища. Город имеет республиканское значение. Крупный промышленный центр на реке Каме. Основные отрасли: машиностроение, электроэнергетика, строительная индустрия, пищевая и перерабатывающая промышленность. Градообразующим предприятием города является Камский автомобильный завод. В городе расположены Камский тракторный завод, Набережночелнинский картонно-бумажный комбинат, Набережночелнинский мясокомбинат, Набережночелнинский молочный комбинат и другие производственные объединения. Энергетическая отрасль представлена Набережночелнинской теплоэлектроцентралью и Нижнекамской гидроэлектростанцией. Город обладает развитой транспортной системой. В черте города протекают две реки – Челна и Мелекеска, впадающие в Мелекесский залив Нижнекамского водохранилища. В среднем течении реки Челна расположены производственные территории Камского автомобильного завода и других промышленных предприятий. Река Мелекеска протекает через исторический центр города, богатый зелеными насаждениями и парками. В средней части на реке построена запруда и создан искусственный городской пруд. Реки Челна и Мелекеска, выше городской черты, являются типичными равнинными малыми реками Закамья.

В настоящее время при практически тотальном загрязнении окружающей среды

органическими и неорганическими веществами, разрушении природных ландшафтов и катастрофической деградации растительного и животного мира любое исследование, оценивающее состояние природных сообществ, вносит весомый вклад в понимание экологических процессов в наблюдаемый исторический период. Особый статус города Набережные Челны как индустриального центра и богатая речная сеть определяют данный район как интереснейший модельный объект для изучения пресноводной флоры и фауны урбанизированных районов. Одним из важных, рекомендованных объектов (ГОСТ 17.1.3.07-82) для наблюдения и контроля за загрязненностью природных вод является зоопланктонное сообщество. С целью оценить современное состояние речных водоемов города Набережные Челны и заложить необходимый базис для последующего мониторинга было проведено исследование зоопланктонных сообществ рек Челна и Мелекеска, которое включало определение фаунистического состава и количественных характеристик (численность, биомасса, продукция) зоопланктеров, выделение основных типов планктонных сообществ, оценку экологического состояния планктонного населения и уровня загрязненности воды по основным индексам.

## Материалы

Исследования зоопланктона рек Челна и Мелекеска проводилось в первых числах (3–4) сентября 2018 г. Количественные пробы отбирались в наиболее характерных участках, расположенных в городской черте, в соответствии с экспедиционным заданием. Станции 1–4 заложены в Мелекесском заливе Нижнекамского водохранилища, станции 5 и 6 – на реке Челна, станции 7–11 – на реке Мелекеска, станция 10 – Городской пруд (рис. 1). На станциях 1 и 2 были отобраны пробы зоопланктона в придонном слое воды.

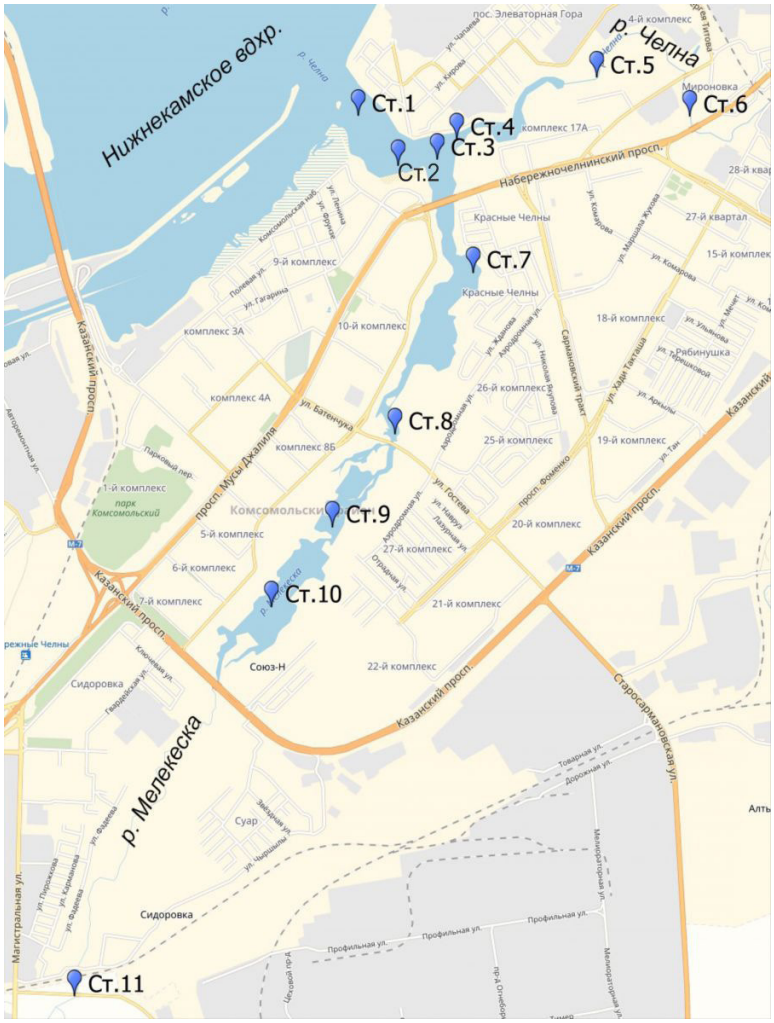



Рис. 1. Карта гидробиологических станций на водоемах г. Набережные Челны по данным на 3–4 сентября 2018 г.

Fig. 1. Map of hydrobiological stations in the waterbodies of Naberezhnye Chelny as of September 3–4, 2018

Пробы воды отбирались ведром из поверхностного слоя в соответствии со стандартными гидробиологическими методами (Методические рекомендации…, 1982; Руководство по методам..., 1983). Пробы зоопланктона из придонного слоя отбирались батометром Молчанова. Пробы фиксировались 4 % раствором формалина. Расчет биомассы зоопланктона проводился по формулам зависимости массы организмов от длины тела (Численко, 1968; Методические рекомендации..., 1982). Для установления таксономической принадлежности организмов зоопланктона использовались определители (Определитель пресноводных…, 1977; Определитель зоопланктона..., 2010). Всего было заложено 11 станций, отобрано 13 проб.

## Методы

Для расчета продукции зоопланктона использована величина экспресс-оценки продукции популяции таксона по среднему весу его особей, предложенная И.Е. Манушиным (2008):

$$P = B \cdot 0.0019 \cdot (B/N)^{-0.39},$$

где P – суточная продукция вида/таксона, г/м$^3$/сутки; B – биомасса, г/м$^3$; N – плотность поселения, инд./м$^3$.

Из-за большой неопределенности продукционных параметров и отсутствия данных о рационе хищников общая продукция зоопланктонного сообщества $P_1$ рассчитывалась как суммарная продукция крупных (весом более 10–5 г) зоопланктеров, в соответствии с методическими рекомендациями (Методические рекомендации…, 1982, § 6.2). Суммарная продукция более мелких (весом менее 10–5 г) зоопланктеров $P_2$ рассчитывалась отдельно.

Выделение доминирующих видов проводилось в соответствии со шкалой Е. Л. Любарского (1974).

Для выделения трофического типа по биомассе зоопланктона использована классификация С. П. Китаева (Китаев, 1984).

В качестве обобщенного показателя видового разнообразия использована широко применяемая для этих целей информационная мера Шеннона (*H'*) (Shannon, 1963), рассчитываемая по формуле:

$$\bar{H} = \sum \left(\frac{n_i}{N} \log_2 \left(\frac{n_i}{N}\right)\right),$$

где ni – количество особей i-го вида/таксона в пробе, N – общее количество особей в пробе.

Для оценки общего экологического состояния (благополучия) бентосных сообществ использован индекс преобладающей жизненной стратегии или экологического благополучия (DE), основанный на сопоставлении информационного разнообразия видов по численности и биомассе и вычисляемый по формуле (Денисенко, 2006):

$$D_E = [H'(B) - H'(N)] / \log_2(S),$$

где H'(B) и H'(N) – индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе и по численности особей; S – количество видов в выборке.

Оценка качества воды проводилась путем расчета индекса сапробности (S) по Пантле и Букку (Pantle, Buck, 1955) в модификации Сладечека (Sladeček, 1965, 1973).

Оценка уровня самоочищения (К) рассчитывалась по формуле (Горшкова, 2003, 2012):

$$\text{К} = \frac{\text{P}o + 0.5\text{P}\beta}{\text{P}\alpha\rho + 0.5\text{P}\beta},$$

где Po – процент содержания в пробе воды организмов, приуроченных к чистым средам обитания (олигосапробы), Pβ – процент β-мезосапробов, Pαp – процент суммы представителей зоопланктонного населения, выдерживающих высокую степень загрязнения (α-мезосапробы и полисапробы).

## Результаты

В пробах воды, отобранных в водоемах г. Набережные Челны, было отмечено 26 видов зоопланктеров, 2 личиночных стадии веслоногих рачков (науплии и копеподиты), личинки двустворчатых моллюсков (табл. 1). Наибольшее количество видов (17) приходится на долю коловраток (Rotifera). На втором месте стоят ветвистоусые рачки (Cladocera) – 5 видов. Веслоногие рачки (Copepoda) были представлены 4 видами.

Наибольшее таксономическое разнообразие (14 таксонов) было отмечено в р. Мелекеска (станция 9) и Городском пруду (станция 10), расположенных на участках с богатой высшей водной растительностью. Меньше всего видов было встречено на станции 5 р. Челна и в придонном слое воды на станции 2. Среднее количество видов коловраток составило 4 ± 1, кладоцер – 1 ± 0, копепод – 2 ± 0 вида на пробу. В среднем в водоемах города Набережные Челны встречается около 8 ± 1 таксонов зоопланктеров на пробу. Общее количество выявленных видов, а также видовая плотность соответствуют средним значениям для данного типа водоемов ре-

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона в водоемах г. Набережные Челны по данным на 3–4 сентября 2018 г.

Table 1. Species composition of zooplankton in the waterbodies of Naberezhnye Chelny aas of September 3–4, 2018

| | Сапробность | Мелекесский залив р. Кама | р. Челна | р. Мелекеска |
|---|---|---|---|---|
| Rotifera | | | | |
| *Ascomorpha ovalis* (Bergendal, 1892) | | | | 1 |
| *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 | 1.6 | | | 1 |
| *Asplanchna sieboldi* Leydig, 1854 | 1.5 | 1 | | 1 |
| *Brachionus angularis* Gosse, 1851 | 2.5 | 1 | | 1 |
| *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776 | 2.5 | 1 | | 1 |
| *Brachionus quadridentatus* Herman,1783 | 2.2 | | | 1 |
| *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 | 1.6 | 1 | | |
| *Euchlanis lyra* Hudson, 1886 | | 1 | | 1 |
| *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834) | 2.3 | | | 1 |
| *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) | 1.9 | 1 | | 1 |
| *Keratella quadrata* (Mueller, 1786) | 1.7 | 1 | | 1 |
| *Lecane luna* (Mueller, 1776) | 1.6 | | 1 | |
| *Lepadella patella* (Mueller, 1773) | 1.7 | | 1 | |
| *Polyarthra major* Burckhardt, 1900 | 1.2 | 1 | 1 | 1 |
| *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 | 1.7 | 1 | | 1 |
| *Testudinella patina* (Hermann, 1783) | 2.4 | 1 | 1 | 1 |
| *Trichocerca longiseta* (Schrank, 1802) | 1.6 | | | 1 |
| Trichocerca *pusilla* (Jennings, 1903) | 1.6 | | | 1 |
| Rotifera Итог | | 10 | 4 | 15 |
| Cladocera | | | | |
| *Alonella excisa* (Fischer, 1854) | 1.2 | 1 | | |
| *Alonella exigua* (Lilljeborg, 1853) | 1.2 | | | 1 |
| *Bosmina longirostris* (Mueller, 1785) | 1.6 | 1 | 1 | 1 |
| *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862 | 1.4 | | | 1 |
| *Chydorus sphaericus* (Mueller, 1785) | 1.8 | 1 | 1 | 1 |
| Daphnia cucullata Sars, 1862 | 1.7 | 1 | | |
| Cladocera Итог | | 4 | 2 | 4 |
| Copepoda | | | | |
| *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) | | 1 | | |
| *Heterocope appendiculata* Sars, 1863 | | 1 | | 1 |
| *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) | 1.7 | 1 | | |
| Microcyclops varicans (Sars, 1863) | 1 | | | 1 |
| Nauplius Copepoda g. sp. | | 1 | 1 | 1 |
| Copepodid Maxillopoda g. sp. | | 1 | 1 | 1 |
| Copepoda Итог | | 5 | 2 | 4 |
| Bivalvia | | | | |
| Bivalvia g. sp. larva | | 1 | | |
| Bivalvia Итог | | **1** | **0** | **0** |
| Общий итог | | 20 | 9 | 24 |

гиона (Соколова, 1954).

Характерными видами зоопланктонного сообщества в водоемах Набережных Челнов были коловратки *P. major* и *T. patina*, кладоцеры *B. longirostris* и *C. sphaericus*. На всех станциях встречались науплиальные и копеподитные стадии веслоногих рачков.

Численность зоопланктеров на станциях рассматриваемых водоемов колебалась от 3.5 до 171 тыс. экз./м$^3$ (табл. 2). Биомасса варьировала от 0.018 до 1.249 г/м$^3$. Максимальные значения биомассы и численности зоопланктеров наблюдались в районе Городского пруда на станции 10. Данный уровень биомассы близок и даже превышает биомассу зоопланктона Приплотинного плеса Нижнекамского водохранилища – 1.081 г/м$^3$ (Шакирова и др., 2103), что свидетельствует о высокой кормности Городского пруда и рекреационной перспективе развития на его базе спортивного рыболовства. Минимальное значение численности зоопланктона было зарегистрировано в верхнем участке р. Челна, на станции 6, – 3.5 тыс. экз./м$^3$. Минимальная биомасса зоопланктона была отмечена в придонном слое воды на станции 2 Мелекесского залива – 0.018 г/м$^3$. В среднем по району исследования численность зоопланктона на станциях составила 32 ± 13 тыс. экз./м$^3$, а биомасса – 0.217 ± 0.097 г/м$^3$. Прослеживается тенденция к уменьшению количественных показателей от верхних участков к устью на реке Мелекеска, а на реке Челна, наоборот, наблюдается уменьшение биомассы и численности зоопланктона.

Несмотря на то что пробы зоопланктона в реках брались в текущих участках с открытым стрежнем, показатели биомассы и численности соответствуют количественным характеристикам зоопланктона из зарослей прибрежно-водных макрофитов рипали равнинных малых рек северо-запада России (Крылов, 2003). По классификации С. П. Китаева (Китаев, 1984), наблюдаемый уровень биомассы зоопланктона в реках Челна и Мелекеска невысокий и относится к α- и β-олиготрофным водоемам. В целом по станциям на долю коловраток приходилось около 41 % от общей численности и 18 % от общей биомассы. В соответствии с рекомендациями по оценке риска антропогенного воздействия загрязняющих веществ на поверхностные воды суши (Оценка риска…, 2006), превышение процентной доли коловраток в общей численности более чем в 25 % говорит о том, что в экосистеме присутствуют элементы экологического регресса. Доля кладоцер в суммарной численности составляет 6 %, в суммарной биомассе – 13 %. Доля веслоногих рачков от общей численности составляет 49 %, от общей биомассы – 68 %.

Максимальное биологическое разнообразие было зарегистрировано на станции 9, где индекс Шеннона составил 3.1 бит/особь. Минимальный показатель биоразнообразия был отмечен на станции 5 – 1.7 бит/особь. В среднем в водоемах индекс Шеннона составил 2.5 ± 0.1 бит/особь. По данным А. В. Крылова (2005), величина индекса Шеннона на чистых участках малых рек в течение вегетативного сезона колеблется от 2 до 4 бит/особь, а на загрязненных сокращается до нуля. Полученные нами показатели индекса Шеннона свидетельствуют о в целом удовлетворительной экологической ситуации в районе исследования, исключением является участок реки Челна в среднем течении, наиболее близко подходящем к индустриальному району города Набережные Челны.

Индекс С. Г. Денисенко (2006) варьировал в узких пределах от -0.56 до -0.06. Наиболее стабильное состояние сообществ отмечено для станции 5 в р. Челна. Наименее стабильное, близкое к пороговому, на станции 9 в р. Мелекеска. В среднем по станциям за время мониторинга значение индекса составило -0.25 ± 0.04, это указывает на то, что сообщества зоопланктона в водоемах города Набережные Челны находятся в довольно устойчивом состоянии, далеком от стресса.

Биосапробный анализ водоемов показал в целом благополучную ситуацию в исследованных водоемах. Индекс Пантле – Букка (Pantle, Buck, 1955) колебался в пределах от 1.4 до 2.1, в среднем составив 1.7 ± 0.05. Наименьший индекс сапробности был отмечен для станции 5 в реке Челна, что соответствует пороговому значению олигосапробной зоны. В целом, в соответствии с методикой, исследованные водоемы города Набережные Челны необходимо отнести к β-мезосапробной зоне малозагрязненных вод, что сопоставимо со значениями индекса сапробности реки Казанка, также протекающей через территорию города Казани, другого крупного промышленного центра Республики Татарстан (Derevenskaya, Umyarova, 2016).

Метод А. Т. Горшковой (2003, 2012) позволил установить, что на большей части водоемов города Набережные Челны самоочищение зоопланктоном ослабленное, значение индекса не превышает 1.5. В городском пру-

Таблица 2. Количественная характеристика зоопланктона в водоемах г. Набережные Челны по данным на 3–4 сентября 2018 г.

Table 2. Quantitative characteristics of zooplankton in the waterbodies of Naberezhnye Chelny as of September 3–4, 2018

| Параметр | Мелекесский залив | р. Челна | р. Мелекеска | Городской пруд | Мелекесский залив (дно) | В целом |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Станции | 1–4 | 1, 2 | 5–6 | 10 | 7–9, 11 | 1–11 |
| Число видов – всего 26, в т. ч. по станциям | 8 ± 1 | 5 ± 1 | 10 ± 2 | 14 | 5 ± 2 | 8 ± 1 |
| Общая биомасса, г/м$^3$ | 0.10 ± 0.05 | 0.04 ± 0.01 | 0.18 ± 0.1 | 1.25 | 0.19 ± 0.24 | 0.22 ± 0.1 |
| Общая численность, тыс. экз./м$^3$ | 14.75 ± 7.07 | 4.5 ± 1.41 | 37 ± 21.98 | 171 | 20 ± 14.14 | 32.85 ± 13.8 |
| Индекс видового разнообразия Шеннона / по N | 2.68 ± 0.09 | 2.1 ± 0.6 | 2.76 ± 0.16 | 2.7 | 2.34 ± 0.49 | 2.56 ± 0.11 |
| Индекс благополучия сообщества (Денисенко) | -0.25 ± 0.08 | -0.49 ± 0.1 | -0.12 ± 0.03 | -0.31 | -0.22 ± 0.16 | -0.25 ± 0.04 |
| Индекс сапробности Пантле – Букка (S) | 1.83 ± 0.1 | 1.64 ± 0.34 | 1.75 ± 0.11 | 1.63 | 1.72 ± 0.02 | 1.75 ± 0.05 |
| Зона сапробности | β-μ | β-μ | β-μ | β-μ | β-μ | β-μ |
| Индекс самоочищения (Горшковой) | 1.36 ± 0.41 | 1.79 ± 1.11 | 3.57 ± 2.87 | 1.56 | 1±0 | 2.07 ± 0.79 |
| Самоочищение (по Горшковой) | ослабленное | осла-бленное | неуравнове-шенное | стабильно уравнове-шенное | неуравнове-шенное | неуравнове-шенное |
| B crust/B rot | 25.83 ± 25.37 | 18.89 ± 25.97 | 6.25 ± 4.09 | 4.76 | 32.13 ± 43.78 | 18.09 ± 8.3 |
| N clad/N cop | 0.36 ± 0.12 | 0.29 ± 0.06 | 0.28 ± 0.1 | 0.02 | 0.2 ± 0.28 | 0.27 ± 0.05 |
| B cycl/B cal | 0 ± 0 | 0 ± 0 | 0.38 ± 0.44 | 0.02 | 0.38 ± 0.54 | 0.18 ± 0.13 |
| Трофность (по Китаеву) | α-O | α-O | α-O | α-O | α-M | α-O |

ду самоочищение можно охарактеризовать как неуравновешенное – 1.6. На станциях 1 (Мелекесский залив Нижнекамского водохранилища) и 5 р. Челна самоочищение характеризуется как активное, индекс самоочищения равен 2.3 и 2.6 соответственно. Стабильно-уравновешенный уровень самоочищения отмечен в верховье реки Мелекеска на станции 11, значение индекса самоочищения на этой станции составило 11.03.

Суммарная продукция зоопланктона на станциях варьировала от 0.002 до 0.136 г/м$^3$/сутки. Наибольшие продукционные показатели наблюдались в р. Мелекеска, в среднем по водоему – 0.039 ± 0.027 г/м$^3$/сутки. Продукция зоопланктона в Мелекесском заливе составляла 0.008 ± 0.004 г/м$^3$/сутки, а в реке Челна – 0.004 ± 0.001 г/м$^3$/сутки. В сред-

нем по всему району исследования суммарная величина дневной продукции равнялась 0.020 ± 0.010 г/м$^3$/сутки. Доминирующими по продукции на станциях таксонами были *D. cucullata, E. lacustris, E. dilatata, C. sphaericus, L. patella, A. excisa* и личиночные стадии веслоногих рачков.

## Заключение

Проведенный анализ состояния сообществ зоопланктона водоемов города Набережные Челны показал в целом благополучную картину. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Городском пруду – 14 видов, наименьшее – в придонном слое воды Мелекесского залива – 5 видов. На станциях залива в поверхностном слое воды видовое разнообразие было немногим выше среднего – 10 видов на пробу. На станциях, расположенных непосредственно в реках Челна и Мелекеска, видовое богатство составляло 5 и 7 видов на пробу соответственно. Наибольшая биомасса зоопланктона наблюдалась в Городском пруду – 1.25 г/м$^3$. На остальных исследованных участках биомасса не превышала 0.2 г/м$^3$. Анализ полученных данных выявил общую закономерность уменьшения биомассы и численности от верхних участков к низовью на реке Мелекеска и увеличение количественных показателей от верхних участков к низовью в реке Челна. Индекс Шеннона на большей части станций превышал 2 бит/особь, значение индекса Шеннона менее 2 бит/особь отмечено для станций реки Челна. Индекс благополучия на большей части станций значительно меньше 0, что говорит об отсутствии стресса в сообществах как на станциях, так и в целом по району исследования. Индекс сапробности показал, что большую часть обследованных участков можно отнести к β-мезосапробной зоне, малозагрязненных вод, но вместе с тем имеются точки, которые можно отнести к олигосапробной зоне – чистых вод. Самоочищение вод зоопланктерами в реке Мелекеска можно охарактеризовать как активное, а в реке Челна – как ослабленное. Ослабленное самоочищение воды зоопланктоном наблюдается также на станциях Мелекесского залива как в поверхностном слое воды, так и в придонном.

## Библиография

Горшкова А. Т. Оценка уровня самоочищения озер Кабан по анализу зоопланктонного комплекса // Георесурсы. 2012. № 7 (49). С. 29–32.

Горшкова А. Т. Пространственный анализ биологического потенциала устойчивости водных экосистем (на примере поверхностных вод Республики Татарстан) : Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ярославль, 2003. 24 с.

ГОСТ 17.1.3.07-82. Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков . М., 1982. 10 с.

Денисенко С. Г. Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Вып. 56 (64). СПб., 2006. С. 35–46.

Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон . М.: Наука, 1984. 207 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек в изменяющихся условиях среды : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2003. 41 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек . М.: Наука, 2005. 263 с.

Любарский Е. Л. К методике экспресс-квалификации и сравнения описаний фитоценозов // Количественные методы анализа растительности. Уфа: БФАН СССР, 1974. С. 123–125.

Манушин И. Е. Средняя масса особи как показатель скорости оборота вещества в популяциях водных эктотермных животных // Материалы X науч. семинара «Чтения памяти К. М. Дерюгина». СПб.: ЗАО «КопиСервис», 2008. С. 29–34.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 34 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Ред. В. Р. Алексеев, С. Я. Цалолихин. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос) / Отв. ред. Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 511 с.

Р 52.24.661-2004. Оценка риска антропогенного воздействия приоритетных загрязняющих веществ на поверхностные воды суши . М.: Метеоагентство Росгидромета, 2006. 23 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 239 с.

Соколова К. Н. Зоопланктон прудов колхоза им. Куйбьшева // Труды Татарского отд. ВНИОРХ. 1954. Вып. 7. С. 50–59.

Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон) . Л.: Наука, 1968. 108 с.

Шакирова Ф. М., Говоркова Л. К., Анохина О. К. Современное состояние Нижнекамского водохранилища и возможности рационального освоения его рыбных ресурсов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15. № 3 (1). С. 518–527.

Derevenskaya O. Y., Umyarova R. M. Zooplankton as an indicator of river ecological condition // International Journal of Pharmacy and Technology. 2016. Vol. 8. № 2. P. 14567–14574.

Pantle F., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewasser und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd 96. № 18. P. 604–620.

Shannon C. B., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana (Illinois): Univ. of Illinois Press, 1963. 345 p.

Sladecek V. The future of the saprobity system // Hydrobiologia. 1965. Vol. 25. I. 3-4. P. 518–537.

Sladeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol., Beihefz., Ergebnisse der Limnol. 1973. Bd 7. P. 1–218.

# RIVER ZOOPLANKTON COMMUNITIES OF NABEREZHNYE CHELNY

**LYUBIN Pavel Anatolyevich** — *PhD, Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, plubin@mail.ru*

**BERDNIK Sergey Vladimirovich** — *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, svberdnik@mail.ru*

**LYUBARSKY Dmitry Sergeevich** — *Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences, lds57@mail.ru*

**Key words:**
zooplankton
community
Naberezhnye
Chelny
Chelna
Melekeska
cluster analysis
saprobity index
trophic index
assessment of self-purification level

**Summary:** In September 2018, comprehensive hydrobiological studies were carried out in the water bodies of Naberezhnye Chelny in order to determine the current state of the Chelna and Melekeska rivers. The analysis of the state of zooplankton communities showed a generally favourable picture. The trophic level corresponds to α- and β-oligotrophic waters. The saprobity index showed that most of the surveyed areas can be attributed to the β-mesosaprobic zone of moderately polluted waters. At the same time, there are also areas that can be attributed to the oligosaprobic zone – clean waters. Self-purification of water by zooplankters in the Melekeska River can be characterized as active, and in the Chelna River - as weakened.

**Received on:** 13 March 2019 **Published on:** 06 October 2019

## References

Chislenko L. L. Nomograms for determining the weight of aquatic organisms in terms of body size and shape (marine mesobenthos and plankton). L.: Nauka, 1968. 108 p.

Denisenko S. G. Shannon information measure and its application in assessments of biodiversity (on the example of marine zoobenthos), Morskie bespozvonochnye Arktiki, Antarktiki i Subantarktiki. Vyp. 56 (64). SPb., 2006. P. 35–46.

Derevenskaya O. Y., Umyarova R. M. Zooplankton as an indicator of river ecological condition, International Journal of Pharmacy and Technology. 2016. Vol. 8. No. 2. P. 14567–14574.

Determinant of freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton and benthos), Otv. red. L. A. Kutikova, Ya. I. Starobogatov. L.: Gidrometeoizdat, 1977. 511 p.

Determinant of zooplankton and zoobenthos of freshwaters of European Russia. Volume 1. Zooplankton, Red. V. R. Alekseev, P. Ya. Calolihin. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 495 p.

GOST 14.1.3.07-82. Nature protection. Hydrosphere. Water qualitycontrol rules in reservoires and stream flows. M., 1982. 10 p.

Gorshkova A. T. Assessment of the level of self-purification of Kaban lakes by analyzing the zooplankton complex, Georesursy. 2012. No. 7 (49). P. 29–32.

Gorshkova A. T. Spatial analysis of the biological potential of the stability of aquatic ecosystems (on the example of surface waters of the Republic of Tatarstan): Avtoref. dip. ... kand. geogr. nauk. Yaroslavl', 2003. 24 p.

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

Krylov A. V. Zooplankton of lowland small rivers in a changing environment: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. M.: MGU, 2003. 41 p.

Krylov A. V. Zooplankton of lowland small rivers. M.: Nauka, 2005. 263 p.

Lyubarskiy E. L. To the methodology of express qualification and comparison of descriptions of phytocenoses, Kolichestvennye metody analiza rastitel'nosti. Ufa: BFAN SSSR, 1974. P. 123–125.

Manual on methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments, Pod red. V. A. Abakumova. L.: Gidrometeoizdat, 1983. 239 p.

Manushin I. E. The average mass of an individual as an indicator of the rate of substance turnover in

populations of aquatic ectothermic animals, Materialy X nauch. seminara «Chteniya pamyati K. M. Deryugina». SPb.: ZAO «KopiServis», 2008. P. 29–34.

Methodical recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological research on freshwater reservoirs. Zooplankton and its products, Red. G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva. L.: GosNIORH, 1982. 34 p.

Pantle F., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewasser und die Darstellung der Ergebnisse, Gas- und Wasserfach. 1955. Bd 96. No. 18. P. 604–620.

Risk assessment of anthropogenic impact of priority pollutants on land surface waters. M.: Meteoagentstvo Rosgidrometa, 2006. 23 p.

Shakirova F. M. Govorkova L. K. Anohina O. K. The current state of the Nizhnekamsk reservoir and the possibility of rational development of its fish resources, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2013. T. 15. No. 3 (1). P. 518–527.

Shannon P. V., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana (Illinois): Univ. of Illinois Press, 1963. 345 r.

Sladecek V. The future of the saprobity system, Hydrobiologia. 1965. Vol. 25. I. 3-4. P. 518–537.

Sladeček V. System of water quality from the biological point of view, Arch. Hydrobiol., Beihefz., Ergebnisse der Limnol. 1973. Bd 7. P. 1–218.

Sokolova K. N. Zooplankton in ponds of the Kuibishev farm, Trudy Tatarskogo otd. VNIORH. 1954. Vyp. 7. P. 50–59.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.34

# СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИИ КАЗАХСТАНСКОГО АРХАРА (*OVIS AMMON COLLIUM* SEVERTZOV, 1873) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КАЗАХСКОГО МЕЛКОСОПОЧНИКА

**МАГОМЕДОВ Магомедрасул Дибирович**

*доктор биологических наук, Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Дагестанского федерального исследовательского центра РАН (ПИБРДФИЦРАН), mmrd@mail.ru*

**Ключевые слова:**
казахстанский архар
Казахский мелкосопочник
структура популяции
численность
плотность популяции
распределение по территории
смертность
факторы динамики

**Аннотация:** Дана комплексная оценка состояния и популяционной структуры одного из наиболее уязвимых подвидов горных баранов Центральной Азии – казахстанского архара. Показано, что плотность архаров в среднем по территории Казахского мелкосопочника составляет 0.28 ± 0.02 ос./км2. Отмечены прямые зависимости плотности от площади и высоты горных массивов, что определяется их лучшими кормовыми и защитными свойствами. В популяции по всем горным массивам преобладают взрослые самки (в среднем 44.28 ± 3.07 %), количество самцов старше 2 лет и сеголеток примерно равное (23.52 ± 2.58 % и 21.00 ± 3.82 % соответственно), наименьшей половозрастной группой являются годовалые животные (9.33 ± 0.62 %). Самцы доживают до 15 лет, тогда как самки – до 18, что объясняется выборочным отстрелом самцов. Доля самцов в популяции начинает резко снижаться с 4-летнего кластера. Относительно высокие показатели удельной смертности характерны для сеголеток и животных старших возрастных групп, наименьшие – для молодых животных в возрасте 1–4 года. Параметры структурной организации популяции казахстанского архара находятся в тесной взаимосвязи между собой и отражают текущее состояние популяций в конкретных условиях среды. Естественные причины, формирующие и поддерживающие определенную структурную организацию каждой локальной группировки, связаны с кормовыми и защитными условиями территории. В настоящее время определяющее влияние на популяцию оказывает комплекс факторов антропогенной природы – трофейная охота, браконьерство, степные пожары, выпас домашних животных и др.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 23 августа 2019 года **Подписана к печати:** 07 октября 2019 года

## Введение

В настоящее время промысловая добыча диких животных окончательно уступила место охотничьему трофейному отстрелу. Охотничий трофейный туризм, особенно в странах СНГ, является одним из наиболее интенсивно развивающихся и престижных форм использования природных ресурсов и, как отрасль хозяйственной деятельности человека, требует рационального подхода и должен регулироваться на научных данных по численности и половозрастной структуре популяции трофейных видов. Одними из наиболее ценных и желанных объектов трофейной охоты являются различные виды копытных, среди которых горные бараны, занимающие одно из ведущих мест.

Данное исследование, выполненное в условиях Казахского мелкосопочника, является частью цикла работ по изучению состояния популяций отдельных подвидов горных баранов в странах Средней и Центральной Азии, где практикуется трофейная охота на архаров. Практическая направленность исследований определялась необходимостью разработки долгосрочной программы по рациональному использованию и управлению их популяциями в условиях нарастающего влияния различных форм антропогенных воздействий на популяцию. Наряду с практическими целями полученные данные имеют выраженный теоретический аспект и необходимы для познания особенностей формирования и функционирования отдельных составляющих популяционных структур, что практически не делалось для таких редких и малоизученных видов, как горные бараны. Известно, что структурная организация популяции формируется под влиянием различного рода внешних и внутренних воздействий и отражает интегрированный ответ популяции на эти воздействия. Поэтому она выступает в качестве одной из важнейших общепопуляционных адаптаций, обеспечивающих оптимальный режим функционирования и в конечном итоге устойчивость популяций в сложных и динамичных условиях среды.

Именно половозрастная и пространственно-временная структура популяций животных и их динамика на фоне средовых изменений – наименее изученный аспект популяционных регуляций. В мировой экологической литературе нет ни одной обобщающей сводки по данной проблеме, хотя бы в пределах одного класса животных. Рядом авторов на примере отдельных видов рассматривалась лишь взаимная зависимость изменений полового состава популяций и их численности, часто с весьма противоречивыми результатами.

Общая цель работы заключалась в оценке текущего состояния и выявлении закономерностей динамики структурно-функциональной организации популяции казахстанского архара в зависимости от пространственно-временной динамики средовых факторов, а также различных форм и интенсивности антропогенных воздействий.

Под структурно-функциональной организацией популяции мы понимаем относительно устойчивое во времени соотношение половых и возрастных групп в популяции, определенным образом распределенных в пространстве и связанных между собой в единое функциональное целое (Магомедов и др., 2001). В качестве параметров структурно-функциональной организации популяции казахстанского архара рассматриваются особенности изменения размеров и состава стад отдельных популяционных групп, пространственно-временной характер использования ими территории, а также половой и возрастной состав и особенности изменения этих и других параметров популяций в зависимости от конкретных условий среды обитания.

## Материалы

Бараны, населяющие Казахский мелкосопочник, большинством исследователей отнесены к казахстанской или североказахстанской форме архаров (*Ovis ammon collium*, Severtzov, 1873) (Цалкин, 1951; Бербер, Калмыков, 1994; Байдавлетов, 1996; Бекенов и др., 1999; Федосенко, 2000). Казахстанский архар обитает в Центральном и Восточном Казахстане, где занимает большую часть Казахского нагорья, на юге идет до гор Бектауата и Катань-Эмель (северное Прибалхашье), восточнее, в Семипалатинской области, он обычен в горах Карачингиз, Акчатау и др. В Восточном Казахстане водится в Калбинском Алтае, Тарбагатае и Сауре. Его ареал простирается и за пределы Казахстана.

Районы проведения наших исследований приходились на центральную часть Казахского мелкосопочника (Центральноказахстанский мелкосопочник) на территорию Карагандинской и частично Семипалитинской областей. Участки сбора полевого материала охватывали горные массивы Кызылтау, Калмаккырган, Аркалык, Едрей, Мыржик.

Климат резко континентальный, выражается в суровости зимы, высоких летних температурах, малой продолжительности весны и осени, больших годовых и суточных амплитудах температуры воздуха, сухости воздуха, малом количестве осадков (Альпатьев и др., 1976). Количество осадков сильно колеблется по годам, составляя в среднем около 300 мм в год. Лучшим увлажнением выделяются горные кряжи, на которых выпадает за год около 400 мм осадков. Основное количество осадков приходится на летний период (70–80 %), поэтому зимы преимущественно малоснежные (около 20–25 см). Для зимнего периода характерны частые и сильные метели (до 40 дней) (Гвоздецкий, Михайлов, 1978).

Преимущественное распространение имеют типчаково-ковыльные степи, местами значительную роль в травостое могут играть более ксерофитный ковыль тырсик (Stipa sareptana), тонконог (Koeleria gracilis), овсец (Helictotrichon desertorum). Весной развиваются эфемеры и эфемероиды, а по западинам и балкам встречаются заросли степных кустарников – чилиги и спиреи (Гвоздецкий, Михайлов, 1978). В горных массивах мелкосопочника проявляется высотная зональность. Наблюдаются различия в травостое в зависимости от экспозиции склона. Северные склоны хорошо представлены разнотравьем, тогда как южные – более ксерофитными видами с узкими и довольно жесткими листьями.

В связи с сильным сокращением поголовья домашнего скота за последние годы пастбищная нагрузка на растительность в районе проведения исследований слабо выражена. Следствием этого является накопление ветоши и степные пожары, охватывающие зачастую огромные территории. Пожары сильно сказываются на кормовой базе архаров в зимний, наиболее тяжелый в кормовом отношении, период. Судя по опросным данным, на территории процветает также браконьерство.

В период исследований (с 4 по 18 ноября 2002 г.) визуально было отмечено 449 особей архара на территории площадью 1544 км$^2$.

## Методы

В качестве основного метода учета численности по ряду причин был выбран маршрутный метод с использованием автомобилей. Подсчеты животных проводились в светлое время суток одновременно на трех автомобилях по заранее определенным суточным маршрутам. В ряде случаев параллельно использовались учетные площадки, которые закладывались через каждые 3–5 км по основной линии маршрута (трансекты).

Общее количество отмеченных животных и их половых и возрастных групп, места их обнаружения, направление движения и время обнаружения наносились на план или крупномасштабную карту местности и фиксировались в памяти электронных носителей.

При изучении половой и возрастной структуры популяций выделялись самки, самцы и сеголетки обоих полов. Определенные трудности возникали при определении полуторагодовалых особей, в этом возрасте самцов и самок очень трудно отличить на расстоянии. Поэтому при сборе эмпирического материала мы их условно относили к самкам, а в дальнейшем они разделялись при анализе демографической структуры. В связи с тем что рога самок небольшие по размерам и плохо просматриваются на расстоянии, эмпирические данные по количеству животных старших возрастов получены только для самцов. Благодаря годовым кольцам на роговых чехлах и форме рогов возраст самцов даже в природе определялся с точностью до одного года.

Для выяснения возрастной структуры популяции также использовались рога погибших животных. По кольцам на роговых чехлах можно безошибочно определить возраст не только самцов, но и самок, и даже время года, когда животное погибло. Нами были обнаружены и осмотрены 37 черепов самцов и всего 2 черепа самок. Использован также материал по погибшим животным (черепа самцов), который хранится в музее Академии наук Казахстана (74 черепа). Этот метод широко используется при анализе возрастной структуры полорогих (Коли, 1979; Риклефс, 1979; Пианка, 1981). Кроме того, нами был получен материал и по возрастам отстреленных животных (всего 126 животных, из которых 2 самки), однако при анализе возрастной структуры мы его не использовали, т. к. отстрел носит избирательный по полу и возрасту характер и поэтому не отражает реальной демографической структуры в популяции. Незначительное количество черепов самок и молодых, видимо, связано с тем, что их более легкие черепа растаскиваются хищниками.

Выравнивание возрастных рядов и построение возрастного распределения в популяции архаров (по полу и возрасту) рассчитывались на основе специальных

логарифмическо-полиминальных и интегральных уравнений (Ахмедов, Магомедов, 2000; Магомедов и др., 2001).

Пространственно-временную структуру и характер использования территории популяцией архара изучали на основе материала, полученного в результате анализа встреч животных в зависимости от характера местообитания. В качестве отдельных характеристик местообитаний рассматривались высота над уровнем моря, ориентация склонов относительно солнца, а также отдельные элементы рельефа – долины, края долин и подножия склонов, сами склоны и платообразные поднятия с гребнями хребтов.

В качестве критериев защитных свойств местообитаний баранов использовали данные по общему характеру рельефа, степени его расчлененности (количество балок на единице площади), средней крутизне склонов, их протяженности, соотношении выровненных (пологих участков) и изрезанных склонов, их взаиморасположении и др.

## Результаты

Как показали наши исследования, распределение архаров по территории было относительно равномерным. Плотность популяции по отдельным горным массивам существенно не различалась и колебалась в пределах 0.24–0.35 особи на 1 км$^2$, составляя в среднем 0.28 ± 0.02 ос./км$^2$ (табл. 1).

Таблица 1. Плотности населения архаров на участках проведения исследований

| № | Участки проведения исследований (горный массив) | Количество отмеченных животных, (n) | Площадь проведения учетов, (км$^2$) | Плотность популяции, (ос./км$^2$) |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Кызылтау | 101 | 315 | 0.32 |
| 2 | Калмаккырган | 48 | 184 | 0.26 |
| 3 | Аркалык | 25 | 103 | 0.24 |
| 4 | Едрей | 96 | 342 | 0.28 |
| 5 | Мыржик | 74 | 296 | 0.25 |
| 6 | Коныртемирши | 105 | 304 | 0.35 |
| | Всего | 449 | 1544 | 0.28 |

Тем не менее в распределении животных по территории выявлены определенные закономерности. Хотя в период проведения исследований архары отмечались нами и в открытых совершенно ровных межгорных долинах, большинство животных все же придерживалось мелкосопочников и выходов горных пород на поверхность, т. е. территорий с расчлененным рельефом. Отмечены прямые зависимости плотности архаров от площади и высоты горных массивов (рис. 1). Чем больше площадь горного массива и чем он выше, тем большей протяженностью и крутизной характеризуются склоны и резче выражена сеть оврагов. Очевидно, это связано с тем, что на пересеченной территории архары находят наиболее оптимальные кормовые и защитные условия.

Отмеченные зависимости численности и плотности от площади горного массива и степени расчлененности территории, помимо кормового фактора, во многом определяются большими возможностями защиты от хищников и человека. На более расчлененных и больших по площади горных образованиях, т. е. менее проходимых для автотранспорта, численность популяции выше, чем на более доступных для человека участках. На роль пересеченного рельефа как защитных условий местообитаний баранов указывает и поведение животных, которые при опасности всегда устремлялись к ближайшим горным массивам.

Составной частью социальной структуры копытных, во многом определяющей тип и эффективность функционирования популяций, является стадность. В целом индекс стадности в популяции архаров на территории проведения исследований в период гона составил 4.24 ± 0.30. Наибольшее количество животных в период проведения исследований сосредоточено в гаремах (39.2 %), затем в смешанных (31.4 %) и самочьих группах (23.4 %). Высокий индекс стадности характерен для смешанных групп, а для самочьих групп и гаремов он значительно ниже (табл. 2).

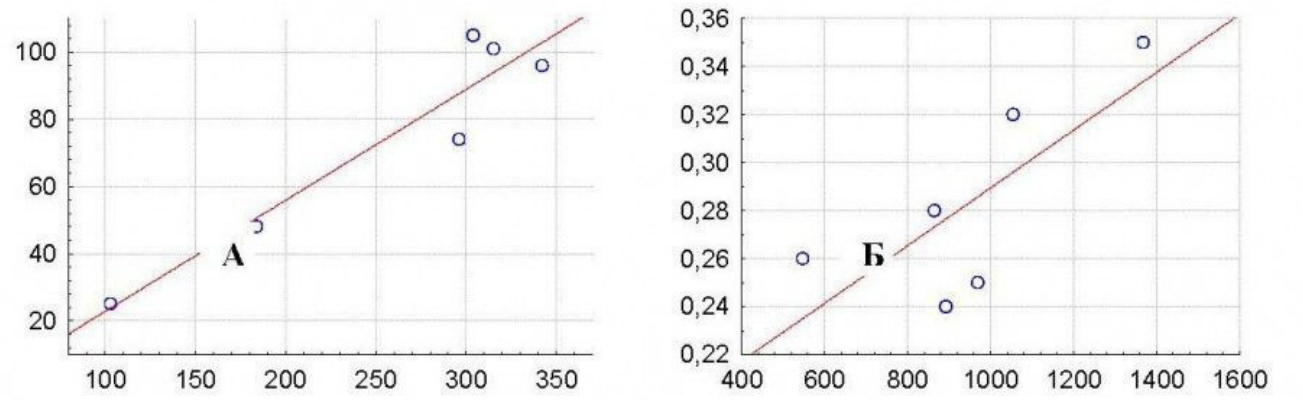



Рис. 1. Зависимость количества отмеченных животных от площади горного массива ($r$ = 0.97; $P$ < 0.05) (А) и высоты над уровнем моря ($r$ = 0.75; $P$ > 0.05) (Б). По оси абсцисс: А – площадь горного массива (км$^2$); Б – отметки абсолютных высот горного массива (м); по оси ординат: А – количество отмеченных животных (особей); Б – плотность населения архаров (ос/км$^2$)

Fig. 1. The dependence of the number of marked animals on the area of the mountain range ($r$ = 0.97; $P$ < 0.05) (A) and altitude ($r$ = 0.75; $P$ > 0.05) (B). The X-axis: A – the area of the mountain range (km$^2$); B – markы of the absolute heights of the mountain range (m); the Y-axis: A – the number of marked animals (individuals); B – the population density of argali (individuals/km$^2$)

Таблица 2. Типы групп архаров и индексы их стадности

| Типы групп | Количество групп | | Количество особей | | Индекс стадности |
|---|---|---|---|---|---|
| | N | % | n | % | |
| Одиночки | 25 | 23.6 | 25 | 5.6 | 1.0 |
| Самочьи | 24 | 22.6 | 105 | 23.4 | 4.38 ± 0.61 |
| Самцовые | 1 | 0.9 | 2 | 0.4 | 2.0 |
| Гаремы | 36 | 34.0 | 176 | 39.2 | 4.89 ± 0.38 |
| Смешанные | 20 | 18.9 | 141 | 31.4 | 6.81 ± 0.72 |
| Всего | 106 | | 449 | | 4.24 ± 0.30 |

Наибольшее количество животных было сосредоточено в группах размером от 3 до 8 особей. В целом в группах такого размера держатся 65.7 % животных популяции. Самая большая группа архаров, отмеченная нами на данной территории, состояла из 17 животных (рис. 2).

Показано, что среди множества возможных факторов индекс стадности зависит от двух параметров: высоты горного массива над уровнем моря и относительного количества самцов в популяции. С увеличением высоты горного массива, косвенно отражающей защищенность местообитания, индекс стадности закономерно падает (r = -0.85; P < 0.05), что характерно для многих горных копытных (Wilson, 1975; Баскин, 1976; Коли, 1979; Дарман, 1990). Другим параметром, влияющим на индекс стадности архаров, является относительное количество самцов в популяции: в период гона самцы отбивают самок от основных групп и образуют гаремы, характеризующиеся низкими индексами стадности. Оставшиеся без гаремов одиночные самцы также снижают общие показатели индекса стадности (рис. 3).

Известно, что для архаров, как и для большинства горных копытных, характерны половозрастные различия в использовании территории, которые наиболее выражены в летний период. Период проведения наших исследований совпал с периодом гона. И в это время большинство животных находятся в гаремах и смешанных группах, и по характеру использования территории самцы и самки практически не различаются. На территории проведения исследований практически все поголовье архаров держалось мелкосопочников – 412 особей (91.8 %), в межгорных долинах отмечено всего 37 особей (8.2 %). Из животных, отмеченных в мелкосопочниках, большая часть встречена

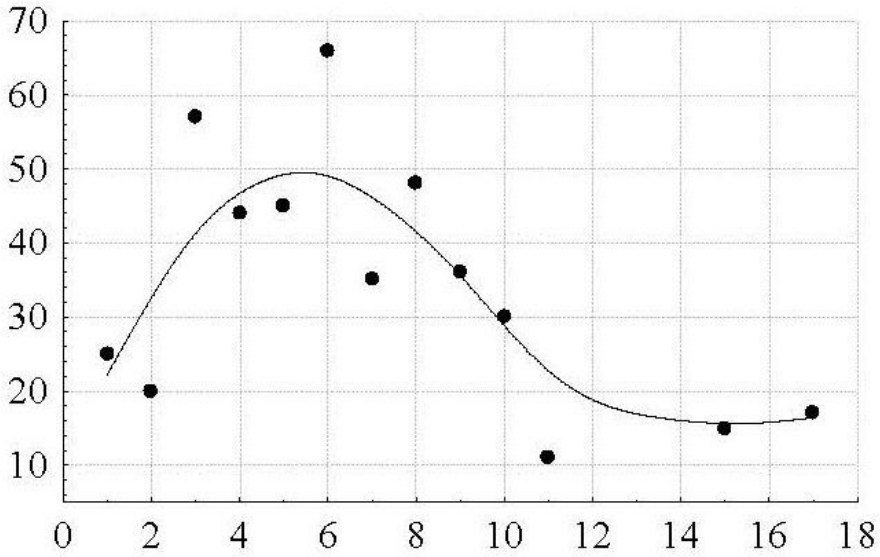



Рис. 2. Распределение казахстанского архара по группам в зависимости от размеров групп. По оси абсцисс – размер групп; по оси ординат – количество особей в группах

Fig. 2. The distribution of Kazakhstan argali into groups depending on group sizes. The X-axis – the size of groups; the Y-axis – the number of individuals in groups

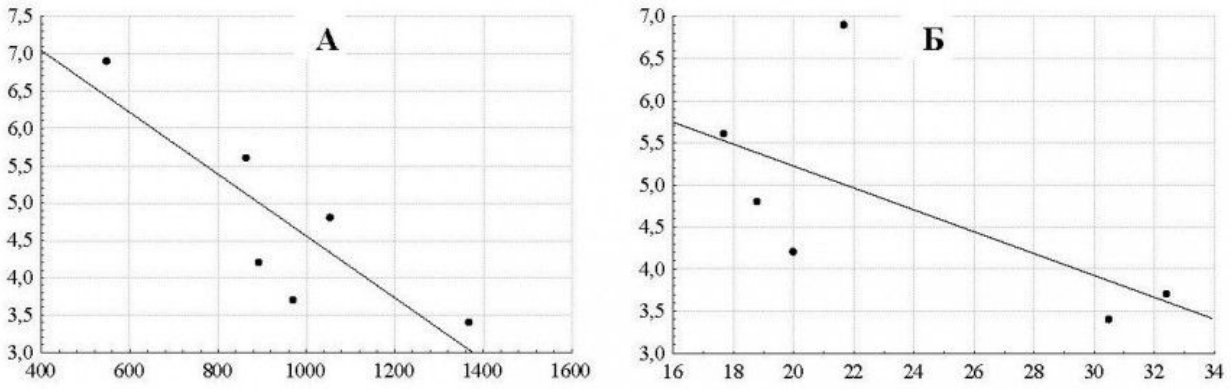



Рис. 3. Зависимость индекса стадности популяции казахстанского архара от высоты местообитания (А): Y = 8.701 - 0.004x; (*r* = -0.85; *P* < 0.05) и относительного количества самцов в популяции (Б): Y = 7.822 - 0.13x; (*r* = -0.63; *P* > 0.05). По оси абсцисс: А – высота над уровнем моря (метры), Б – относительное количество самцов в популяции (%); по оси ординат – индекс стадности

Fig. 3. The dependence of Kazakhstan argali herd population index on habitat height (A): Y = 8.701 - 0.004x; (*r* = -0.85; P < 0.05) and relative number of males in the population (B): Y = 7 822 - 0.13 x; (*r* = -0.63; *P* > 0.05). The X-axis: A – altitude (meters), B – the relative number of males in the population (%); the Y-axis – herd index

на склонах гор (78.6 %), значительно меньше – в межгорных ложбинах (17.5 %) и совсем мало – на гребнях сопок (3.9 %).

На склонах горных массивов (мелкосопочников) нами было отмечено 324 архара, из которых 43.8 % придерживалось северных склонов, 29.0 % – склонов восточной экспозиции, 14.5 и 12.7 % соответственно – западных и южных склонов. Предпочтение архарами склонов северных экспозиций, видимо, объясняется доминированием здесь мезофитных видов растений, хорошо поедаемых баранами.

Архары встречались в диапазоне высот от 400 до 1300 м н. у. м., где основное их поголовье (83.3 %) придерживалось высоты 550–850 м н. у. м., а максимальное количество встреченных животных приходилось на высоту 650 м н. у. м. (19.6 %). Эти высоты соответствуют средней части склонов и зани-

мают наибольшие площади на территории проведения исследований.

Таким образом, в начале зимнего периода наиболее предпочитаемыми участками архаров являются средние части склонов северных экспозиций горных массивов. Важнейшими факторами, определяющими пространственную структуру популяции, являются орографические условия местообитаний, характер распределения растительного покрова, а также метеорологические условия данного периода.

Важнейшая популяционная характеристика животных – их половая и возрастная структура, отражающая текущее состояние вида в целом и отдельных его популяций, интенсивность их размножения и смертности по различным возрастным группам. Как и у многих других видов, и особенно у копытных, она выступает и в качестве основного параметра популяции, который необходимо учитывать при ее эксплуатации. Поэтому при проведении исследований мы старались уделить особое внимание половозрастному составу рассматриваемой популяции и их групп.

К сожалению, в период проведения исследований гон у архаров уже начался, поэтому на одной и той же территории можно было встретить как самочьи, так и самцовые группы, но большинство из отмеченных групп были смешанными.

Как видно из табл. 3, в популяции архаров практически на всех горных массивах центральной части Казахского мелкосопочника преобладают взрослые самки; они составляют от 36.0 до 52.1 % от всей популяции (в среднем 44.28 ± 3.07). Количество самцов старше 2 лет и сеголеток примерно равное (23.52 ± 2.58 % и 21.00 ± 3.82 % соответственно). Наименьшей половозрастной группой являются годовалые животные (9.33 ± 0.62 %). Половое соотношение среди взрослых особей (старше 2 лет) составляет 1.9:1.0 в пользу самок, т. е. в среднем в популяции на одного самца приходятся около 2 самок. Доля сеголеток на одну самку в целом составляет 0.43.

Таблица 3. Половозрастная структура популяции архаров на отдельных горных массивах центральной части Казахского мелкосопочника

| Район исследований (горный массив) | Самки | | Сеголетки | | Годовалые | | Самцы | | Всего |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | % | n | % | N | % | n | % | |
| 1. Кызылтау | 52 | 51.1 | 19 | 18.8 | 11 | 10.9 | 19 | 18.8 | 101 |
| 2. Калмаккырган | 18 | 37.5 | 13 | 21.7 | 4 | 8.3 | 13 | 21.7 | 48 |
| 3. Едрей | 9 | 36.0 | 9 | 36.0 | 2 | 8.0 | 5 | 20.0 | 25 |
| 4. Аркалык | 50 | 52.1 | 19 | 19.8 | 10 | 10.4 | 17 | 17.7 | 96 |
| 5. Мыржик | 37 | 50.0 | 5 | 6.8 | 8 | 10.8 | 24 | 32.4 | 74 |
| 6. Коныртемирши | 41 | 39.0 | 24 | 22.9 | 8 | 7.6 | 32 | 30.5 | 105 |

Анализ половой и возрастной структуры популяций в зависимости от высоты массива над уровнем и от общей площади горного массива выявил некоторые связи между этими параметрами. Относительное количество самок и годовалых показывает положительную связь с площадью горного массива ($r$ = 0.80; $P > 0.05$ – для самок; $r$ = 0.62; $P > 0.05$ – для годовалых), тогда как количество сеголеток – отрицательную ($r$ = -0.70; $P > 0.05$). Таким образом, в течение первого года жизни на таких массивах незначительно выше ($r$ = 0.40; $P > 0.05$).

Хотя половозрастная сегрегация самок и самцов – явление широко распространенное, слабое проявление отмеченных выше закономерностей, скорее всего, связано с периодом гона, когда самцы горных баранов бродят по территории и не проявляют привязанности к определенной территории.

Для анализа демографической структуры популяции нами были использованы материалы по черепам погибших животных (111 черепов самцов в возрасте от 1 до 11 лет) и данные визуальных наблюдений. Анализ показывает, что доля самцов в популяции начинает резко снижаться с 4-летнего возраста и сходит на нет к 15 годам, тогда как снижение доли самок в популяциях идет гораздо медленнее, а в популяции встречаются самки 18 лет (рис. 4).

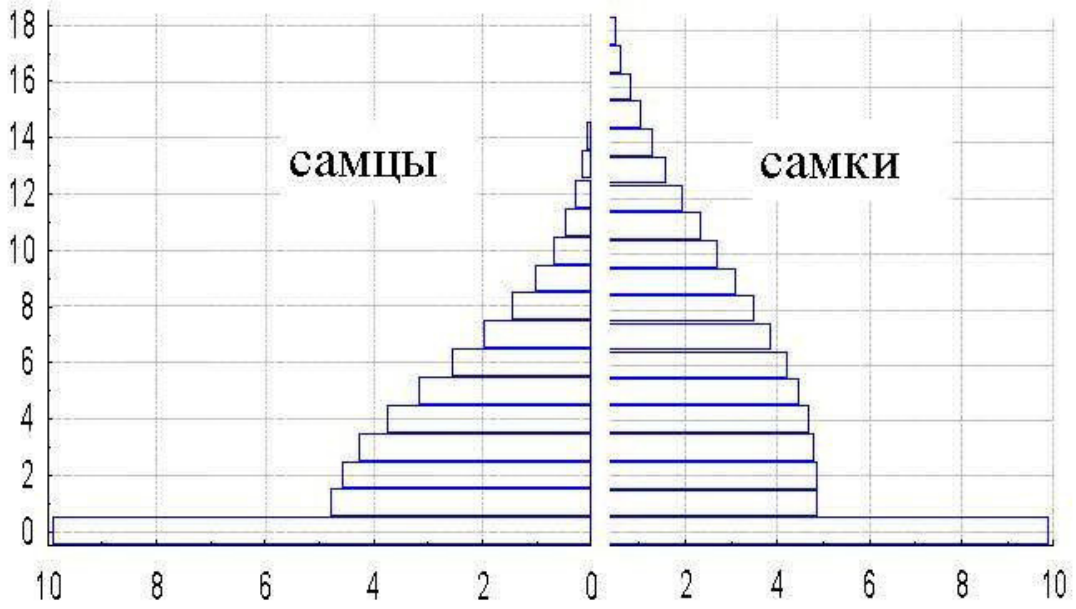



Рис. 4. Возрастная пирамида популяции казахстанского архара. По горизонтали – количество животных (%); по вертикали – возраст (годы)

Fig. 4. Age pyramid of the population of Kazakhstan argali. The X-axis – the number of animals, %; the Y-axis –age (years)

Отмеченные различия распределения самок и самцов по возрастным кластерам являются результатом различий в их удельной смертности в разные возрастные периоды (рис. 5). Относительно высокие показатели удельной смертности характерны для сеголеток и животных старших возрастных групп, наименьшие – для молодых животных в возрасте 1–4 года. Выделяются более высокие показатели удельной смертности самцов начиная с 3-летнего возраста, что может объясняться преимущественным легальным или нелегальным отстрелом самцов охотниками. Согласно опросным данным, на данной территории при трофейной охоте добывается не менее 100 особей животных в год в возрасте от 7 до 14 лет.

## Заключение

В связи с сильным сокращением поголовья домашнего скота за последние годы пастбищная нагрузка на растительность в районе проведения исследований практически не выражена. Существенное влияние на популяции архаров, видимо, уже оказывают степные пожары, охватывающие зачастую огромные территории и лишающие животных зимних кормов.

Одним из основных факторов, ограничивающих численность популяций, несомненно, является браконьерский отстрел животных. Степень влияния браконьерства на численность популяции зависит от орографических особенностей местообитаний, определяющих защитные условия территории. Надо сказать, что эволюционно приуроченность животных к территориям с защитными условиями сформировалась как ответная реакция на деятельность хищников. В современных условиях, хотя фактор хищничества продолжает сохранять определенное значение в распределении животных, на первый план выходят антропогенные факторы, а именно браконьерство. Эти две причины, определяющие гибель животных, имеют много общего в том плане, что степень их влияния на популяции прямо определяется степенью защищенности территории. Однако, если при нападении хищников даже небольшие защитные элементы ландшафтов (отдельные сопки, скалы или даже скальные останцы) позволяют животным избежать гибели, то при воздействии со стороны человека к защитным условиям предъявляются более жесткие требования (удаленность от населенных пунктов и автодорог, труднопроходимость для человека и автотранспорта, хороший обзор и т. д.). Следует также отметить, что характер элиминации особей копытных при воздействии со стороны хищников носит более «доступный» характер, чаще всего связанный с тем, что хищники

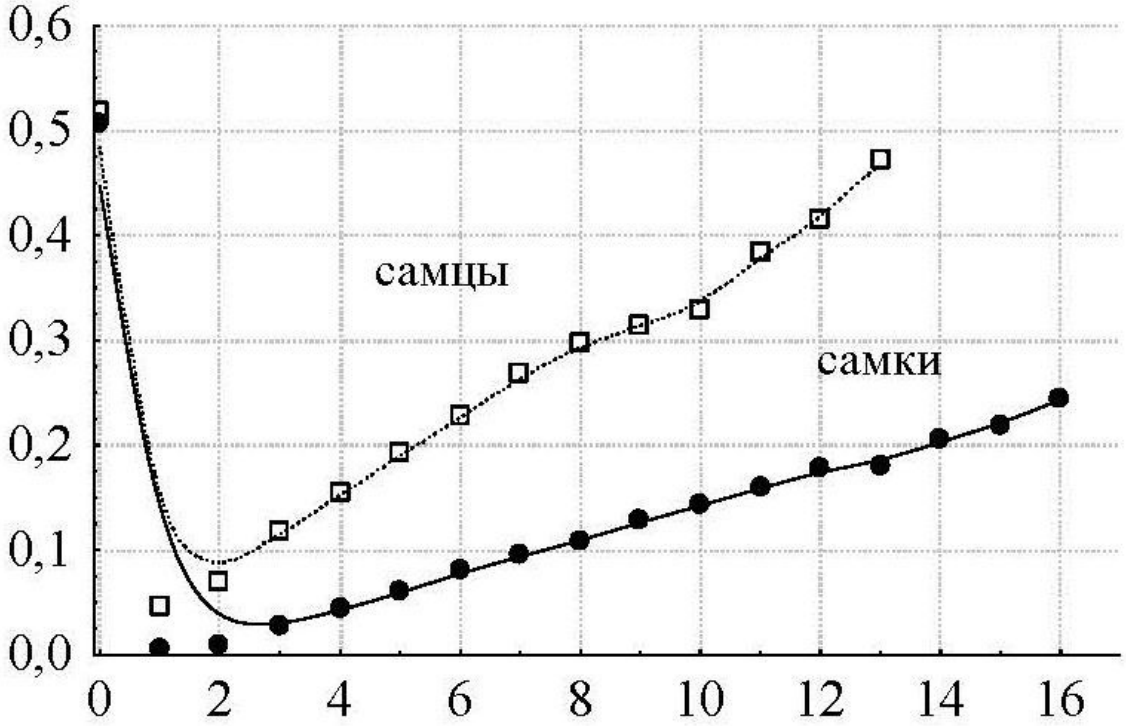



Рис. 5. Удельная смертность самок и самцов в популяциях архаров в зависимости от возраста в центральной части Казахского мелкосопочника. По оси абсцисс – удельная смертность; по оси ординат – возраст (годы)

Fig. 5. Specific mortality of females and males in argali populations depending on age in the Central part of the Kazakh upland. X-axis – specific mortality; Y-axis – age (years)

изымают из популяции дефектных, больных или старых особей. Во время браконьерской охоты присутствует слабая избирательность и явная избирательность по крупным самцам-производителям при трофейной охоте.

Исследованная нами популяция казахстанского архара по своей природе и характеру занимаемых местообитаний всегда представлялась наиболее уязвимой по сравнению с другими подвидами горных баранов Центральной Азии, где большую роль в ограничении численности играет их доступность для охотников.

Согласно литературным данным, численность архаров в пределах Казахского мелкосопочника до середины 1960-х гг. была высокой и стабильной и составляла около 16000 особей. Затем началось снижение численности, и к 1970 г. она уменьшилась более чем наполовину (около 7000 особей) (Савинов, 1974). Процесс снижения численности продолжался и в последующие годы. В 1980-х гг. насчитывалось уже 5000 особей (Федосенко, Капитонов, 1983). Первая половина 1990-х гг. также характеризовалась снижением численности (2082–2428), а к концу 1990-х гг. она едва превышала 1000 экз. (1997 г.), хотя на отдельных участках плотность продолжала оставаться высокой (Бекенов, Байдавлетов, 1997; Бекенов и др., 1999; Федосенко, 2000). Резкое снижение численности казахстанского архара со второй половины 1960-х до начала 1990-х гг. было связано исключительно с хозяйственной деятельностью человека – интенсификацией сельского хозяйства в этом регионе (освоением целины и ростом поголовья домашних животных). После 1990-х гг. – беспрецедентным ростом браконьерства на фоне распада СССР и утраты законопослушания, тяжелым материальным и финансовым положением природоохранных организаций, появлением высокоэффективного нарезного оружия у населения. Все более заметную роль стали играть и такие факторы, как резкое увеличение количества волков, ежегодные степные пожары, лишающих баранов зимних кормов, проведение трофейных охот в период гона и т. д.

Все это находит подтверждение и в наших исследованиях: отмечена четкая положительная связь между численностью и плотностью архаров, с одной стороны, и

площадью горного массива и степенью расчлененности территории – с другой. На более расчлененных и больших по площади горных массивах, т. е. менее проходимых для автотранспорта, численность популяции выше, чем на более доступных для человека участках. На роль пересеченного рельефа как защитных условий местообитаний баранов указывает и поведение животных: хотя мы встречали животных и в открытой степи, увидев нас, они всегда устремлялись к ближайшим горным массивам.

В популяции архаров практически на всех горных массивах центральной части Казахского мелкосопочника преобладают взрослые самки, составляющие от одной трети до половины всей популяции. Количество самцов старше 2 лет в среднем не превышало 25 % от всей популяции. Доля самцов начинает резко снижаться с 4-летнего возраста и сходит на нет к 15 годам. Естественной определяющей причиной изменений в демографической структуре популяции являются кормовые условия зимнего и летнего периодов. Ранее нами было показано, что летние кормовые условия определяют упитанность копытных к началу зимнего периода (Ахмедов, Магомедов, 1995, 2000). Самцы в период гона, который у большинства видов копытных проходит в начале зимы, теряют практически все жировые запасы, накопленные в летне-осенний период. В результате этого выживаемость их оказывается полностью зависимой от обеспеченности кормами в зимний период. Самки в период гона практически не теряют жировые запасы, и выживаемость их в зимний период зависит от кормовых условий не только зимнего, но и летнего периода. В итоге в зимний период, когда доступность и питательность кормов резко снижается, выживаемость самцов оказывается ниже, чем у более упитанных самок. Дополнительным подтверждением этого является снижение доли самцов по направлению с юга на север. На северных окраинах ареала из-за более глубокого снежного покрова доступность кормов в зимний период ниже, чем в южных районах. Мы считаем, что у горных баранов именно это является одной из причин, определяющих половозрастную структуру популяции. На это накладываются и последствия степных пожаров, после которых большие территории оказываются практически непригодными для зимовки животных. Пожары в северных районах охватывают большие площади благодаря лучшему развитию здесь степной растительности. К тому же, покидая гари, животные вынуждены использовать участки, которые были сохранены под зимние пастбища домашних животных и где, помимо конкуренции с овцами, они становятся более доступными для волков и охотников.

По литературным данным, к 2000-м гг. существенно возросла и роль волка в смертности архаров на территории Казахского мелкосопочника (Бекенов, Байдавлетов, 1997; Бекенов и др., 1999; Федосенко, 2000). По данным А. К. Федосенко (2000), на долю волков в эти годы приходилось от 40 до 73 % всех погибших животных.

На рассматриваемой территории проводится трофейный отстрел животных, в период с 1990 по 2001 г. было отстреляно 124 самца в возрасте от 7 до 14 лет. Таким образом, наряду с доступностью и сезонной динамикой кормовых условий (пожары, выпас скота, климатические условия, давление волков и др.), в качестве нового фактора, оказывающего влияние на демографическую структуру популяций, на данной территории выступает избирательный трофейный отстрел животных.

## Библиография

Альпатьев А. М., Архангельский А. М., Подоплелов Н. Я., Степанов А. Я. Физическая география СССР (Азиатская часть) . М.: Высш. шк., 1976. 357 с.

Ахмедов Э. Г., Магомедов М.-Р. Д. Зависимость динамики поло-возрастной структуры популяций дагестанского тура (*Capra cylindricornis* Blyth) от условий обитания и плотности популяций // Зоологический журнал. 1995. Т. 74. Вып. 7. С. 109–118.

Ахмедов Э. Г., Магомедов М.-Р. Д. Закономерности формирования демографической структуры популяции дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. Вып. 4. С. 461–470.

Байдавлетов Р. Ж. Современное состояние популяции архара в Центральном Казахстане // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. М., 1996. С. 21–26.

Баскин Л. М. Поведение копытных животных . М.: Наука, 1976. 293 с.

Бекенов А. Б., Байдавлетов Р. Ж. Научный эксперимент «архар» // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных стран. М., 1997. С. 10.

Бекенов А. Б., Байдавлетов Р. Ж., Федосенко А. К., Вейнберг П. И. О состоянии популяции архара в Карагандинской области // Проблемы охраны и устойчивого использования биоразнообразия животного мира Казахстана. Алматы, 1999. С. 13–14.

Бербер А. П., Калмыков И. Б. Архар в Карагандинской области // Охота и охотничье хозяйство. 1994. № 11. С. 12–14.

Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Физическая география СССР (Азиатская часть) . М.: Мысль, 1978. 508 с.

Дарман Ю. А. Стадность косули как популяционный показатель // V съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР (29 янв. – 2 февр. 1990 г., Москва): Тез. докл. М., 1990. Т. 2. С. 141–142.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных . М.: Мир, 1979. 362 с.

Магомедов М.-Р. Д., Ахмедов Е. Г., Яровенко Ю. А. Дагестанский тур (популяционные и трофические аспекты экологии) . М.: Наука, 2001. 138 с.

Пианка Э. Эволюционная экология . М.: Мир, 1981. 396 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии . М.: Мир, 1979. 424 с.

Савинов Е. Ф. Результаты авиаучета архара в Казахском нагорье // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров, 1974. С. 168–169.

Федосенко А. К. Архар в России и сопредельных странах . М., 2000. 291 с.

Федосенко А. К., Капитонов В. И. Архар // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата, 1983. Т. 3. Ч. 3. С. 144–209.

Цалкин В. И. Горные бараны Европы и Азии . М.: Изд-во МОИП, 1951. 343 с.

Wilson E. O. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. 696 p.

## Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность охотоведам и егерям Карагандинской области Казахстана, Тарасенко Анатолию Николаевичу, Даровских Сергею Николаевичу, Ботову Вадиму Иннокентьевичу, Туганову Денису Евгеньевичу и др., которые способствовали успешному выполнению данной работы.

Особая благодарность своему ученику и коллеге Ахмедову Эльдару Гасановичу, а также Субботину Андрею Евгеньевичу, обеспечившему экспедицию финансовой поддержкой от Фонда Международного сафари-клуба (Safari Club International Foundation USA).

# STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF THE POPULATION OF KAZAKH ARGALI (*OVIS AMMON COLLIUM* SEVERTZOV,1873) IN THE CENTRAL PART OF THE KAZAKH UPLAND

**MAGOMEDOV Magomedrasul Dibirovich**

*D.Sc., Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences. ( PIBRDFRCRAS), mmrd@mail.ru*

**Key words:**
Kazakhstan argali
Kazakh upland
population structure
number
population density
distribution across the territory
mortality
factors of dynamics

**Summary:** A comprehensive assessment of the state and population structure of one of the most vulnerable subspecies of mountain sheep in Central Asia – Kazakhstan argali is given. It is shown that the average density of argali on the territory of the Kazakh Upland is 0.28 ± 0.02 OC/km2. Direct dependences of density on the area and height of mountain ranges are noted that is defined by their best fodder and protective properties. In the population of all mountain ranges adult females dominate (in an average 44.28 ± 3.07), the number of males older than 2 years and juveniles is approximately equal (23.52 ± 2.58 % and 21.00 ± 3.82 %, respectively), the smallest age-sex group are one-year-old animals (of 9.33 ± 0.62 %). Males live up to 15 years, while females up to 18 years due to selective shooting. The share of males in the population begins to decline sharply from the 4-year cluster. Relatively high rates of specific mortality are typical for juveniles and animals of older age groups, the lowest – for young animals aged 1–4 years. The parameters of the structural organization of the population of Kazakhstan argali are in close relationship with each other and reflect the current state of populations in specific environmental conditions. Natural causes that form and support a certain structural organization of each local group are associated with the fodder and protective conditions of the territory. Currently, the complex of factors of anthropogenic nature have a determining influence on the population– trophy hunting, poaching, steppe fires, grazing of domestic animals, etc.

**Received on:** 23 August 2019 **Published on:** 07 October 2019

## References

Ahmedov E. G. Magomedov M. Dependence of the dynamics of the sex-age structure of the populations of the Dagestan tour (Capra cylindricornis Blyth) on the living conditions and population density, Zoologicheskiy zhurnal. 1995. T. 74. Vyp. 7. P. 109–118.

Ahmedov E. G. Magomedov M. Patterns of formation of the demographic structure of the population of the Dagestan tour (Capra cylindricornis), Zoologicheskiy zhurnal. 2000. T. 79. Vyp. 4. P. 461–470.

Al'pat'ev A. M. Arhangel'skiy A. M. Podoplelov N. Ya. Stepanov A. Ya. Physical Geography of the USSR (Asian part). M.: Vyssh. shk., 1976. 357 p.

Baskin L. M. The behavior of ungulates. M.: Nauka, 1976. 293 p.

Baydavletov R. Zh. The current state of argali population in Central Kazakhstan, Sostoyanie teriofauny v Rossii i blizhnem zarubezh'e. M., 1996. P. 21–26.

Bekenov A. B. Baydavletov R. Zh. Fedosenko A. K. Veynberg P. I. On the state of argali population in the Karaganda region, Problemy ohrany i ustoychivogo ispol'zovaniya bioraznoobraziya zhivotnogo mira Kazahstana. Almaty, 1999. P. 13–14.

Bekenov A. B. Baydavletov R. Zh. Scientific experiment "argali", Redkie vidy mlekopitayuschih Rossii i sopredel'nyh stran. M., 1997. P. 10.

Berber A. P. Kalmykov I. B. Arkhar in the Karaganda region, Ohota i ohotnich'e hozyaystvo. 1994. No. 11. P. 12–14.

Calkin V. I. Mountain sheep of Europe and Asia. M.: Izd-vo MOIP, 1951. 343 p.

Darman Yu. A. Flocking of roe deer as a population indicator, V s'ezd Vsesoyuznogo teriologicheskogo obschestva AN SSSR (29 yanv. – 2 fevr. 1990 g., Moskva): Tez. dokl. M., 1990. T. 2. P. 141–142.
Fedosenko A. K. Kapitonov V. I. Arkhar, Mlekopitayuschie Kazahstana. Alma-Ata, 1983. T. 3. Ch. 3. P. 144–209.
Fedosenko A. K. Arkhar in Russia and neighboring countries. M., 2000. 291 p.
Gvozdeckiy N. A. Mihaylov N. I. Physical Geography of the USSR (Asian part). M.: Mysl', 1978. 508 p.
Koli G. Analysis of vertebrate populations. M.: Mir, 1979. 362 p.
Magomedov M. Ahmedov E. G. Yarovenko Yu. A. Dagestan tour (population and trophic aspects of ecology). M.: Nauka, 2001. 138 p.
Pianka E. Evolutionary Ecology. M.: Mir, 1981. 396 p.
Riklefs R. Fundamentals of General Ecology. M.: Mir, 1979. 424 p.
Savinov E. F. Results of aerial survey of argali in the Kazakh Highlands, Sovremennoe sostoyanie i puti razvitiya ohotovedcheskoy nauki v SSSR. Kirov, 1974. P. 168–169.
Wilson E. O. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1975. 696 p.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 630*61

# ДИНАМИКА ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЛИСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ПОСЛЕРУБОЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ (ПОДЗОНА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ)

**ПРИСТОВА Татьяна Александровна** — *кандидат биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, pristova@ib.komisc.ru*

**Ключевые слова:**
средняя тайга
вырубка
естественное лесовосстановление
лиственные леса
подрост

**Аннотация:** Изучена динамика количества, состава и структуры древостоя, подроста и подлеска в разновозрастных лиственных и лиственно-хвойных среднетаежных насаждениях послерубочного происхождения за 10 лет. Установлено, что за исследуемый период состав древостоя, определяемый по запасу древесины, в березово-еловом молодняке изменился с 8Б2Еед.Сед.Ос в 2005 г. на 7Б3Е+С ед.Ос в 2015 г., в осиново-березовом – с 5Ос4Б1Еед.Пх на 6Ос3Б1Еед. Пх соответственно. По количеству деревьев участие лиственных пород в исследуемых древостоях достаточно высокое (до 92 %), при этом большую долю имеет береза. В подросте береза также занимает ведущие позиции: состав подроста березово-елового молодняка (20 лет) – 8Б2Е едСедОс, осиново-березового (48 лет) – 5Е4Б1 Осед.Пх. Установлено, что за 10-летний период участие ели в подросте увеличилось. Показатель соотношения количества благонадежного подроста к его общему количеству в березово-еловом молодняке для подроста ели увеличился с 88 до 93 %, для березы, сосны и пихты практически не изменился, в осиново-березовом насаждении: для подроста осины и пихты снизился, ели – практически не изменился, а для березы увеличился с 52 до 63 %. В березово-еловом молодняке возобновление ели под пологом древостоя происходит более интенсивно, чем в осиново-березовом насаждении. Выявлено, что в подлеске, представленном в основном ивой и рябиной, происходит снижение количества древесных растений почти вдвое, особенно для ивы. Наблюдается изменение состояния и соотношения видов подлесочных пород, связанное со значительным их отпадом по мере роста деревьев лесообразующих пород и конкуренцией между ними. Оценка динамики древостоя и подроста исследуемых насаждений за 10-летний период показала, что лесовосстановление происходит вполне удовлетворительно. В результате проведенных исследований было установлено, что состав древостоя и подроста, а также характер лесовозобновления изученных насаждений отражают возможность восстановления исходных еловых биоценозов в долгосрочной перспективе.

© Петрозаводский государственный университет

**Рецензент:** Н. С. Иванова

**Получена:** 23 июля 2019 года **Подписана к печати:** 01 октября 2019 года

## Введение

Одной из важных экологических проблем за последние десятилетия является рубка и уничтожение лесов, которые приводят к обезлесиванию больших территорий, исчезновению уникальной флоры и фауны. Формирование лиственных и смешанных лиственно-хвойных насаждений как последствие рубки коренных таежных лесов на значительных площадях сплошных вырубок в течение XX в. стало характерной особенностью северных лесов (Мелехов, 1954; Побединский, 1973). Наиболее значительные лесозаготовки с использованием сплошных рубок в Республике Коми (РК) приходились на 1970–1990-е гг., что привело к трансформациям таежных экосистем (иногда необратимым) в специфические комплексы антропогенных фитоценозов, вызванных сменой хвойных пород лиственными (Ильчуков, 2003). В результате к настоящему времени из общего запаса насаждений в РК на долю березовых приходится 13.5 %, осиновых – 3.5 %, при этом регулярно появляются новые площади, на которых формируются лиственные насаждения послерубочного происхождения (Государственный доклад..., 2015). Согласно новым «Правилам лесовосстановления», Республика Коми отнесена к Двинско-Вычегодскому таежному лесному району, для которого введен ряд особенностей при проведении лесовосстановления. В частности, целевые породы определяются исходя из потребностей лесоперерабатывающих производств (Приказ…, 2016). Сейчас при проведении рубок рекомендуется переход к лесопользованию с сохранением лесной среды и мозаичности лесных ландшафтов на основе несплошных и мелкоконтурных сплошных рубок (Ильина, Родионов, 2016). В Республике Коми уже есть примеры такого лесопользования – модельный лес «Прилузье» (Паутов, 2013). Положительное влияние смешанных лиственно-хвойных насаждений на коммерческие показатели древесины при различных стратегиях менеджмента показаны для Швеции, при этом основным условием должно быть определенное соотношение лиственных и хвойных пород (Fahlvik, 2015).

Лесовосстановительные процессы протекают в разнообразных направлениях и зависят от сочетания лесорастительных условий, основными из которых являются рельеф местности, почвенные и гидрологические особенности. Кроме природных условий на процесс послерубочного восстановления влияют факторы антропогенного характера, такие как технология рубок и проводимые мероприятия (Мелехов, 1954; Побединский, 1973; Паутов, Ильчуков, 2001). Актуальность проблемы обусловлена тем, что сукцессионные процессы при естественном восстановлении леса на вырубках приводят к изменению структуры и видового состава формирующихся фитоценозов в течение длительного времени (Мелехов, 1954; Войнов, 1976). Цель исследования состояла в выявлении особенностей роста, структуры и количественных оценок древостоя, подроста и подлеска в лиственных и смешанных лиственно-хвойных насаждениях послерубочного происхождения за 10-летний период.

## Материалы

Исследования лиственных и лиственно-хвойных насаждений проводились в Княжпогостском районе Республики Коми, в окрестностях д. Кылтово (62°19' с. ш., 50°55' в. д.) на территории Кылтовского участкового лесничества ГУ РК «Железнодорожное лесничество» (кв. 50, 51) в 2005–2015 гг. Ежегодно на территории Железнодорожного лесничества размер естественного лесовосстановления составляет 74.1 % от общего количества земель, нуждающихся в лесовосстановительных мероприятиях, искусственного лесовосстановления — 3.9 %, комбинированного — 22 %. Естественное лесовозобновление на территории лесничества в большинстве случаев приводит к формированию лиственных насаждений (Лесохозяйственный регламент…, 2008). Исследования на территории лесничества проводились в послерубочных лиственных насаждениях: березово-еловом молодняке и средневозрастном осиново-березовом насаждении, сформировавшихся на месте рубок 1970–1990-х гг. Выбор этих объектов был обусловлен особенностями возобновления ели в древостоях исследуемых насаждений. Как известно, при послерубочном восстановлении ель выходит в первый ярус березово-елового насаждения к 40–70 годам (Чупров, 1989), осиново-елового – значительно позже – к 90–100 годам (Войнов, 1976).

До рубки на месте березово-елового молодняка и средневозрастного осиново-березового насаждения произрастали: ельник чернично-долгомошный и ельник черничный с составом древостоя 8Е2Б, подроста – 10Е, возраст 150–190 лет (по данным Кылтовского участкового лесничества ГУ РК

«Железнодорожное лесничество»). Почвы – торфянисто-подзолисто-глееватые.

Древесный ярус березово-елового молодняка сложный и представлен доминирующими *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Picea obovata* Ledeb., а также единичными экземплярами – *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L., *Abies sibirica* Ledeb. (рис. 1).

Рис. 1. Березово-еловый молодняк в 10- и 20-летнем возрасте
Fig. 1. 10- and 20-years-old birch-spruce young grown forest

Древостой осиново-березового насаждения состоит из *Populus tremula*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Picea obovata*, единично *Abies sibirica* (рис. 2). Подлесок обоих насаждений – из *Salix caprea L.*, *Sorbus aucuparia L.*, а также единичных экземпляров *Rosa acicularis* Lindl. (до 0.5 м) и *Lonicera pallasii L*. (0.6–1 м).

## Методы

На территории Кылтовского лесничества (кв. 50, 51) заложено 6 постоянных круговых пробных площадей размером 300 м$^2$ каждая (по 3 в каждом типе леса). На них проведено определение численности, видового состава и качества древостоя, подроста и подлеска (Анучин, 1982). Каждое насаждение описывалось полным набором таксационных показателей по методике, принятой в лесоустройстве (ОСТ, 1983).

## Результаты

Фактическое состояние исследуемых лиственных и лиственно-хвойных насаждений, которое фиксируется с помощью таксационных показателей на определенном этапе их развития, позволяет судить о ходе лесовосстановительной сукцессии. По данным перечета, проведенного в березово-еловом молодняке в 2005 г., состав древостоя (расчет по запасу) – 8Б2Еед.Сед.Ос, в 2015 г. – 7Б3Е+Сед.Ос, в осиново-березовом – 5Ос4Б1Еед.Пх и 6Ос3Б1Еед.Пх соответственно. Участие березы и осины в исследуемых древостоях по количеству деревьев достаточно высокое и может достигать 92 % (рис. 3, 4). При этом большую долю среди лиственных пород в составе исследуемых древостоев имеет береза – до 74 %.

Рис. 2. Осиново-березовое насаждение в 38- и 48-летнем возрасте
Fig. 2. 38- and 48-years-old aspen-birch plantation

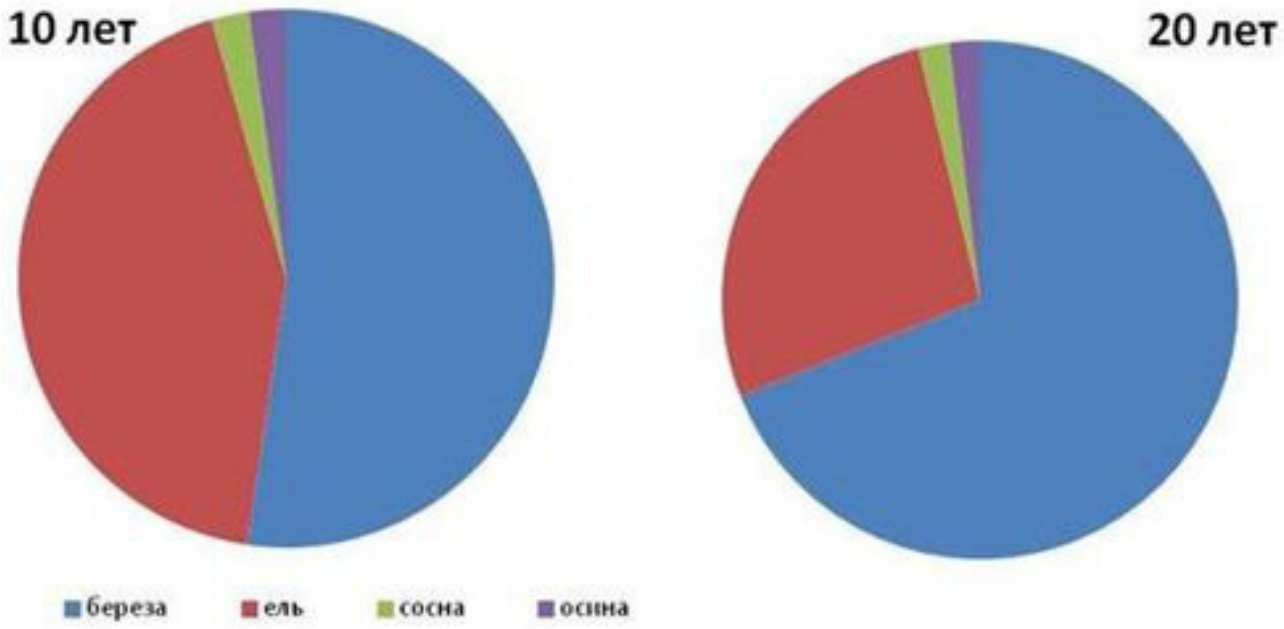



Рис. 3. Доля участия древесных пород в березово-еловом молодняке в 10- и 20-летнем возрасте, % от общего количества деревьев в древостое

Fig. 3. The percentage of tree species in birch-spruce young growth at the age of 10 and 20 years, % of the total number of trees in the forest stand

За 10-летний период в древостое березово-елового молодняка увеличилось количество деревьев всех пород, следует отметить рост количества деревьев ели почти в 1.5 раза, березы – в 2.5 раза. Однако, согласно рис. 3, в процентном соотношении количество ели снижается, а березы – незначительно увеличивается. Доля участия сосны и осины в древостое молодняка незначительна (≤ 3 %).

В осиново-березовом насаждении за 10-летний период количество деревьев в древостое уменьшается, за исключением ели, которой становится в 2.5 раза больше. Участие пихты в древостое незначительно (≤ 1 %) (м. рис. 4).

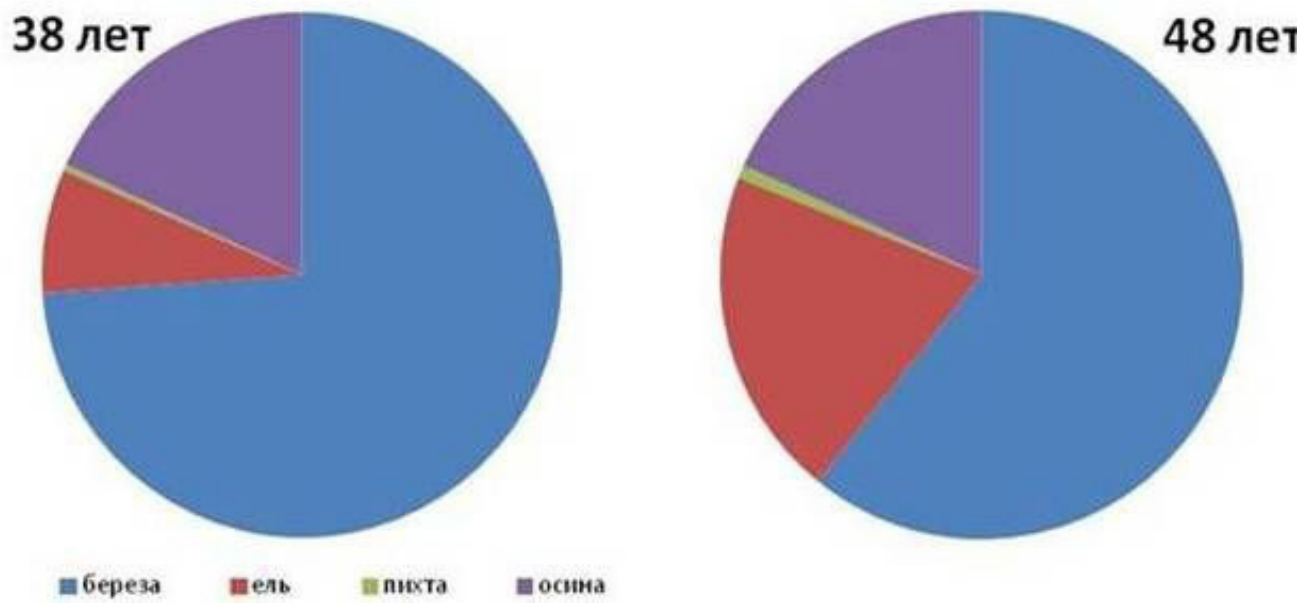



Рис. 4. Доля участия древесных пород в осиново-березовом насаждении в 38- и 48-летнем возрасте, % от общего количества деревьев в древостое

Fig. 4. The percentage of tree species in aspen-birch stands at the age of 38 and 48 years, % of the total number of trees in the forest stand

В подросте березово-елового молодняка участие лиственных пород достаточно существенное – до 85 % от общего количества благонадежного подроста. Подрост ели средней густоты, представлен в основном мелким и средним подростом (рис. 5), при этом в 10-летнем возрасте – мелким, а в 20-летнем – в основном средним по категории подростом. Количество благонадежного подроста ели составило 1.8 тыс. экз./га в 10-летнем возрасте и 3.2 тыс. экз./га в 20-летнем. Благонадежный подрост березы в молодняке в возрасте 10 лет составлял 11.7 тыс. экз./га, в 20-летнем – 10.9 тыс. экз./га. В условиях Финляндии в 50-летних смешанных березняках количество подроста ели достигает 2.6 тыс. экз./га (Hiemistö et al., 2012).

Количество березы в подросте молодняка за 10-летний период уменьшилось почти на 1 тыс. экз./га, что во многом было обусловлено переходом крупного подроста березы в состав древостоя. Доля участия в изучаемом молодняке подроста осины, сосны и пихты не превышает 1 % каждой из пород. Согласно количественному учету, в 20-летнем возрасте состав подроста в молодняке (по количеству деревьев) следующий: 8Б2Е едСедОс. В целом, оценивая состояние естественного лесовосстановления в березово-еловом молодняке, можно отметить, что, согласно «Правилам лесовосстановления» (Приказ…, 2016), оно протекает вполне успешно. Однако участие ели в подросте исследуемого молодняка в 3–4 раза меньше по сравнению с березой.

Оценка динамики количества подроста за 10-летний период в осиново-березовом насаждении показала, что лесовосстановление происходит вполне удовлетворительно. Количество благонадежного подроста в 38-летнем возрасте составило 10.5 тыс. экз./га, в том числе 4.5 тыс. экз./га – ели и 5.8 тыс. экз./га – березы. В осиново-березовом насаждении доля подроста осины и пихты небольшая – менее 1–2 % от общего количества благонадежного подроста. При этом

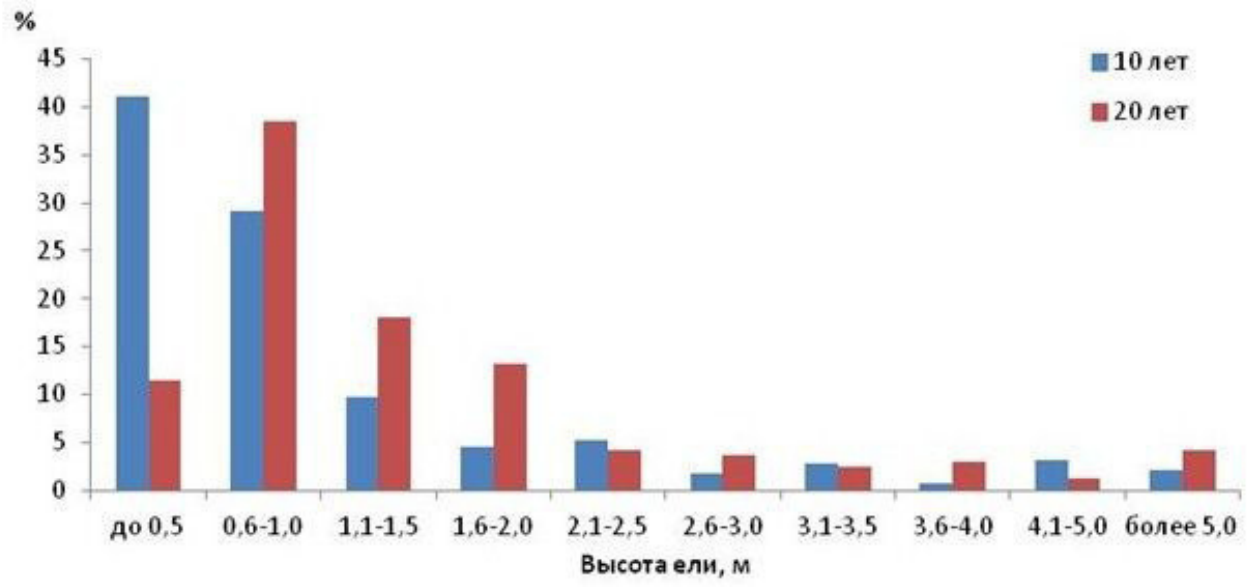



Рис. 5. Распределение елового подроста по группам высот в березово-еловом молодняке в 10- и 20-летнем возрасте, %

Fig. 5. The grouping of heights of spruce undergrowth in birch-spruce young forest at the age of 10 and 20 years, %

в течение 10-летнего периода преобладает мелкий и средний по категории благонадежный подрост ели и крупный подрост березы (см. рис. 6). В целом число жизнеспособного подроста за 10 лет уменьшилось на 2 тыс. экз./га, при этом количество благонадежного подроста ели и березы снижается в 2 и 4 раза соответственно. Существенно изменяется соотношение жизнеспособного подроста ели к березе. В 38-летнем возрасте доминирующее положение занимает жизнеспособный подрост березы, через 10 лет его место занимает ель. В итоге к 48-летнему возрасту состав подроста по количеству деревьев – 5Е4Б1ОседПх.

Общее количество подлеска, представленного в основном ивой и рябиной, в 2005 г. в березово-еловом молодняке достигало 14, в 2015 г. – 8 тыс. шт./га. Следует отметить, что количество экземпляров рябины уменьшилось незначительно, а ивы – в 2 раза, при этом увеличилось соотношение здоровых деревьев. В осиново-березовом насаждении общее количество деревьев в подлеске в 2005 г. составляло 6, в 2015 г. – 3 тыс. шт./га. В подлеске 10-летнего березово-елового молодняка количество ивы в 2 раза выше, чем рябины, в 20-летнем возрасте – примерно одинаково, в осиново-березовом насаждении за 10 лет, напротив, количество рябины снизилось вдвое, а ивы, представленной небольшим количеством экземпляров, практически не изменилось. В целом для подлеска исследуемых насаждений характерно увеличение в процентном соотношении количества здоровых деревьев за счет естественного отпада сухих и усыхающих особей.

## Обсуждение

Изменения в составе древостоя за 10-летний период в исследуемых насаждениях привели к увеличению количества деревьев березы и ели, снижению осины (см. рис. 3, 4). Следует отметить, что, несмотря на повышение запасов осины в осиново-березовом насаждении за 10-летний период, количество деревьев к 48-летнему возрасту снизилось с 524 до 489 экз./га. Как было показано ранее, к 30–45 годам осина достигает максимального роста и фитомассы, к 50 годам ее масса относительно стабилизируется, а после 50 лет она начинает «выпадать» из древостоя, что приводит к снижению ее массы (Тарасов и др., 2018). Эта тенденция наблюдалась и в настоящих исследованиях. Увеличение количества экземпляров березы и ели обусловлено переходом крупного подроста в состав древостоя.

Доля березы в подросте березово-елового молодняка за исследуемый период изменилась с 54 до 37 %, в осиново-березовом – с 77 до 85 % от общего количества благонадежного подроста. Подрост березы за весь исследуемый период был достаточно густой, достигая 12 тыс. экз./га. Подрост березы за 10 лет значительно изменился как в количественном, так и в качественном отношении: увеличилось количество сухих и усыхающих

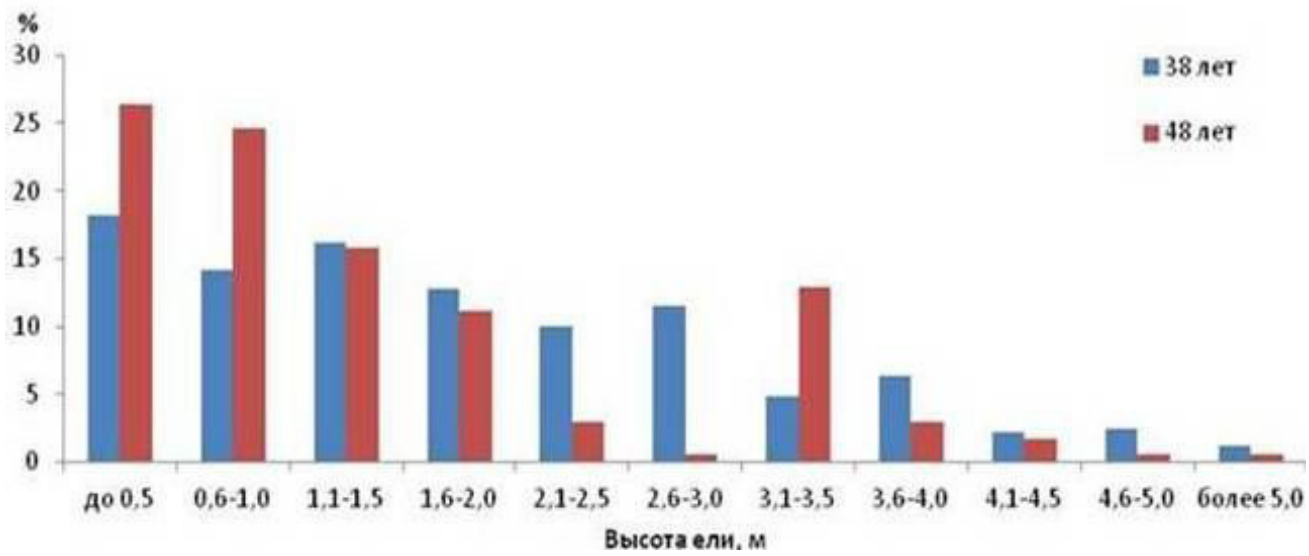



Рис. 6. Распределение елового подроста по группам высот в осиново-березовом насаждении в 38- и 48-летнем возрасте, %

Fig. 6. The grouping of height of spruce undergrowth in aspen-birch stands at the age of 38 and 48 years, %

экземпляров, произошло естественное изреживание, связанное с гибелью растений, крупный подрост перешел в состав древостоя. Состояние березового подроста во многом отражает этапы развития исследуемых производных насаждений.

Несмотря на значительный запас осины в древостое осиново-березового насаждения, участие подроста осины в насаждениях незначительно (1–2 % от общего количества благонадежного подроста), на 1 га насчитывается не более 100 экземпляров, и по состоянию на 2015 г. она представлена в основном усыхающими экземплярами высотой менее 1 м. Это обусловлено светолюбивостью осины и препятствием увеличивающегося затенения от подроста ели и мохового покрова для развития ее побегов. Это позволяет сделать вывод о том, что, несмотря на доминирующее положение осины в древостое данного насаждения, в перспективе ее участие будет постепенно снижаться. Подрост сосны отмечается только в березово-еловом молодняке в незначительных количествах. Его присутствие под пологом молодняка объясняется налетом семян из расположенных на близком расстоянии плодоносящих деревьев сосны. Единичные экземпляры сосны в основном расположены в окнах, где условия для ее выживания наиболее благоприятны.

Изменение состава и качества подроста за 10-летний период позволяет оценить показатель соотношения количества благонадежного подроста к его общему количеству в насаждении. В березово-еловом молодняке это соотношение для подроста ели увеличилось с 88 до 93 %, для березы, сосны и пихты оно практически не изменилось. В осиново-березовом насаждении данное соотношение для подроста осины и пихты снижается, ели – практически не меняется, а для березы увеличивается с 52 до 63 %. Можно предположить, что в березово-еловом молодняке возобновление ели под пологом древостоя происходит более интенсивно, чем в осиново-березовом насаждении. В целом общее количество подроста в исследуемых насаждениях за 10-летний период уменьшилось. Частично это связано с переходом крупного подроста в состав древостоя и естественным изреживанием. Как известно, в 20–40 лет у березы идет интенсивный рост в высоту, а к 30–60 годам – максимальный прирост по диаметру (Чупров, 1989). Другой немаловажной причиной является завершение фазы смыкания крон в 10–15-летнем возрасте в березово-еловом молодняке, что приводит к увеличению конкуренции подроста ели и березы между собой (Ильчуков, 2003).

Снижение количества подлеска в исследуемых насаждениях связано со значительным отпадом подлесочных пород, представленных в основном ивой и рябиной, по мере роста древостоя. Различие между исследуемыми фитоценозами в количестве ивы на 1 га обусловлено ее видовым составом и стадией сукцессионного развития. В молодняке ива представлена тремя видами *Salix caprea, S. pentandra* и *S. philicifolia*, ко-

торые занимают разные ниши в древесной растительности. По мере формирования древостоя *Salix caprea*, имеющая древовидную форму, не выдерживая конкуренцию с древостоем из-за светолюбивости, постепенно отпадает, а *S. pentandra* и *S. philicifolia* более устойчивы и произрастают под пологом формирующегося древостоя в виде биогрупп, состоящих из нескольких стволов. В осиново-березовом насаждении часть ивы отпала на более ранних стадиях сукцессии за счет элиминации стволов. Поэтому на момент проведения исследований ива представлена одним видом – *Salix caprea*, которая находится в конкуренции с осиной, что приводит к ухудшению ее состояния. Уменьшение количества экземпляров рябины обусловлено рядом ее биологических особенностей: она хорошо размножается корневыми отпрысками, и первые 3–5 лет после рубки происходит увеличение ее численности, которое к 10 годам достигает максимума, но через 10–12 лет после рубки она вытесняется более долговечными и быстрорастущими лиственными породами – березой и осиной (Ковалев, 2012).

## Заключение

Рассмотрены особенности изменения структуры и количественных показателей древостоя, подроста и подлеска в процессе естественного лесовосстановления за 10-летний период в среднетаежных лиственных и лиственно-хвойных насаждениях Княжпогостского района Республики Коми. Исследованы разновозрастные лиственные и лиственно-хвойные насаждения, сформировавшиеся на месте рубки ельников черничного типа. Установлено, что естественное лесовосстановление ели под пологом лиственных пород вполне удовлетворительно. Отмечено более интенсивное возобновление ели в березово-еловом молодняке по сравнению с осиново-березовым насаждением. Выявлено, что доминирующая роль в подросте лиственных пород исследуемых насаждений принадлежит березе. За 10-летний период доля участия ели в составе древостоя и жизнеспособного подроста в насаждениях возросла. В целом, оценивая состояние естественного лесовосстановления березово-елового молодняка и осиново-березового насаждения, можно отметить, что оно протекает вполне успешно. Проведенные исследования показали, что состав древостоя и подроста, а также характер возобновления изученных насаждений отражают возможность восстановления исходных еловых биоценозов в долгосрочной перспективе.

## Библиография

Анучин Н. П. Лесная таксация . М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.

Войнов Г. С. Формирование и рост осиновых и осиново-еловых насаждений в средней подзоне европейской тайги и основы ведения в них хозяйства: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук . М., 1976. 24 с.

Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2015 году» / Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды РК ГБУ РК «ТФИ РК». Сыктывкар, 2015. URL: http://mpr.rkomi.ru/left/gosdoklad (дата обращения 11.02.2019).

Ильина О. В., Родионов А. В. Выборочные рубки на Северо-Западе России: состояние, возможности и препятствия для использования // Принципы экологии. 2016. № 1. С. 4–23.

Ильчуков С. В. Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках (подзона средней тайги Республики Коми) . Екатеринбург, 2003. 120 с.

Ковалев Н. В. Ресурсный потенциал и ценотическая роль рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) в лесных экосистемах Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . СПб., 2012. 20 с.

Лесохозяйственный регламент ГУ «Железнодорожное лесничество» Комитета лесов Республики Коми . 2008. URL: http://www.komles.rkomi.ru/page/17998 (дата обращения 11.02.2010).

Мелехов И. С. Изучение концентрированных рубок и возобновления леса в связи с ними в таежной зоне // Концентрированные рубки в лесах Севера: Сб. ст. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 5–47.

ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки . М.: ЦБНТИ гослесхоза СССР, 1983. 60 с.

Паутов Ю. А., Ильчуков С. В. Пространственная структура производных насаждений на сплошных концентрированных вырубках в Республике Коми // Лесоведение. 2001. № 2. С. 27–32.

Паутов Ю. А. Демонстрационный маршрут «Лес и человек: история взаимоотношений ("Читаево")» . Сыктывкар, 2013. 29 с.

Побединский А. В. Рубки и возобновление леса в таежных лесах СССР . М.: Лесн. пром-сть, 1973. 200 с.

Приказ Минприроды России от 29.06.2016 г. № 375 об утверждении Правил лесовосстановления

. URL: http://ru/doc/prikaz-minprirody-rossii-ot-29-62016-n-375-ob-utverzhdenii/ (дата обращения 11.02.2019).

Тарасов С. И., Пристова Т. А., Бобкова К. С. Динамика фитомассы древостоя лиственно-хвойного фитоценоза средней тайги Республики Коми // Сибирский лесной журнал. 2018. № 1. С. 50–58.

Чупров Н. П. Закономерности строения, роста чистых и смешанных березняков Европейского Севера и повышение их продуктивности: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук . Л., 1989. 35 с.

Hiemistö P., Korpunen H., Lauren A., Salomäki M., Uusitalo J. Impact and productivity of harvesting while retaining young understory spruces in final cutting of downy birch // Silva fennica. 2012. Vol. 46 (1). P. 81–97.

Fahlvik N., Ekö P. M., Petersson N. Effects of precommercial thinning strategies on stand structure and growth in a mixed even-aged stand of Scots pine, Norway spruce and birch in southern Sweden // Silva Fennica. 2015. Vol. 49. № 3. P. 1–17.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке темы госзадания Института биологии Коми научного центра УрО РАН (№ АААА-А 17-117122090014-8) «Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России».

Выражаю искреннюю благодарность К. С. Бобковой и А. В. Манову за помощь в проведении исследований и обработке материалов.

# DYNAMICS OF TREE VEGETATION IN DECIDUOUS FOREST AFTER HARVESTING (MIDDLE TAIGA SUBZONE, REPUBLIC OF KOMI)

**PRISTOVA Tatyana Alexandrovna**

*Ph.D., Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (IB Komi SC UB RAS), pristova@ib.komisc.ru*

**Key words:**
middle taiga
natural reforestation
deciduous forest
young growth.

**Summary:** We studied the dynamics of the number, composition and structure of stands, young growth and undergrowth in deciduous and deciduous-coniferous forest appeared after harvesting in the middle taiga for 10 years. It was established that during the study period the composition of the forest stand determined by the stock of wood in the birch-spruce young forest changed. In 2005 it consisted of 80 % birch, 20 % spruce and few pines and aspens, in 2015 it consisted of 70 % birch, 30 % spruce and few pines and aspens. For the same period the aspen-birch young forest composition changed from 50 % aspen, 40 % birch, 10 % spruce and few firs to 60 % aspen, 30 % birch, 10 % spruce and few firs. By the number of trees, in the studied stands deciduous species prevail (up to 92 %), with a large share of birch. In the young growth the birch dominates: the young growth of birch-spruce forest (20 years old) is composed of 80 % birch, 20 % spruce and few pines and aspens, that of the aspen-birch forest (48 years old) consist of 50 % spruce, 40 % birch, 10 % aspen and few firs. It was established that for the 10-year period the share of spruce in young growth increased. The ratio of the number of reliable young growth to its total number in the birch-spruce forest for spruce increased from 88 to 93 %, for birch, pine and fir did not change; in the aspen-birch stands – for aspen and fir young growth it decreased, for spruce it did not changed much, for birch it increased from 52 to 63 %. In the birch-spruce young growth the renewal of spruce under the canopy is more intense than in the aspen-birch forest. It was revealed that in the undergrowth represented mainly by willow and rowan there was a decrease in the number of woody plants by almost half, especially for willow. It was observed that the state and ratio of species of the undergrowth changed due to a significant drop in their growth as the trees of forest-forming species and competition between them. The assessment of the dynamics of forest stand and undergrowth of the studied plantations over a 10-year period showed that reforestation was quite satisfactory. The studies showed that the composition of the stand and young growth, as well as the nature of reforestation of the studied forest reflect the possibility of restoring the original spruce biocenosis in the long term.

**Reviewer**: N. S. Ivanova

**Received on:** 23 Jule 2019 **Published on:** 01 October 2019

## References

Anuchin N. P. Forest taxation. M.: Lesn. prom-st', 1982. 552 p.

Chuprov N. P. Patterns of structure, growth of clean and mixed birch forests of the European North and increase their productivity. L., 1989. 35 p.

Fahlvik N., Ekö P. M., Petersson N. Effects of precommercial thinning strategies on stand structure and growth in a mixed even-aged stand of Scots pine, Norway spruce and birch in southern Sweden, Silva Fennica. 2015. Vol. 49. No. 3. P. 1–17.

Forestry regulations of the State Institution «Railway Forestry» of the Forest Committee of the Komi Republic. 2008. URL: http://www.komles.rkomi.ru/page/17998 (data obrascheniya 11.02.2010).

Hiemistö P., Korpunen H., Lauren A., Salomäki M., Uusitalo J. Impact and productivity of harvesting while retaining young understory spruces in final cutting of downy birch, Silva fennica. 2012. Vol. 46 (1). P. 81–97.

Il'chukov S. V. Dynamics of forest cover structure in clear-cuttings ( middle taiga subzone of the Komi

Republic). Ekaterinburg, 2003. 120 p.
Il'ina O. V. Rodionov A. V. Selective logging in the North-West of Russia: state, opportunities and barriers to use, Principy ekologii. 2016. No. 1. P. 4–23.
Kovalev N. V. Resource potential and cenotic role of common mountain ash (Sorbus aucuparia L.) in forest ecosystems of Leningrad region: Abstract. SPb., 2012. 20 p.
Melehov I. S. The study of concentrated logging and reforestation in connection with them in the taiga zone, Koncentrirovannye rubki v lesah Severa: Sb. st. M.: Izd-vo AN SSSR, 1954. P. 5–47.
OST 56-69-83. Trial areas are forest inventory. Bookmark Method. M.: CBNTI gosleshoza SSSR, 1983. 60 p.
Order of the Ministry of Natural Resources of Russia dated June 29, 2016 No. 375 on the approval of the Forest Reforestation Rules. URL: http://ru/doc/prikaz-minprirody-rossii-ot-29-62016-n-375-ob-utverzhdenii/ (data obrascheniya 11.02.2019).
Pautov Yu. A. Il'chukov S. V. Spatial structure of derivative stands on continuous concentrated clearcuts in the Komi Republic, Lesovedenie. 2001. No. 2. P. 27–32.
Pautov Yu. A. Demonstration route «Forest and man: the history of relationship («Chitaevo»)». Syktyvkar, 2013. 29 p.
Pobedinskiy A. V. Felling and reforestation in the taiga forests of the USSR. M.: Lesn. prom-st', 1973. 200 p.
State report «On the state of the environment of the Komi Republic in 2015», Ministerstvo prirodnyh resursov i ohrany okruzhayuschey sredy RK GBU RK «TFI RK». Syktyvkar, 2015. URL: http://mpr.rkomi.ru/left/gosdoklad (data obrascheniya 11.02.2019).
Tarasov S. I. Pristova T. A. Bobkova K. S. Dynamics of phytomass of the stand of deciduous-coniferous phytocenosis of the middle taiga of the Komi Republic, Sibirskiy lesnoy zhurnal. 2018. No. 1. P. 50–58.
Voynov G. S. Formation and growth of aspen and aspen-spruce stands in the middle subzone of the European taiga and the basics of farming in them. M., 1976. 24 p.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.42, 574.472, 574.474

# РАЗНООБРАЗИЕ РЕГИОНАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЕВРОПЫ НА РУБЕЖЕ ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА

**ПУЗАЧЕНКО Андрей Юрьевич** *д. б. н., Институт географии Российской академии наук, puzak@igras.ru*

**Ключевые слова:**
биологическое разнообразие
плейстоцен
голоцен
видовое богатство
энтропия
индекс доминирования
избыточность
индекс оборота видов
ранговые распределения
млекопитающие

**Аннотация:** Анализ данных палеонтологической летописи, содержащих важную информацию об эволюции биологического разнообразия на рубеже плейстоцена и голоцена, имеет большое значение для понимания исторических закономерностей формирования современных наземных экосистем и прогноза их изменений в будущем. В статье рассматриваются общие закономерности эволюции параметров биологического разнообразия 11 региональных комплексов млекопитающих Европы в период их качественной перестройки в интервале от 50 до ~ 5 тыс. лет (изотопные стадии MIS 3–MIS 1). По результатам моделирования эволюции структуры комплексов для каждого из них определены временные параметры переходных периодов в интервале 18–6.6 тыс. лет назад, продолжительность которых варьировала от ~1 до 5.6 тыс. лет. Выделены и описаны три варианта перестройки комплексов. Для изучения эволюции биологического разнообразия исходного (плейстоцен), переходного и конечного (средний голоцен) состояний комплексов определяли следующие параметры: видовое богатство, энтропию, индекс доминирования, избыточность или меру организации, индекс “оборота видов”. Кроме этого исследовали применимость разных моделей ранговых распределений для описания эмпирических данных и соответствие разных моделей разным эволюционным состояниям фаунистических комплексов. Показано, что основное содержание эволюции большинства комплексов выражалось в снижении видового богатства/разнообразия и упрощении их внутренней структуры, включая, вероятно, и снижение функциональной избыточности. Устойчивость большинства европейских фаунистических комплексов в позднем плейстоцене обеспечивалась за счет высокого видового богатства, относительной стабильности экологических ниш (специализации), обеспечивающих при широком взаимном перекрывании последних высокую экологическую функциональную избыточность. На основе результатов этого исследования мы предположили, что потеря биологического разнообразия и упрощение функциональных отношений в системе “организм – ресурсы среды” в голоцене привели к снижению устойчивости большинства региональных комплексов к воздействию внешних факторов, но увеличили их способность к самовосстановлению.

© Петрозаводский государственный университет

**Подписана к печати:** 07 октября 2019 года

## Введение

Палеонтологическая летопись предоставляет обширную информацию о прошлом разнообразии млекопитающих и видовом богатстве. Эти данные имеют особое значение для понимания исторических закономерностей формирования наземных экосистем в позднем плейстоцене – среднем голоцене (MIS 3 – MIS 1: ≈ 50–5 тыс. лет назад) в период резких изменений глобального климата Земли, но еще без экстенсивного воздействия хозяйственной деятельности человека. Эта информация лежит в основе гипотез о воздействии на биоту аналогичных климатических изменений в будущем.

История европейской фауны млекопитающих в позднем плейстоцене – голоцене Европы достаточно полно документирована на основе анализа сотен и тысяч местонахождений (Смирнов и др., 1990; Маркова и др., 2008; Данукалова и др., 2018; Bachura, Kosintsev, 2007; Ponomarev et al., 2012; Puzachenko, Markova, 2014; Álvarez-Lao and Méndez, 2016; Pavelková Řičánková et al., 2015; Crees et al., 2016; Dinnis et al., 2016; Royer et al., 2016; Fernández-García et al., 2016; Kosintsev et al., 2016; Discamps and Royer, 2017 и мн. др.).

Одним из ключевых климатических событий рассматриваемого временного интервала был переход от последнего оледенением позднего плейстоцена к межледниковью голоцена. Формальная стратиграфическая граница между плейстоценом и голоценом принимается по (Walker et al., 2009) и находится в районе 11700 тыс. лет с максимальной шибкой 99 лет. Однако и до и после этой условной границы фауна претерпевала разнообразные трансформации.

Наши исследования состава региональных фаун крупных и среднеразмерных млекопитающих Восточной Европы (Puzachenko, Markova, 2014, 2016) показали, что изменения видового состава в конце позднего плейстоцена были нелинейными и необратимыми. Переход между комплексами крупных млекопитающих плейстоцена и голоцена был очень резким, практически скачкообразным. Последующие исследования, включающие всю фауну млекопитающих Европы, датируемую интервалом ≈ 50–5 тыс. лет назад, выявили гораздо более сложную и неоднозначную реакцию комплексов млекопитающих на изменения глобального климата, в том числе на уровне отдельных регионов (Маркова, Пузаченко, 2017; Puzachenko, Markova, 2019).

Удивительный феномен «дисгармоничных»/«безаналоговых» географических ассоциаций видов млекопитающих (Semken, 1988; Semken et al., 2010) позднего плейстоцена не только на территории Европы заключался в сочетании высокого видового разнообразия млекопитающих с высокой устойчивостью всего комплекса на фоне очень сурового климата валдайского (= вислинского, вюрмского) оледенения. Кроме низких температур и аридности, климат последнего оледенения характеризовался высокой вариабельностью климатической обстановки, не характерной для климата современного межледниковья (Svendsen et al., 2004). «Дисгармоничность» фаун оценивается относительно современных фаунистических комплексов. Многие виды, входившие в состав евразийских фаунистических комплексов «мамонтовой степи» в плейстоцене, в голоцене имеют сильно различающиеся экологические ниши, занимают аллопатрические ареалы, не встречаются в составе одних и тех же сообществ. Характерной чертой плейстоценовых комплексов было присутствие в них крупных травоядных и хищных млекопитающих («мегафауна»). Этот важнейший экосистемный компонент практически полностью исчез в конце плейстоцена, а немногие растительноядные представители мегафауны, пережившие границу плейстоцена и голоцена (мамонт, зубр, бизон, первобытный бык, гигантский олень), не смогли пережить экстремально теплый период климатического оптимума среднего голоцена или были истреблены человеком уже в средние века. Трансформация евразийских экосистем, и в том числе формирование сплошной лесной зоны в последние 10 тыс. лет, обусловили эволюцию современных зональных межледниковых экосистем, которые в подавляющем большинстве случаев не обнаруживают аналогов в позднем плейстоцене. В наибольшей степени эти преобразования природной среды затронули территорию Европы.

Понимание механизмов саморазвития экосистем в прошлом путем выявления ограничений (правил) варьирования их важнейших параметров должно лежать в основе создания современных эффективных технологий управления (природопользования) и вероятностного прогноза эволюции экосистем в будущем (Пузаченко, 2017). В связи с этим особый интерес представляет период трансформации/перестройки позднеплейстоценовых экосистем, сопровождавшийся

не только хорошо известным вымиранием мегафауны, но в гораздо большей степени изменением ареалов видов, которые в настоящее время либо отсутствуют на территории Европы, либо их ареалы резко сократились или, наоборот, расширились в голоцене.

На основе обширного палеонтологического материала нами была реконструирована эволюция фаун млекопитающих 19 регионов Европы (Puzachenko, Markova, 2019).

Результаты этой работы послужили основой данного исследования. Материал позволяет дать довольно точную оценку временного интервала «перехода» между двумя глобальными состояниями региональных фаун на рубеже плейстоцена и голоцена. Кроме этого мы определили ряд ключевых параметров биологического разнообразия фаунистических комплексов до перехода, в период трансформации фаун и в первой половине голоцена.

Основная цель исследования состояла в поиске общих закономерностей (инвариантов), отражающих процесс эволюционных изменений параметров биологического разнообразия (видовое богатство, энтропия, индекс доминирования (Simpson, 1949), мера организации или избыточности (Shannon, 1948; Foerster, 1960)), широко используемых в экологических исследования современных экосистем. Кроме перечисленных выше, в работе применялись параметр *в* ранговых распределений и индекс «оборота видов» Вильсона и Шмида $в_t$ (Mourelle, Ezcurra, 1997), в качестве аналога индекса бета-разнообразия Уиттекера. При этом мы исходили из рабочей гипотезы о том, что «переход» фаунистических комплексов млекопитающих от их состояния в плейстоцене к состоянию в голоцене был неравновесным, необратимым процессом, сопровождавшимся потерей устойчивости сообществ млекопитающих.

## Материалы

Зоогеографическое зонирование Европы, принятое в этой работе (рис. 1), основано на анализе современных ареалов наземных млекопитающих, представленных в базе данных МСОП (Terrestrial Mammals. IUCN, 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version, 2016–1. http://www.iucnredlist.org/technical-documents/spatial-data). Принципы зонирования с использованием ГИС-технологий описаны в (Heikinheimo et al., 2007; Kreft, Jetz, 2010). Детализация методики нашего варианта зонирования приведена в работах (Puzachenko, Markova, 2016; Markova, Puzachenko, 2018). Основанием для использования современного зоогеографического зонирования для палеореконструкций послужили результаты исследований, обобщенных в (Маркова и др., 2008), где была показана относительная устойчивость положения основных зональных границ на территории Европы в конце позднего плейстоцена и в голоцене.

В данной работе представлены результаты изучения параметров разнообразия по 11 региональным комплексам млекопитающих (табл. 1). Информационная база исследования взята из палеонтологической библиографической базы данных PALEOFAUNA (Markova et al., 1995), которая была собрана и поддерживается авторами на протяжении последних 25 лет (регистрационный номер 2011620493, Институт географии РАН). В целом был проанализирован состав 2593 местонахождений млекопитающих, датированных в основном радиоуглеродным методом.

## Методы

Все радиоуглеродные ($^{14}C$) даты калибровались с использованием калибровочной кривой Intcal13 в программы OxCal 4.3 (Ramsey, Lee, 2013; Reimer et al., 2013). Используется неравномерная временная шкала, что обусловлено гиперболическим ростом «ошибки» (среднеквадратическое отклонение) дат в зависимости от возраста местонахождения (Royer et al., 2016; Puzachenko, Markova, 2019). В итоге для каждого региона все данные о встречаемости местонахождений млекопитающих были агрегированы по 30 временным интервалам с длиной последних от 620 лет (поздний голоцен) до 5.6 тыс. лет (~ < 50 тыс. лет). Практически мы использовали меньшее число интервалов, начиная со среднего голоцена, поскольку более поздние и соответственно короткие интервалы шкалы не были обеспечены репрезентативным палеонтологическим материалом.

Для каждого интервала временной шкалы определяли общее число видов и для каждого вида – частоту встречаемости местонахождений, в которых он был обнаружен. Распределение относительных «нормализовывалось», для чего использовали арксинусное преобразование (Sokal and Rohlf, 1995). Каждый интервал был охарактеризован набором частот местонахождений разных ви-

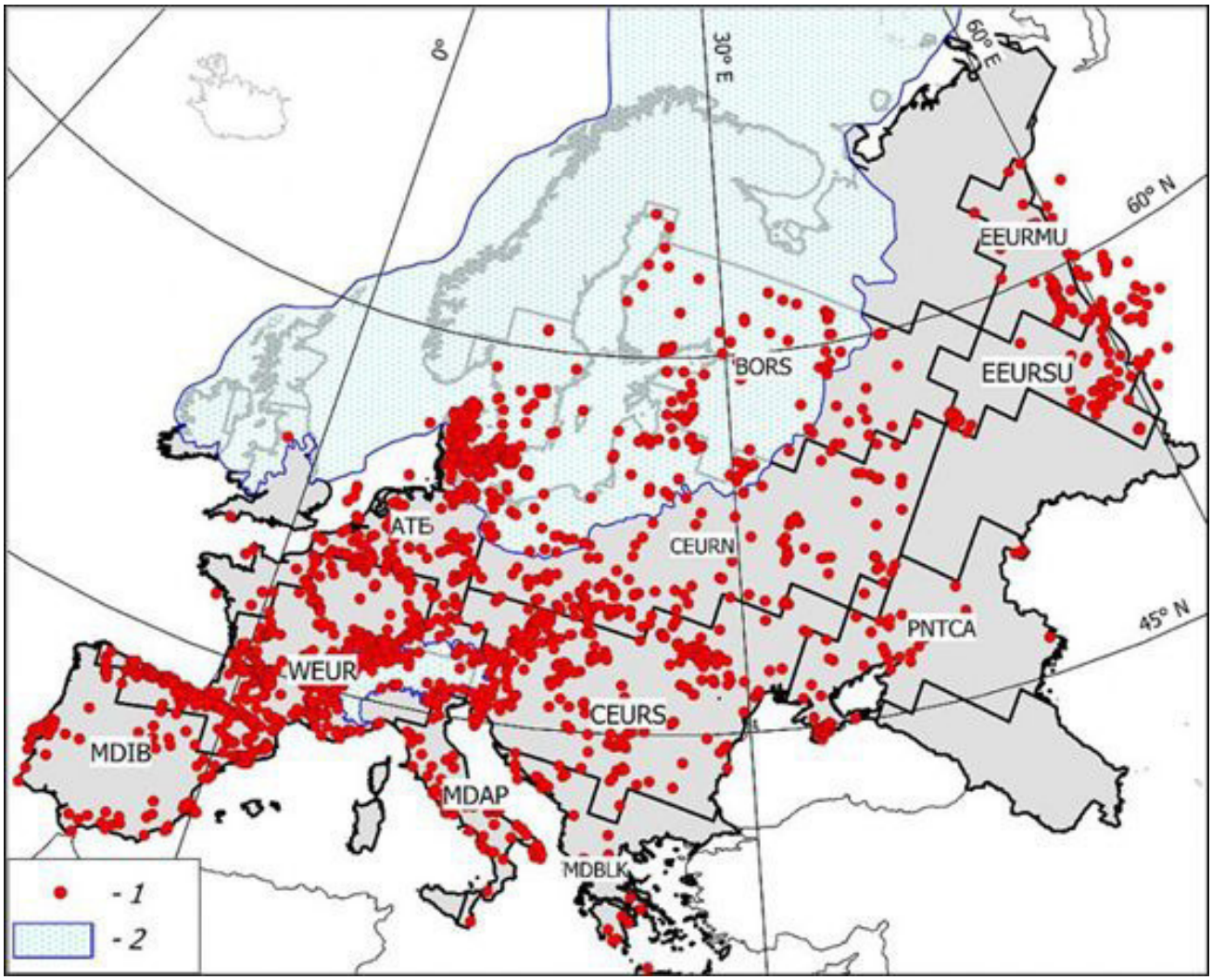



Рис. 1. Схема 11 регионов, упомянутых в статье, и местоположения палеонтологических местонахождений, датированных второй половиной позднего плейстоцена – средним голоценом. Расшифровка аббревиатур регионов см. в табл. 1. 1 – схема скандинавского ледникового щита в максимум валдайского оледенения (изотопная стадия MIS 2), 2 – местонахождения

Fig. 1. A diagram of the 11 regions mentioned in the paper and the paleontological locations dated the second half of the Late Pleistocene – the Middle Holocene. Explanation of the abbreviations of the regions, see table. 1. 1 – Scandinavian ice sheet at the maximum of the Valdai Glaciation (isotopic stage MIS 2), 2 – locations

дов («описательные переменные»). Отношения сходства/различия между интервалами задавились метрикой. В качестве метрики использовали индекс Брея – Куртиса (Bray, Curtis, 1957; Ricotta, Podani, 2017), который описывает отношения между всеми парами интервалов по соотношению встречаемости местонахождений с разными видами млекопитающих.

Таким образом, «система» как объект моделирования определяется как совокупность множества элементов (интервалы временной шкалы), их описательных переменных и метрики, задающую отношения между всеми элементами. Задача моделирования состоит в выделении упорядоченных отношений между элементами системы на фоне случайного шума. При этом исходные данные для модели содержатся в матрице значений индекса Брея – Куртиса. Далее эта матрица обрабатывалась методом неметрического многомерного шкалирования (Davison, 1983) с целью ординации временных интервалов в евклидовом пространстве небольшой размерности (подробнее см. в (Puzachenko, Markova, 2014, 2016)). По условию получения, координаты модели (обозначаются в работе BC1, BC2 и BC3) содержат основную информацию об упорядоченных (не стохастических) компонентах временной динамики структуры региональной фауны. Размерность моделей варьировала от 2 до 5. Координаты моделей являются инвариантами изменчивости встречаемости отдель-

Таблица 1. Названия и аббревиатура биорегионов, число местонахождений и общее число видов (NSP) в палеонтологической летописи

Table 1. Names of the biogeographic regions and their abbreviations, number of locations, and number of species in a paleontological record

| Биорегион | Аббревиатура | Число местонахождений | NSP |
|---|---|---|---|
| Атлантический восточный (Atlantic East) | ATE | 597 | 109 |
| Бореальный южный (Boreal South) | BORS | 208 | 41 |
| Центрально-Европейский северный (Central European North) | CEURN | 385 | 119 |
| Центрально-Европейский южный (Central European South) | CEURS | 795 | 134 |
| Восточно-Европейский среднеуральский (East European Middle Ural) | EEURMU | 134 | 75 |
| Восточно-Европейский южноуральский (East European Southern Ural) | EEURSU | 137 | 81 |
| Средиземноморский апеннинский (Mediterranean Apennine) | MDAP | 304 | 81 |
| Средиземноморский балканский (Mediterranean Balkan) | MDBLK | 109 | 75 |
| Средиземноморский пиренейский (Mediterranean Iberian) | MDIB | 381 | 92 |
| Черноморско-Каспийский (Ponto-Caspian) | PNTCA | 145 | 65 |
| Западноевропейский (West European) | WEUR | 2593 | 143 |

ных видов комплексов. Также они могут интерпретироваться и как параметры порядка «системы» в контексте синергетической модели.

Было показано (Puzachenko, Markova, 2019), что BC1 и/или BC2 коррелируют $\delta^{18}O$ (‰) (медианное значение показателя рассчитывалось для каждого временного интервала по ряду North Greenland Ice Core Project Oxygen Isotope Data, NGRIP (Andersen et al., 2004)) и видовым богатством.

Результаты моделирования используются нами здесь только для определения границ временного интервала, на котором происходила перестройка регионального фаунистического комплекса. Для этого строились графики между последовательными значениями координат модели (диаграмма Ламерея, но без аппроксимации данных полиномом). Так как по условию координаты BC1 и BC2 не коррелируют друг с другом, то интервал «перехода» для каждой из них может и не совпадать или может быть выражен только по одной из них. Другими словами, предполагается, что по одним свойствам системы границы перехода могут быть выражена, а по другим, не зависимым от них свойствам, может не наблюдаться никаких изменений (подробнее см., например (Пузаченко, 2017)).

Для характеристики биологического разнообразия трех предполагаемых состояний регионального фаунистического комплекса («плейстоцен», переход, «голоцен») применяли: видовое богатство (*NSP*) – число видов, зафиксированное в региональной палеонтологической летописи, индекс доминирования

$D = \sum_i (n_i/N)^2$, $0 < D < 1$,

где $n_i$ – число местонахождений с видом $i$, $N$ – общее число местонахождений,

энтропию Шеннона, $H = -\sum_i (n_i/N) \cdot \ln(n_i/N)$, меру организации или «избыточности» (redundancy), где *NSP* – число видов.

Для сравнения таксономического разнообразия разных состояний фаунистических комплексов использовали модификацию индекса «оборота видов» Вильсона – Шмида (Mourelle, Ezcurra, 1997):

$в_t = (g + l)/(2\alpha \cdot (n\text{-}1)$,

где $g$ – прирост числа обнаруженных таксонов на «градиенте» между последовательными состояниями, $l$ – число «исчезнувших» таксонов на том же «градиенте», $\alpha$ – среднее число таксонов для всех состояний, $n$ – число одновременно сравниваемых состояний ($0 \leq в_t. \leq 1$).

В современной экологии модели ранговых распределений являются традиционным инструментом исследования структуры сообществ (Левич, 1978, 1980, 2007; Булгаков, Левич, 2005; Пузаченко, 2009; 2013; 2016; Hutchinson, 1957; Margalef, 1957; Tokeshi, 1993; Hubbell, 1997; Marquet, 2000, 2005; Magurran, 2004; McGill et al., 2007 и мн. др.). Наиболее общее теоретическое обоснование ранговых распределений дано А. П. Левичем как следствие применения экстремального принципа к системам, реализация которых ограничена некоторыми широко трактуемыми переменными – «ресурсами среды» (Левич, 1978; Булгаков, Левич, 2005).

В нашем исследовании упорядоченные по убыванию распределения частот встречаемости местонахождений с разными таксонами для трех рассматриваемых состояний фаунистического комплекса сравнивались с тремя типами модельных ранговых распределений. Относительно простые модели ассоциируются с гиперболическим распределением Гиббса (или геометрическую модель Мотомуры), известного из статистической механики (далее обозначается аббревиатурой G):

$p(r) = \exp(\lambda + в \cdot r)$,

где $p(r)$ – частота встречаемости местонахождений вида с рангом $r$ (местонахождения с наиболее часто встречаемым видом имеет ранг 1), $\lambda$ и $в$ – параметры модели.

Параметр $в$ характеризует степень выравненности распределения. В этой модели предполагается линейный вид функции чувствительности вида к варьированию ресурсов.

Распределения Ципфа (Z) и Ципфа – Мандельброта имеют следующий вид:

(Z) $p(r) = \exp(\lambda + в \cdot \ln(r))$ и (ZM) $p(r) = \exp(\lambda + в \cdot \ln(r + d))$ ($d$ – дополнительный параметр, предложенный Б. Мандельбротом (1954)).

Последние два распределения характеризуют системы, в которых чувствительность видов к варьированию ресурса подчиняется логарифмической зависимости. К модели ZM распределения очень близка по смыслу и результатам применения модель разломанного стержня Мак-Артура, в которой «вид» – «ресурс» подчиняется двойной логарифмической зависимости (~ $\ln(\ln(r))$).

В рамках решаемой здесь задачи выбор между ZM распределением и моделью «разломанного стержня» на основе статистических критериев был затруднен в большинстве случаев, когда оба распределения удовлетворительно описывали наблюдения. Поэтому мы остановили свой выбор на более простой ZM модели.

Ю. Г. Пузаченко (2016) предложил модификации рассмотренных моделей, допустив, что продолжительность существования вида в сообществе может быть пропорциональна (с разным знаком) его рангу. Мы предварительно рассмотрели соответствующие модификации G, Z и ZM распределений и выяснили, что часто модификация ZM распределения ($ZM_{st}$: $p(r) = \exp(\lambda + \ln(r + d) \cdot (c + в \cdot \ln(r + d)))$ давала наилучший результат аппроксимации. $ZM_{st}$ распределение не соответствует модели равновесия, а отражает стационарное состояние сообщества, когда «направленные» изменения в нем происходят достаточно медленно, не катастрофично, т. е. скорости этих изменений не сильно отличаются от 0.

Для статистической обработки данных использовали программные продукты STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, OK, USA) и PAST v. 3.12 (Hammer et al., 2001).

## Результаты

### Время и длительность перестройки региональных фаунистических комплексов на рубеже плейстоцена и голоцена

Длительность временного интервала, в течение которого происходил переход фаунистических комплексов млекопитающих от состояния, характерного для позднего плейстоцена, к состоянию, реализованному в первой половине голоцена, определялась на графиках изменений инвариантов (координат модели) BC1 или BC2. Для большинства региональных комплексов только координата BC1, которая содержит основную информацию об упорядоченном изменении частот встречаемости местонахождений с разными видами, демонстрировала черты динамики, позволяющие рассматривать весь процесс как последовательное во времени изменение «состояния» сообщества (табл. 2). В большинстве случаев эти изменения четко ассоциировались с параллельным изменением климатической обстановки и динамикой видового богатства.

Таблица 2. Оценка времени (средняя, время начала и завершения процесса, тыс. лет назад) изменений состояния региональных фаун в конце позднего плейстоцена – голоцене Европы относительно первой (BC1) и второй (BC2) координат модели; коэффициенты корреляции Спирмена и их статистическая значимость (*p*) с климатической переменной $\delta^{18}O$ (‰) и видовым богатством (*SPN*)

Table 2. Meantime, start and end time of the transformation (Kyr. BP) in a European regional faunal assemblage' state between the End of the Late Pleistocene and the first part of the Holocene, which reproduced in BC1 and BC2 axes of non-metric multidimensional scaling model; Spearman correlation coefficient with its statistical significance (*p*) for the climate variable $\delta^{18}O$ (‰) or species richness (*SPN*) and BC1/ BC2 axis is presented

| Регион | BC1 | BC2 | BC1 | | BC2 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | $\delta^{18}O$, *p* | *SPN*, *p* | $\delta^{18}O$, *p* | *SPN*, *p* |
| ATE | 7.6, 8.7–6.6 | – | 0.53, <0.01 | -0.69, <0.01 | -0.78, <0.01 | не достов. |
| BORS | 13.4, 15.8–11.0 | 13.3, 14.7–11.9 | 0.74, <0.01 | 0.81, <0.01 | 0.45, <0.05 | не достов. |
| CEURN | 12.0, 13.7–10.2 | – | 0.74, <0.01 | -0.81, <0.01 | не достов. | не достов. |
| CEURS | 13.0, 15.8–10.2 | – | 0.88, <0.01 | -0.60, <0.01 | не достов. | 0.55, <0.01 |
| EEURMU | 16.9, 18.0–15.8 | – | 0.81, <0.01 | не достов. | не достов. | 0.62, <0.01 |
| EEURSU | – | 14.8, 15.8–13.7 | не достов. | не достов. | -0.84, <0.01 | 0.55, <0.01 |
| MDAP | – | 8.3, 9.4–7.2 | 0.47, <0.05 | -0.51, <0.01 | -0.65, <0.01 | не достов. |
| MDBLK | 12.3, 12.8–11.9 | 8.0 (?), 8.7–7.4 | 0.85, <0.05 | не достов. | не достов. | не достов. |
| MDIB | 11.1, 11.9–10.2 | - | 0.77, <0.01 | -0.92, <0.01 | -0.44, <0.05 | не достов. |
| PNTCA | 11.9, 12.8–11.0 | - | 0.38, <0.04 | -0.62, <0.05 | не достов. | 0.48, <0.05 |
| WEUR | 11.6, 13.7–9.4 | 3.0, 15.7-10.2 | 0.78, <0.01 | -0.87, <0.01 | -0.86, <0.01 | 0.52, <0.01 |

Примечание. «–» – изменения структуры комплекса между плейстоценом и голоценом не выражены.

Можно выделить три варианта изменений состояния комплексов, характеризующих разные региональные комплексы. Для первого варианта характерен очень резкий относительно осей абсциссы и ординаты диаграммы Ламерея, почти скачкообразный в масштабе шкалы времени переход между двумя состояниями плейстоцена и голоцена (рис. 2А, 2Б, 2В). В эту группу входят регионы PNTCA, CEURN, MDBLK, ATE и BORS.

На графиках видно, что состояние фаунистических комплексов в плейстоцене было относительно стабильно. Амплитуда колебаний значений BC1 в голоцене выше, что, однако, может быть и артефактом укорочения шага нашей временной шкалы.

Во время «перехода» происходит потеря устойчивости комплекса, что хорошо отражено на графиках. В целом такой тип графика внешне, а возможно, и содержательно соответствует схеме фазового перехода первого рода. Длительность периода неустойчивости варьирует в разных регионах от 4.8 тыс. лет до ~ 1 тыс. лет (см. табл. 2). Переход мог завершиться до формальной границы плейстоцена и голоцена (MDBLK) или после нее. В регионе ATE перестройка комплекса началась с большой задержкой, в бореальной подстадии голоцена, а завершилась только в среднем голоцене (атлантическая подстадия). Отметим, что время окончания завершения постплейстоценовой трансформации фауны в голоцене для европейских экосистем очень условно. Начиная с позднего неолита драйвером эволюции, особенно западноевропейской фауны, выступала деятельность человека, предотвращающая достижение равновесного состояния на уровне

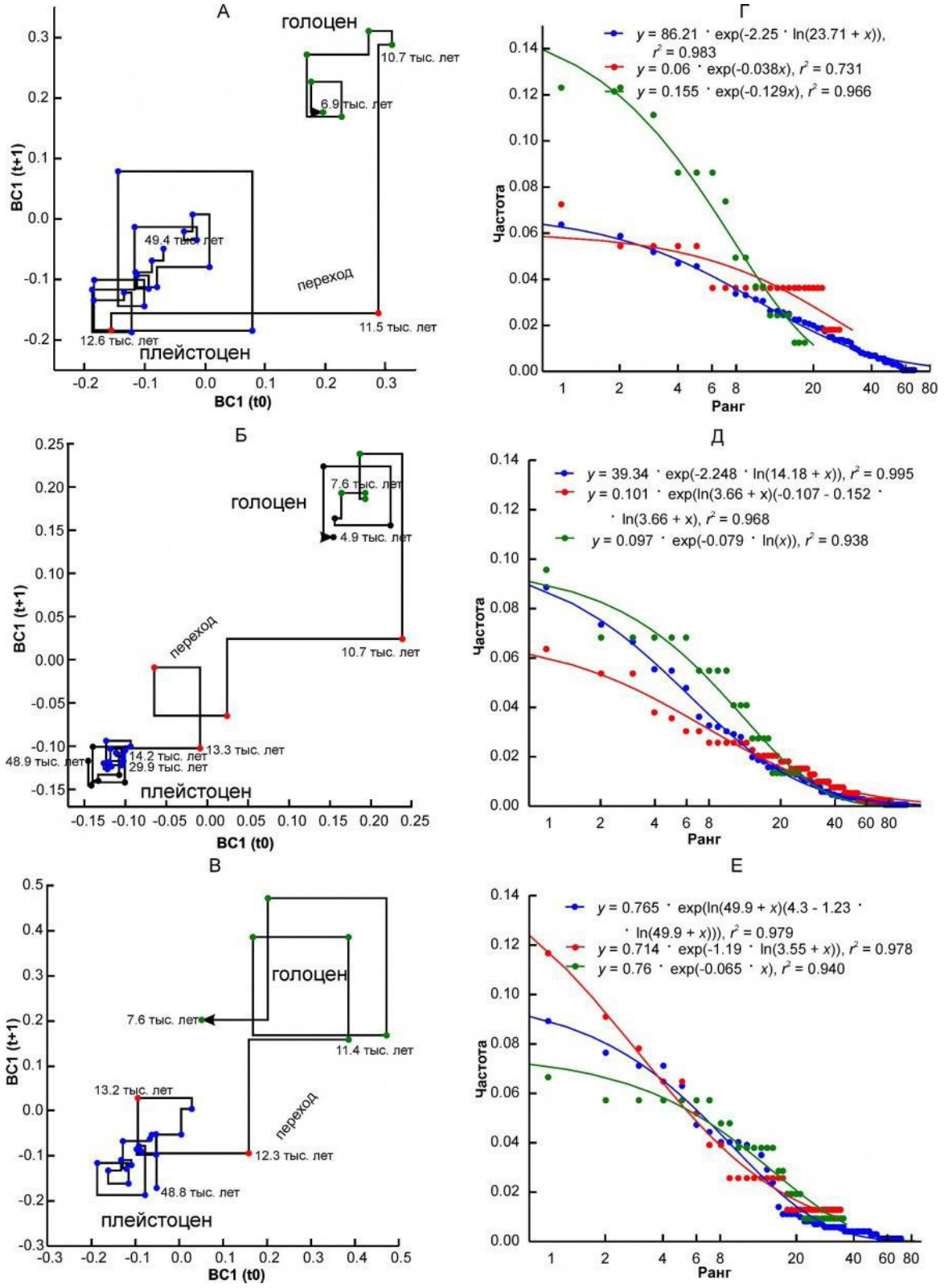



Рис. 2. Диаграмма Ламерея первой координаты BC1 и ранговые распределения встречаемости местонахождений, соответствующих разным состояниям регионального фаунистического комплекса. А, Г – регион PNTCA, Б, Д – регион CEURN, В, Е – регион MDBLK. Разным цветом выделены точки, соответствующие трем состояниям комплекса: синий – «плейстоцен», красный – переходный, зеленый – «голоцен». Цифры на графиках обозначают возраст в тыс. лет

Fig. 2. Lamerey diagram of BC1 coordinate and rank distributions for three states of a regional faunal assemblage. А, Г – region PNTCA, Б, Д – region CEURN, В, Е – region MDBLK. The points corresponding to the three states of the assemblage are highlighted in different colors: blue – "Pleistocene", red – "transitional", green – "Holocene".The numbers on the graphs indicate the age in thousand years

региональных комплексов.

Другой вариант динамики характеризуется постепенными изменениями в направлении от состояния плейстоцена к состоянию голоцена (рис. 3А, 3Б, 3В). При этом относительно устойчивые начальное и конечное состояния комплекса иногда трудно поддаются выделению на графике. Регион EERMU (рис. 3А) занимает промежуточное положение между регионами с первым-вторым вариантами динамики фаунистических комплексов. Кроме региона EERMU, в последнюю группу входят регионы MDIB, WEUR и CEURS. Длительность перехода варьирует от 4.3 тыс. лет (WEUR) до ~ 1.7 тыс. лет (MDIB). Период основных преобразований в основном попадает на интервал от 13.7 тыс. лет до 10.2 тыс. лет, т. е. от первого плейстоценового интерстадиального потепления беллинга – аллереда до начала бореальной подстадии голоцена. Перестройка комплекса среднего Урала (EEURMU) произошла примерно на 2 тыс. лет раньше, в позднеледниковье (см. табл. 2).

Комплексы млекопитающих Апеннинского полуострова (MDAP) и Южного Урала (EEURSU) составляют третью группу, в которой мы не обнаружили признаков перестройки комплекса на границе плейстоцена и голоцена по координате BC1 (рис. 4А, 4Б, см. табл. 2). Это означает, что те изменения, которые естественно происходили в это время (вымирание, миграции и т.п.), не существенно повлияли на параметры структуры. Вторая координата моделей BC2 отражает эти изменения (см. табл. 2), которые на Апеннинском полуострове произошли в первой половине голоцена, а на Урале – гораздо раньше, в позднеледниковье. Причем в обоих случаях ведущим внешним фактором были изменения климата, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции BC2 с $\delta^{18}O$.

Из данных, приведенных в табл. 2, следует, что изменения глобального климата выступали в качестве основного драйвера эволюции структуры региональных фаун. В основном климатический фактор влиял на колебания видового богатства фаун (переменная *NSP*). Координата BC2 содержит дополнительную независимую информацию о влиянии климата на встречаемость отдельных видов или основной климатически обусловленный тренд, как в случае с регионами MDAP и EEURSU.

**Общие закономерности и вариабельность параметров биологического разнообразия региональных фаунистических комплексов млекопитающих на рубеже плейстоцена и голоцена**

Параметры биологического разнообразия (табл. 3) демонстрируют существенную изменчивость в разных регионах и для разных состояний фаунистических комплексов. На этом фоне общие для большинства комплексов закономерности их изменчивости заключаются в следующем: 1) относительно резкое снижение видового богатства между состоянием комплексов до перехода (плейстоцен) и переходным состоянием (рис. 5А), которое в целом коррелирует с энтропией (*H*) (рис. 5В); 2) для состояния «голоцен» более характерен высокий индекс доминирования по сравнению с состоянием «плейстоцен» (рис. 5Г); 3) наблюдается четкий тренд снижения организованности (*R*) от состояния «плейстоцен» к состоянию «голоцен» (рис. 5Б). Таким образом, основные изменения в структуре фаунистических комплексов на границе плейстоцена и голоцена отражены в снижении видового богатства/разнообразия региональных фаун и меры организации.

Не во всех региональных комплексах в полной мере проявляются описанные выше временные тренды параметров разнообразия. Видовое богатство региона BORS в голоцене стало в 4 раза выше, чем в плейстоцене. Увеличение разнообразия комплекса сопровождалось ростом параметра *R* и снижением параметра *D* (табл. 3). Видовое богатство южно-уральского региона в плейстоцене было не выше такового в раннем и среднем голоцене, но при этом мера организованности и индекс доминирования в голоцене были существенно ниже. Параметры разнообразия среднеуральского комплекса (EEURMU) слабо отличаются для состояний «плейстоцен» и «голоцен». Самое высокое значение *R* отмечено для комплекса ATE в голоцене при очень низком значении энтропии, низком видовом богатстве и высоком значении индекса доминирования (см. табл. 3).

Индекс «оборота видов» отражает скорость изменения качественного состава фаунистических комплексов между состояниями «плейстоцен» – переход – «голоцен» (табл. 4, рис. 6). В среднем изменения в составе комплексов были несколько больше при их переходе в состояние «голоцен», чем между состоянием «плейстоцен» и переходным состоянием. На уровне медианных значений индекса эти различия не выглядят существенными.

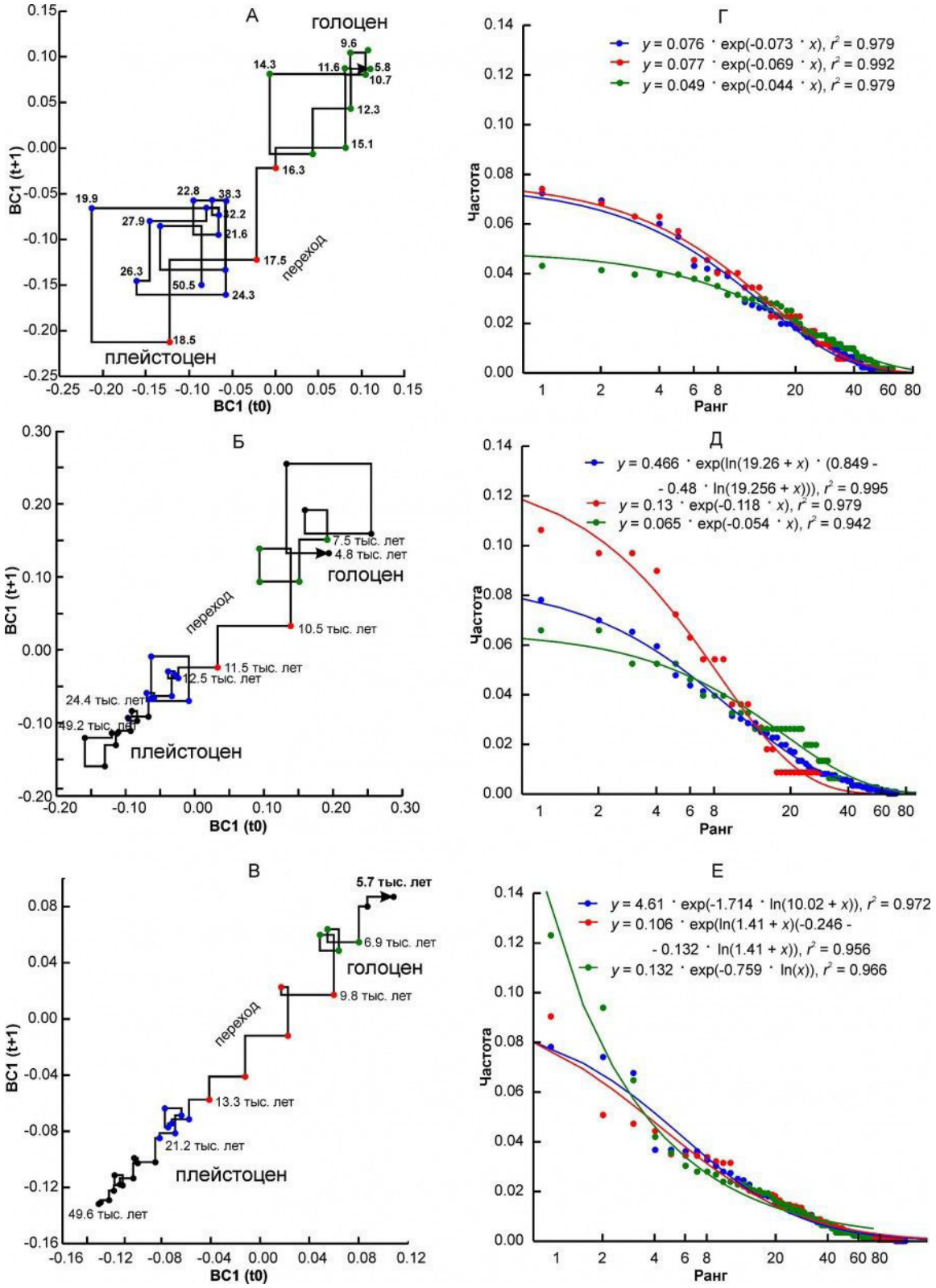



Рис. 3. Диаграмма Ламерея первой координаты BC1 и ранговые распределения встречаемости местонахождений, соответствующих разным состояниям регионального фаунистического комплекса. А, Г – регион EEURMU, Б, Д – регион MDIP, В, Е – регион WEUR. Разным цветом выделены точки, соответствующие трем состояниям комплекса: синий – «плейстоцен», красный – переходный, зеленый – «голоцен». Цифры на графиках обозначают возраст в тыс. лет

Fig. 3. Lamerey diagram of BC1 coordinate and rank distributions for three states of a regional faunal assemblage. А, Г – region EEURMU, Б, Д – region MDIP, В, Е – region WEUR. The points corresponding to the three states of the assemblage are highlighted in different colors: blue – "Pleistocene", red – "transitional", green – "Holocene". The numbers on the graphs indicate the age in thousand years

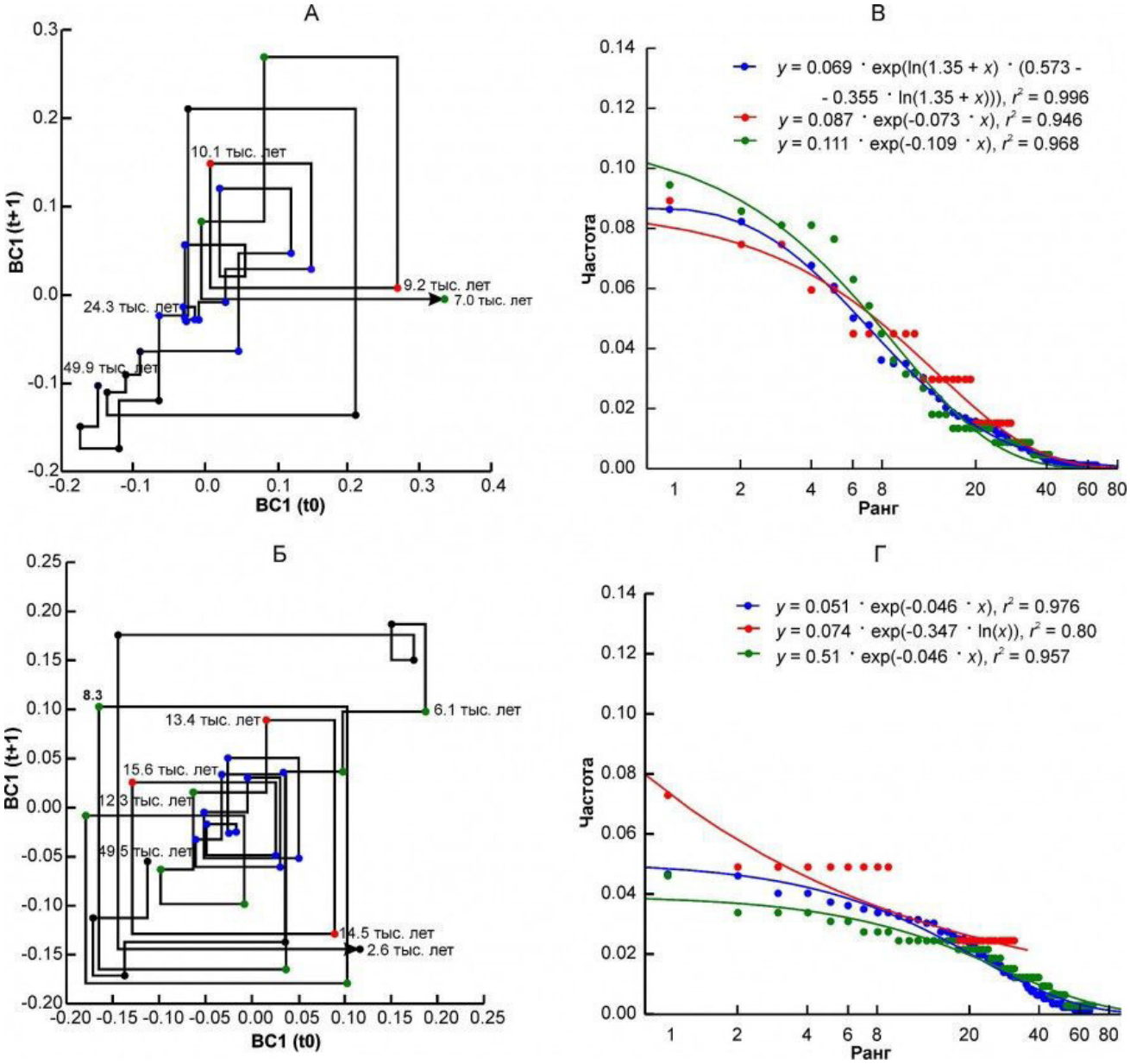



Рис. 4. Диаграмма Ламерея первой координаты BC1 и ранговые распределения встречаемости местонахождений, соответствующих разным состояниям регионального фаунистического комплекса. А, В – регион MDAP, Б, Г – регион EEURSU. Разным цветом выделены точки, соответствующие трем состояниям комплекса: синий – «плейстоцен», красный – переходный, зеленый – «голоцен». Цифры на графиках обозначают возраст в тыс. лет

Fig. 4. Lamerey diagram of BC1 coordinate and rank distributions for three states of a regional faunal assemblage. A, B – region MDAP, Б, Г – region EEURSU. The points corresponding to the three states of the assemblage are highlighted in different colors: blue – "Pleistocene", red – "transitional", green – "Holocene". The numbers on the graphs indicate the age in thousand years

Не во всех региональных комплексах в полной мере проявляются описанные выше временные тренды параметров разнообразия. Видовое богатство региона BORS в голоцене стало в 4 раза выше, чем в плейстоцене. Увеличение разнообразия комплекса сопровождалось ростом параметра *R* и снижением параметра *D* (табл. 3). Видовое богатство южно-уральского региона в плейстоцене было не выше такового в раннем и среднем голоцене, но при этом мера организованности и индекс доминирования в голоцене были существенно ниже. Параметры разнообразия среднеуральского комплекса (EEURMU) слабо отличаются для состояний «плейстоцен» и «голоцен». Самое высокое значение *R* отмечено для комплекса ATE в голоцене при очень низком значении энтропии, низком видовом богатстве и высоком значении индекса доминирования (см. табл. 3).

Индекс «оборота видов» отражает ско-

Таблица 3. Параметры разнообразия региональных комплексов млекопитающих: *NSP* – видовое богатство, *H* – энтропия (nit), *D* – индекс доминирования, *R* – избыточность/организованность

Table 3. Diversity parameters of regional mammalian assemblages: *NSP* – species richness, *H* – entropy (nit), *D* – dominance index, *R* – redundancy/organization

| Регион | Состояние комплекса | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | «плейстоцен» | | | | переходное | | | | «голоцен» | | | |
| | *NSP* | *H* | *D* | *R* | *NSP* | *H* | *D* | *R* | *NSP* | *H* | *D* | *R* |
| ATE | 89 | 3.86 | 0.028 | 0.14 | 32 | 2.90 | 0.058 | 0.16 | 15 | 1.94 | 0.17 | 0.29 |
| BORS | 9 | 2.08 | 0.141 | 0.05 | 19 | 2.61 | 0.10 | 0.13 | 36 | 3.00 | 0.058 | 0.16 |
| CEURN | 99 | 3.71 | 0.036 | 0.19 | 75 | 3.87 | 0.020 | 0.12 | 25 | 2.87 | 0.04 | 0.11 |
| CEURS | 98 | 3.82 | 0.032 | 0.17 | 85 | 3.88 | 0.024 | 0.13 | 54 | 3.42 | 0.036 | 0.14 |
| EEURMU | 57 | 3.53 | 0.035 | 0.08 | 36 | 3.79 | 0.035 | 0.09 | 63 | 3.76 | 0.025 | 0.10 |
| EEURSU | 66 | 3.75 | 0.026 | 0.11 | 31 | 2.99 | 0.013 | 0.13 | 68 | 3.87 | 0.019 | 0.08 |
| MDAP | 65 | 3.44 | 0.042 | 0.18 | 28 | 2.98 | 0.033 | 0.11 | 41 | 3.17 | 0.05 | 0.15 |
| MDBLK | 70 | 3.44 | 0.043 | 0.19 | 34 | 3.03 | 0.039 | 0.14 | 35 | 3.16 | 0.032 | 0.11 |
| MDIB | 70 | 3.59 | 0.036 | 0.15 | 28 | 2.83 | 0.056 | 0.15 | 35 | 3.29 | 0.031 | 0.07 |
| PNTCA | 66 | 3.72 | 0.029 | 0.11 | 27 | 3.00 | 0.024 | 0.09 | 18 | 2.66 | 0.081 | 0.08 |
| WEUR | 112 | 3.86 | 0.031 | 0.18 | 107 | 3.88 | 0.029 | 0.17 | 70 | 3.62 | 0.041 | 0.15 |

рость изменения качественного состава фаунистических комплексов между состояниями «плейстоцен» – переход – «голоцен» (табл. 4, рис. 6). В среднем изменения в составе комплексов были несколько больше при их переходе в состояние «голоцен», чем между состоянием «плейстоцен» и переходным состоянием. На уровне медианных значений индекса эти различия не выглядят существенными.

Видовой состав региональных фаун на рубеже плейстоцена и голоцена изменился в среднем на ~ 68 %. При сравнении состояний комплексов в «плейстоцене» и «голоцене» без учета переходного периода эта величина существенно меньше, ~ 47 %. Относительно слабые изменения состава претерпели комплексы EEURMU, EEURSU, WEUR, MDAP ($в_t$: 0.233– 0.358), а наиболее радикальные – комплексы PNTCA, BORS и ATE ($в_t$: 0.690–0.733) (см. табл. 4).

Абсолютное значение параметра *в* ранговых снижается в ряду состояний «плейстоцен» – переход – «голоцен» (рис. 7А). В целом эта тенденция изменений формы ранговых распределений хорошо соотносится с трендом снижения организованности структуры фаунистических комплексов и с падением видового богатства.

На рисунках 2Г–2Е, 3Г–3Е, 4В и 4Г представлены графики эмпирических ранговых распределений (точки) и их наилучшие аппроксимации (табл. 5) модельными ранговыми распределениями (линии) для разных состояний фаунистических комплексов. Чем больше различия в геометрии распределений, тем четче выражены различия и в структуре самих комплексов на рассматриваемых этапах их эволюции.

Величина параметра *в* зависит от типа рангового распределения, хотя для одного и того же варианта распределения может варьировать в широких пределах (см. рис. 7Б). Распределения типа ZM или ZMst чаще всего характеризуют фаунистические комплексы в состоянии «плейстоцен» (см. табл. 5). Исключение составили северный комплекс BORS и два уральских комплекса – EEURSU, EEURSU. Параметр *в* для распределений типа ZM варьировал от -2.25 (PNTCA) до -0.355 (MDAP). В первом случае ранговое распределение полого (см. рис. 2Г), без выраженного доминирования местонахождений с наиболее распространенными видами

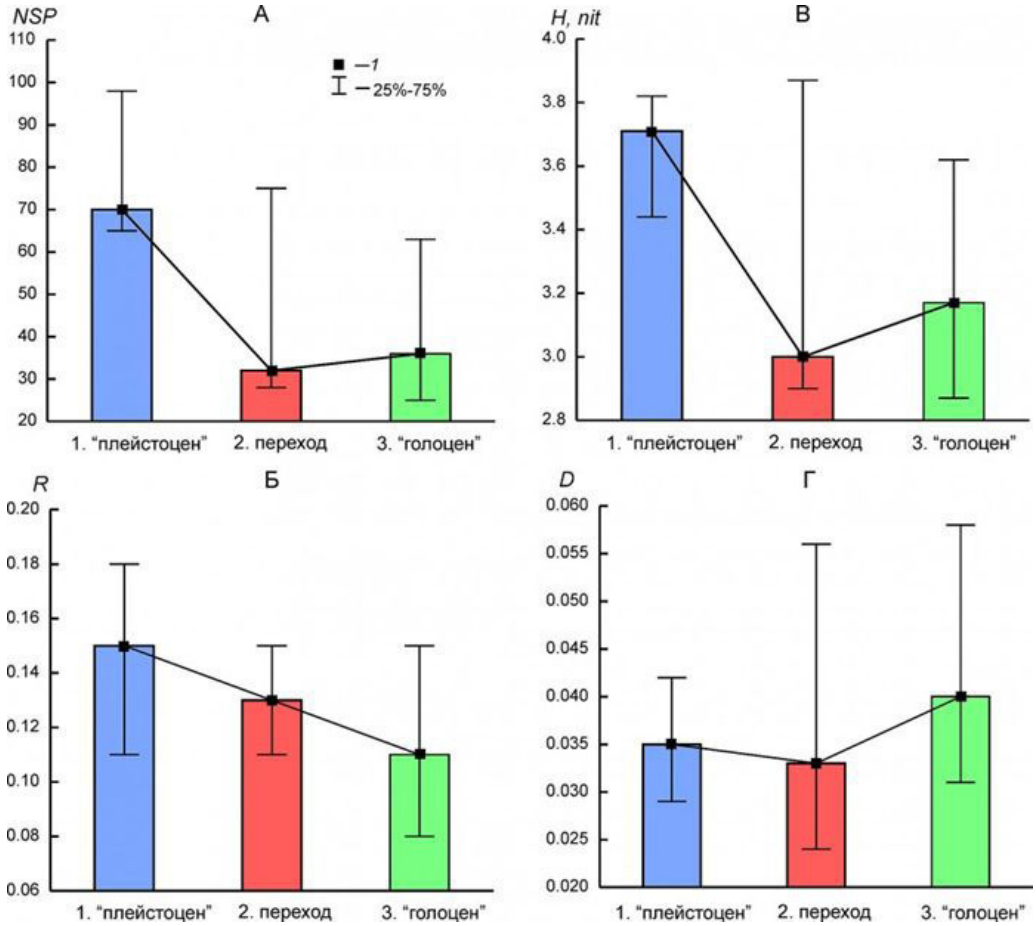



Рис. 5. Медиана (1) и межквартильный интервал (25–75 %) параметров биологического разнообразия разных состояний региональных комплексов млекопитающих (1 – «плейстоцен», 2 – переход, 3 – «голоцен»). А – видовое богатство (*NSP*), Б – мера организации (*R*), В – энтропия (*H*), Г – индекс доминирования (*D*)

Fig. 5. Median (1) and interquartile range (25%–75%) of the biodiversity parameters for the different states of regional mammalian assemblages (1 – “Pleistocene”, 2 – transition, 1 – “Holocene”). A – species richness (*NSP*), Б – index of organization (*R*), В – entropy (*H*), Г– dominance index (*D*)

Таблица 4. Индекс «оборота видов» между разными состояниями региональных комплексов млекопитающих

Table 4. “Species turnover" index for different states of regional mammalian assemblages

| Регион | Состояния комплекса | | | |
|---|---|---|---|---|
| | «плейстоцен» – переходное | переходное – «голоцен» | «плейстоцен» – переходное – «голоцен» | «плейстоцен» – «голоцен» |
| ATE | 0.488 | 0.447 | 0.882 | 0.712 |
| BORS | 0.643 | 0.418 | 0.961 | 0.733 |
| CEURN | 0.149 | 0.551 | 0.626 | 0.645 |
| CEURS | 0.169 | 0.352 | 0.506 | 0.408 |
| EEURMU | 0.290 | 0.313 | 0.558 | 0.233 |
| EEURSU | 0.381 | 0.394 | 0.691 | 0.239 |
| MDAP | 0.398 | 0.362 | 0.694 | 0.358 |
| MDBLK | 0.346 | 0.333 | 0.318 | 0.486 |
| MDIB | 0.429 | 0.302 | 0.688 | 0.390 |
| PNTCA | 0.419 | 0.778 | ~ 1.0 | 0.690 |
| WEUR | 0.132 | 0.279 | 0.405 | 0.297 |

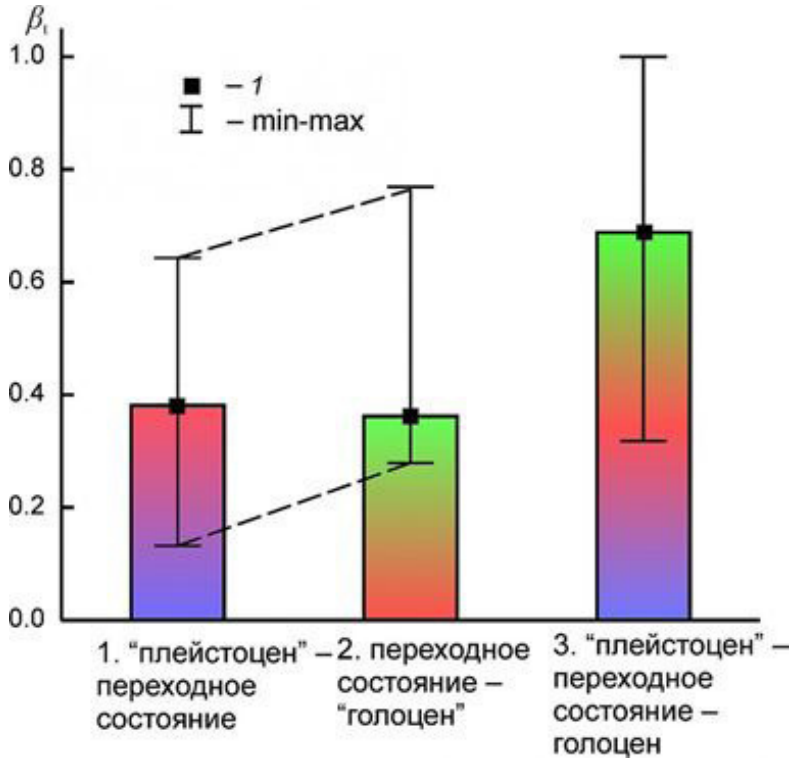



Рис. 6. Медиана (1) и минимальные и максимальные значения (min–max) индекса «оборота видов» ($в_t$) между состояниями региональных комплексов млекопитающих (1 – «плейстоцен» – переход, 2 – переход –«голоцен», 3 – «плейстоцен» – переход – «голоцен»)

Fig. 6. Median (1), the minimum and maximum values (min–max) of the "species turnover" index ($в_t$) between the states of regional mammalian assemblages (1 – "Pleistocene" – transition, 2 – transition – "Holocene", 3 – "Pleistocene"– transition–"Holocene")

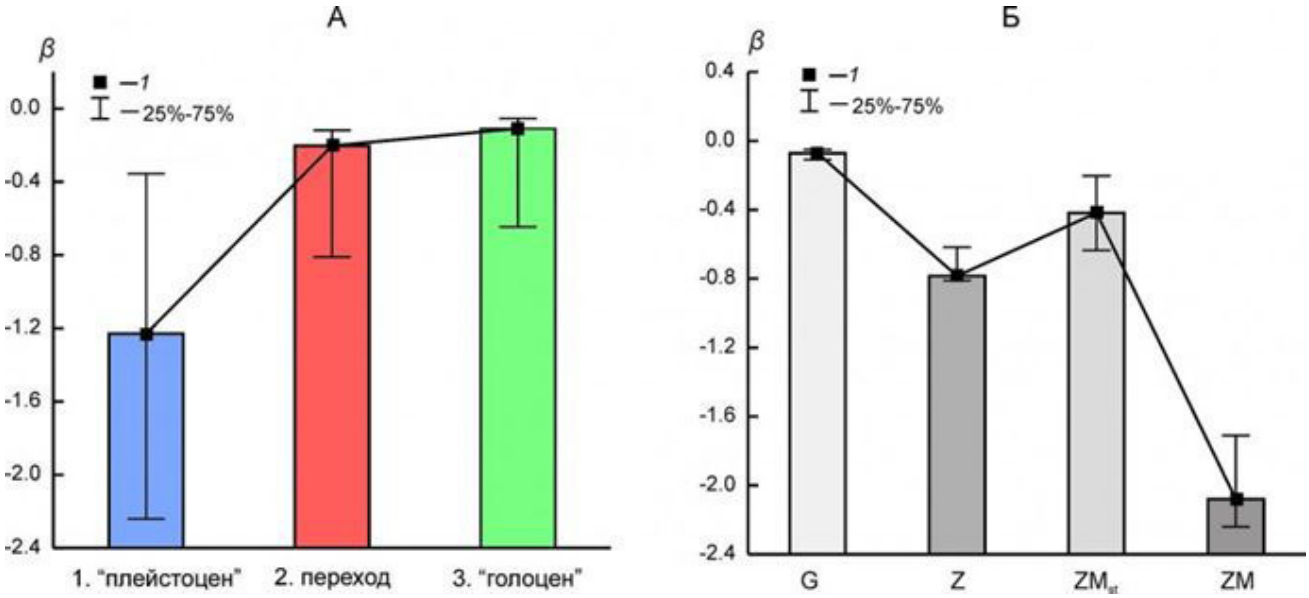



Рис. 7. Медиана (1) и межквартильный интервал (25–75 %) параметра β ранговых распределений для (А) трех состояний региональных комплексов млекопитающих (1 – «плейстоцен», 2 – переход, 3 – «голоцен») и (Б) разных типов ранговых распределений (G, Z, ZM и $ZM_{st}$)

Fig. 7. Median (1) and interquartile range (25–75 %) of β parameter of rank distributions (A) for the different states of regional mammalian assemblages (1 – "Pleistocene", 2 – transition, 3 – "Holocene") and (Б) for different types of rank distribution models (G, Z, ZM, $ZM_{st}$)

Таблица 5. Тип рангового распределения (DSTR) и его параметр *в*, доля воспроизведенной дисперсии ($r^2$)

Table 5. A type of rank distribution (DSTR) and its parameter *в*, reproduced variance ($r^2$)

| Регион | Состояние комплекса | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | «плейстоцен» | | | переходное | | | «голоцен» | | |
| | DSTR | *в* | $r^2$ | DSTR | *в* | $r^2$ | DSTR | *в* | $r^2$ |
| ATE | ZM | -1.92 | 0.975 | ZMst | -0.253 | 0.988 | Z | -1.181 | 0.966 |
| BORS | Z | -0.617 | 0.809 | Z | -0.810 | 0.981 | G | -0.110 | 0.986 |
| CEURN | ZM | -2.24 | 0.995 | ZMst | -0.152 | 0.968 | Z | -0.079 | 0.938 |
| CEURS | ZM | -1.43 | 0.988 | ZMst | -0.625 | 0.994 | ZMst | -0.646 | 0.986 |
| EEURMU | G | -0.073 | 0.979 | G | -0.069 | 0.992 | G | -0.044 | 0.979 |
| EEURSU | G | -0.046 | 0.976 | Z | -0.347 | 0.800 | G | -0.046 | 0.957 |
| MDAP | ZMst | -0.355 | 0.996 | G | -0.073 | 0.946 | G | -0.109 | 0.968 |
| MDBLK | ZMst | -1.23 | 0.979 | ZM | -1.19 | 0.978 | G | -0.065 | 0.938 |
| MDIB | ZMst | -0.481 | 0.995 | G | -0.118 | 0.979 | G | -0.054 | 0.942 |
| PNTCA | ZM | -2.25 | 0.983 | G | -0.038 | 0.731 | G | -0.129 | 0.996 |
| WEUR | ZM | -1.71 | 0.972 | ZMst | -0.132 | 0.956 | Z | -0.759 | 0.966 |

(кабалоидная лошадь, сайга, первобытный бизон, благородный олень, европейский осел, степная пеструшка и др.) и с коротким «хвостом» из видов, отмеченных единично (росомаха, хомячок Эверсмана и др.). Соответствующее распределение MDAP имеет *s*-образную форму (см. рис. 4В) и характеризуется относительно четко выраженным доминирование немногих видов (благородный олень, кабан, первобытный бык, косуля, горный козел, заяц-русак и др.) и «хвостом» экзотических или редких для региона видов (узкочерепная полевка, красный волк и др.). Ранговые распределения типа G (см. рис. 4Г) характеризуются плавным снижением частот встречаемости видов и относительно коротким «хвостом» редких таксонов.

На переходной стадии региональные комплексы MDIB, MDAP, PNTC меняют тип рангового распределения с ZM на G. Эта смена отражает, вероятно, упрощение структуры комплексов и экологических отношений видов со средой, снижение общей устойчивости. В регионе EEURSU формально ранговое распределение соответствует модели Z. Для переходного состояния комплекса (оценка по динамике BC2) всего отмечен 31 вид, причем единично – 22 вида, дважды – 8 видов и один (сурок байбак) отмечен три раза (см. рис. 4Г). Таким образом, фактически, учитывая низкое значение $r^2$ (см. табл. 5), это ранговое распределение не может быть описано ни одной из рассмотренных моделей, а состояние системы интерпретируется как сильно нестационарное.

Комплексы CEURS, CEURN, ATE и WEUR перешли из «равновесного» состояние в «стационарное», сопровождающееся снижением абсолютных значений *в*. Распределение для регионального комплекса MDB формально сохранило тип модели рангового ZM с небольшим уменьшением параметра *в*. Изменения коснулись таксонов первых рангов (горный козел, благородный олень, кабан), частота местонахождений с которыми существенно возросла (см. рис. 2Е).

Переход региональных комплексов из состояния «плейстоцен» в состояние «голоцен» выразился в смене доминирующего типа рангового распределения (см. табл. 5). Преобладании распределения типа G с параметром *в* от -0.129 до -0.044 в сочетании со снижением меры организованности указывает на упрощение структуры региональных комплексов MDAP, MDIB, MDBLK, PNTCA, наметившееся еще на предыдущей, переходной, стадии. Для региональных комплексов ATE, CEURN и WEUR изменение стационарного варианта ZM распределения на Z не принципиально с точки зрения отно-

шений «вид» – «ресурс», а отражает только снижение видового богатства и/или рост индекса доминирования и увеличение абсолютных величины параметра *в*. Комплекс центрально-европейского региона CEURS не изменил своей структуры по параметрам рангового распределения.

Выше были приведены сведения об изменении во времени параметров разнообразия региональных комплексов млекопитающих. Эти же данные позволяют проверить гипотезу о существовании пространственного паттерна их изменчивости. Гипотеза предполагает, что какая-то часть дисперсии параметров разнообразия определяется географическим положением регионов. Для проверки гипотезы мы применили метод главных компонент для стандартизованных параметров биологического разнообразия ($H$, $D$, $R$, $в$, $в_t$) (рис. 8А). Проекция региональных комплексов на PC1 и PC2 и их классификация UPGMA методом по первым трем главным компонентам (метрика – дистанция Эвклида) (рис. 8Б) показала наличие трех географических групп регионов (см. рис. 1): 1) средиземноморская группа (MDIB, MDAP, MDBLK); 2) западно-центрально-европейская группа (WEUR, CEURN, CEURS); 3) уральская группа (EEURMU, EEURSU). Три региональных комплекса (ATE, BORS и PNTCA) демонстрируют своеобразие параметров биологического разнообразия, а их изменчивость отражает кардинальные перестройки региональных фаун млекопитающих на рубеже плейстоцена и голоцена (см. табл. 3–5).

## Обсуждение

Моделирование динамики состава фаун позволило установить, что трансформация региональных комплексов млекопитающих Европы на границе плейстоцена и голоцена происходила асинхронно в разных частях субконтинента в интервале примерно от 18 до 6.6 тыс. лет назад. Продолжительность переходного состояния фаунистических комплексов варьировала от ~1 до 5.6 тыс. лет (в среднем – около 3 тыс. лет). Таким образом, в каждом из регионов, где этот процесс был отчетливо выражен, речь может идти об очень коротких временных интервалах. В масштабе истории этих комплексов в позднем плейстоцене (начиная с конца пятой морской изотопной стадии и до конца максимума последнего оледенения, 74–16 тыс. лет назад) время качественного изменения их состава составило в среднем около 5 % от времени существования.

Эволюция комплексов Апеннинского полуострова (MDAP) и Южного Урала происходила без выраженного переходного периода. В регионе MDAP основная трансформация, которую можно рассматривать в качестве аналога переходного состояния фаунистических комплексов в других регионах, произошла раньше, в максимум последнего оледенения (см. рис. 4А). На Южном Урале фаунистический комплекс не претерпел каких-либо качественных перестроек в конце позднего плейстоцена. Своеобразие эволюции этих комплексов обусловлено прежде всего их географическим положением. На эволюцию комплекса MDAP влиял «островной эффект», выразившийся в обеднении фауны в максимум последнего оледенения (Puzachenko, Markova, 2019) и ограничивший иммиграцию в позднеледниковье и раннем голоцене. Особое положение южноуральского комплекса (EEURSU) на границе европейских и сибирских фаун обеспечило этому региону роль рефугиума для видов с очень разными экологическими нишами. В конце плейстоцена его состав обогатился некоторыми представителями азиатской фауны и лесными видами (колонок, бурундук, белка и т.п.).

Изменения глобального климата выступали в качестве основного драйвера эволюции структуры региональных фаун. Существенно, что повышение температуры в целом было неблагоприятно для позднеплейстоценовых комплексов млекопитающих, что отражено в разных знаках коэффициентов корреляции координаты BC1 с переменными $\delta^{18}O$ (+) и *NSP* (–). Исключением является наиболее северный регион (BORS), ареал которого частично перекрывался скандинавским ледником (см. рис. 1). Поэтому естественно, что потепление было здесь предпосылкой для роста видового разнообразия. В остальных случаях на территории западной, центральной и восточной Европы происходил распад дисгармоничных региональных фаун, ядром которых выступали холодовыносливые и ксерофильные виды открытых пространств, прежде всего травоядных млекопитающих.

Индекс «оборота видов» показывает степень обновления состава фаун за счет двух процессов – вымирания и иммиграции. Сравнение голоценовых и плейстоценовых состояний региональных комплексов показало, что регионы южного и среднего Урала, а также западноевропейский регион могут рассматриваться как рефугиумы плейстоценовой фауны (без учета современной антро-

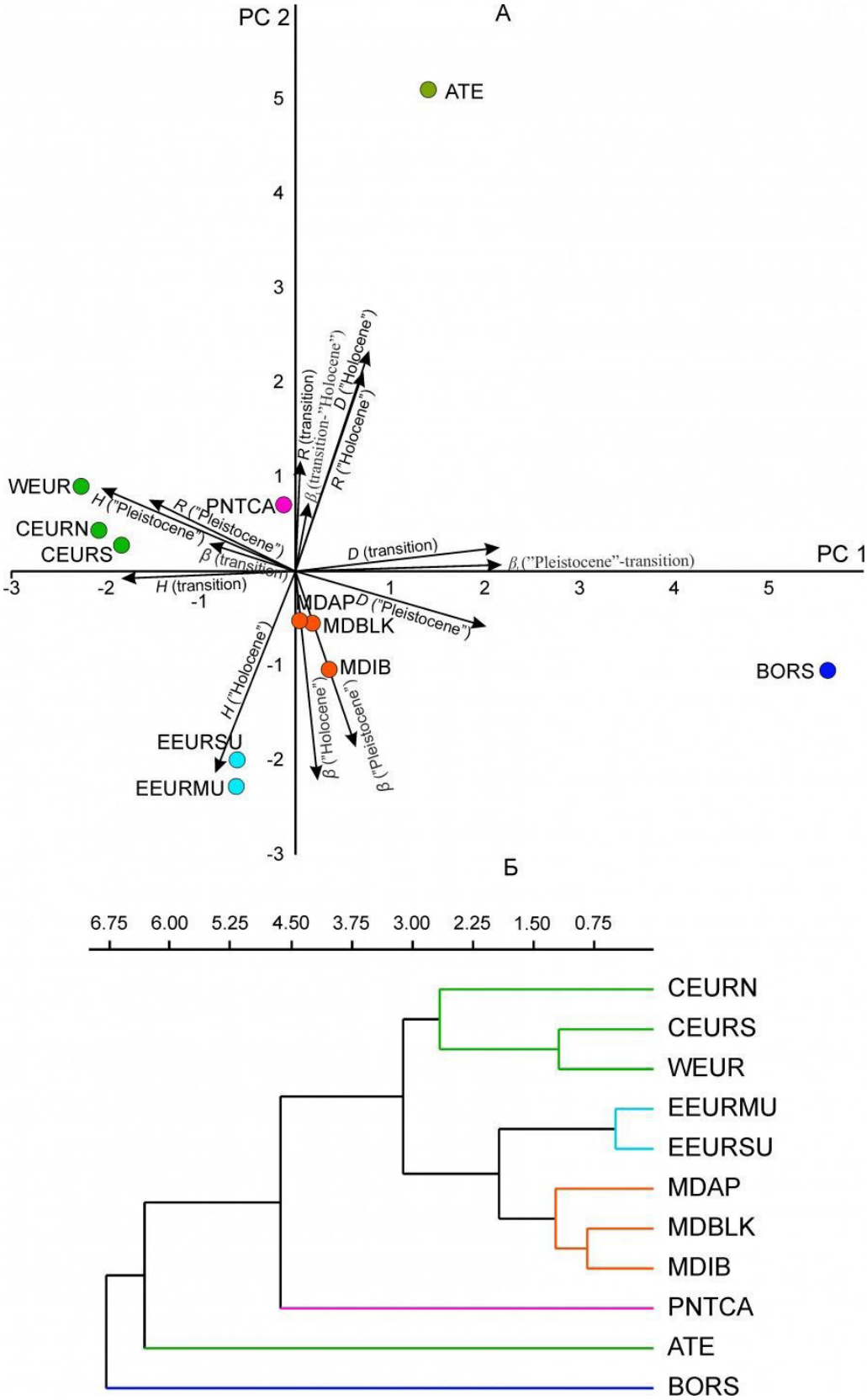



Рис. 8. Относительное положение региональных комплексов млекопитающих. А – в пространстве первых главных компонент (PC1, PC2) показана проекция переменных модели – параметров биологического разнообразия (*H, D, R, β, $β_t$*), Б – UPGMA дендрограмма по трем главным компонентам (PC1, PC2, Pc3), кофенетическая корреляция 0.95

Fig. 8. The relative position of regional mammalian assemblages. A – projection on the first principal components (PC1, PC2); the projections of parameters of biological diversity are shown (*H, D, R, β, $β_t$*), Б – UPGMA tree based on three principal components (PC1, PC2, PC3); cophenetic correlation 0.95

погенной трансформации этих территорий). В них «оборот» видов составил не более 30 %. В подавляющем числе регионов отмечено снижение видового богатства, что указывает на преобладание процесса вымирания видов. Исключение составляют только уральские регионы и самый северный из рассмотренных нами регионов – BORS.

Параметры биологического разнообразия (*H*, *D*, *R*) демонстрируют в разной степени чувствительность к изменению эволюционного состояния фаунистических комплексов.

Энтропия (*H*), в соответствие с зависимостью от числа элементов в «системе» (Foerster, 1960), строго положительно коррелирует с логарифмом числа обнаруженных таксонов (общая зависимость: $H = 0.31 + 1.82 \cdot \log_{10}(NSP)$, $r = 0.934$, $p < 0.00001$). Эта связь определяет низкие величины разнообразия фаунистических комплексов в голоцене по сравнению с плейстоценом. На уровне устойчивой тенденции отметим отрицательную корреляцию *H* с индексом доминирования *D* (к = -0.66, $p < 0.0001$). Эта зависимость отражает тенденцию к полидоминантности в комплексах с высоким видовым богатством.

Параметр организации (*R*) имеет важное теоретическое значение. Напомним, что имеется прямое биологическое приложение меры избыточности, например, к линейному генетическому коду, когда одной кодируемой аминокислоте соответствуют от 1 до 6 триплетов нуклеотидов в молекуле ДНК. Такие триплеты по аналогии называются синонимами. Как известно, замены синонимичных триплетов (мутации) не приводят к изменениям в структуре кодируемого белка. Избыточность на уровне элементов, функциональных связей и т. п. является необходимым условием устойчивости на уровне системы, не только в контексте передачи информации. Этот принцип по аналогии можно распространить и на сообщество организмов, в котором, например, совместно обитают множество видов с относительно узкими и перекрывающимися экологическими нишами (функциональная избыточность), которые в совокупности эффективно используют ограниченные ресурсы. Безвозвратная или временная потеря одного или нескольких таких видов не приведет к заметным изменениям в функционировании сообщества в целом с точки зрения использования ресурсов и структуры пищевых цепей за счет расширения или смещения ниш оставшихся видов.

Многочисленные исследования относительного содержания изотопов азота и углерода ($d^{15}N$, $d^{13}C$) в костных тканях плейстоценовых млекопитающих показывают высокую устойчивость пищевых ниш представителей мегафауны (пещерный медведь, мамонт, шерстистый носорог, бизон) в позднем плейстоцене и в разных регионах Голарктики (Kuitems et al., 2019; Schwartz-Narbonne et al., 2019 и мн. др.). В частности, в работе (Schwartz-Narbonne et al., 2019) обосновывается гипотеза функциональной экологической избыточности экосистем «мамонтовой степи» (resilient system model). При этом некоторые виды фаунистического комплекса (лошадь, северный олень, сайга) демонстрируют способность менять пищевую нишу в зависимости от условий, свидетельствуя об экологической пластичности (dietary flexibility).

Наши данные демонстрируют относительно высокую организованность фаунистических комплексов млекопитающих в плейстоцене. Отметим, что *R* не коррелирует ни с *NSP*, ни с *H*, т. е. представляет собой независимый параметр разнообразия. Начиная с переходного периода во многих региональных комплексах млекопитающих происходило снижение параметра *R*. Снижение организованности в голоценовых комплексах предполагает: упрощение экологических отношений, преобладание видов с широкими экологическими нишами, снижение функциональной избыточности и, как следствие, снижение устойчивости. С другой стороны, у таких комплексов довольно высок потенциал восстановления после разрушительного воздействия.

В контексте гипотезы функциональной избыточности интересен феномен уральских регионов, в которых комплексы млекопитающих демонстрируют устойчиво низкие значения параметра *R* (0.08–0.13). Их устойчивость поддерживалась, вероятно, не столько за счет процессов самоорганизации и взаимодействий между видами, сколько за счет высокой мозаичности и разнообразия местообитаний. Последнее типично для горных экосистем, но в данном случае важно также географическое положение регионов и меридиональное простирание горной системы Урала. Сочетание этих условий обеспечивает обитание на относительно небольшой территории степных, лесостепных и лесных видов как холодовыносливых, так и в разной степени теплолюбивых.

В заключение необходимо отметить, что

параметр *R* играет важную роль в классификации систем и их динамики, независимо от их природы. Так, например, региональные комплексы млекопитающих, для которых *R* R > ~ 0.11 можно отнести к категории «квазидетерминированных систем» (Крамаренко, 2005). Значения *R* > 0.31 для естественных (не созданных человеком) сложных систем маловероятны, а более высокие значения параметра, скорее, указывают на присутствие в выборке элементов, относящихся к двум или большему числу разных систем.

Параметрами ранговых распределений частот встречаемости местонахождений с разными видами млекопитающих являются коэффициенты, число которых изменяется от двух до четырех. В данном исследовании мы использовали только один из них – параметр -*в*. Величина 1/|-*в*| в «термодинамической интерпретации» сообщества пропорциональна «температуре» системы (Булгаков, Левич, 2005; Пузаченко, 2016). Чем меньше абсолютное значение *в,* соответственно выше «температура», тем менее выражен вклад в ранговое распределение таксона первого ранга и выше вклад «обычных» и «редких» таксонов (распределение более полого). Величина *в* зависит от модели распределения. В соответствие с подходом А. П. Левича, в случае линейной зависимости между встречаемостью «вида» и объемом потребляемого им гипотетического «ресурса» (G распределение) *в* обычно меньше, чем при нелинейной (логарифмической) связи между ними (распределения типа Z и ZM). Можно предположить, что в неустойчивых («горячих») системах с низкими значениями *R* и со стохастической динамикой смены состояний абсолютное значение *в* будет ниже, чем в более устойчивых («холодных») системах с более детерминированной динамикой и высокой организованностью. Таким образом, параметр *в* может содержать обобщенную информацию о доминирующих экологических отношениях в сообществе и применяться как один из «индексов» видового разнообразия. Для большинства региональных комплексов млекопитающих в плейстоцене параметр *в* был ниже (выше по абсолютному значению), чем в голоцене. Этот эмпирический факт соответствует содержанию гипотезы об их устойчивости и высокой организации. При этом изменчивость *в* не коррелирует с другими параметрами, т. е. содержит независимую компоненту информации о феномене биологического разнообразия. Ранговые распределения G, Z и ZM характеризуют гипотетическую систему в состоянии равновесия (по условию математического вывода этих моделей при допущении, что система равновесна и все производные равны нулю, а энтропия максимальна (Пузаченко, 2016)). Поэтому в случае хорошего статистического совпадения реального распределения с этими моделями можно предполагать, что в моделируемом сообществе организмов в течение «периода наблюдений» не происходит процессов, изменяющих тип отношений между видами и ресурсами среды. Модификации модели «стационарного» состояния предполагают снижение энтропии системы при производных, не сильно отличных от 0. С этой точки зрения независимо от типа рангового распределения большинство региональных фаунистических комплексов млекопитающих находятся либо в относительно равновесном (чаще), либо в стационарном состоянии на рассматриваемых пространственно-временных масштабах. Масштаб в данной работе определяется размером географического региона и интервалом времени, фиксированным для каждого из трех состояний. Исключение представляют уральские регионы EEURSU и EEURSU, в которых отмечена высокая амплитуда колебаний параметров структуры, отраженная в динамике первой координаты региональных моделей (BC1, см. рис. 4E). Эти обратимые колебания происходили вокруг довольно широкой области значений BC1, без выраженного тренда.

Мы показали присутствие географического паттерна во временной изменчивости параметров биологического разнообразия региональных фаунистических комплексов второй половины позднего плейстоцена и первой половины голоцена. Сами биорегионы были выделены в результате анализа современных ареалов млекопитающих, конфигурация которых для видов, переживших границу плейстоцена и голоцена, существенно изменилась по сравнению с прошлым. Факт географического упорядочивания регионов на основе параметров биологического разнообразия ископаемых фаунистических комплексов косвенно подтверждает нашу гипотезу об относительной инвариантности их границ в голоцене – позднем плейстоцене Европы (Маркова и др., 2008).

Завершая обсуждение результатов, остановимся на некоторых ограничениях, связанных с использованием параметров биологического разнообразия. В основном

они состоят в зависимости результата от выбранного пространственно-временного масштаба исследования. Зависимость параметров разнообразия (например, видового богатства и энтропии) от объема выборки или обследованной площади – известная эмпирическая закономерность, имеющая хорошие теоретические обоснования. Мы предполагаем, что аналогичная по природе зависимость будет наблюдаться при анализе палеонтологического материала. По крайней мере, на основе данных, лежащих в этой работе, можно полагать, что существует нелинейная корреляция между длиной временного интервала и числом обнаруженных видов с выходом соответствующей кривой на «плато». Эти ограничения ставят проблему «репрезентативности» исходных данных при оценке параметров разнообразия. Также изменение пространственного масштаба исследования может существенно сказаться на параметрах модели динамики структуры исследуемой «системы» (число координат, смена ведущих управляющих внешних переменных). Этот эффект обусловлен иерархической организацией природных систем (Пузаченко, 2017). Например, из того, что на уровне «большого региона» доказана ведущая роль динамики глобального климата как фактора, ограничивающего изменчивость видового богатства, не следует, что эта роль останется неизменной для отдельных внутрирегиональных выделов. Аналогичные ограничения распространяются и на временной масштаб.

## Заключение

Трансформация структуры фаунистических комплексов млекопитающих на рубеже плейстоцена и голоцена происходила в разное время в разных регионах Европы в интервале 18–6.6 тыс. лет назад и не совпадала со стратиграфической границей между плейстоценом и голоценом (11.7 тыс. лет назад).

Длительность переходного состояния фаунистических комплексов варьировала от ~1 до 5.6 тыс. лет (в среднем – около 3 тыс. лет).

Выделено три варианта эволюции фаунистических комплексов: 1) с резкой перестройкой фауны в относительно короткие сроки, 2) с постепенной растянутой во времени направленной трансформацией и 3) без существенных изменений в структуре комплексов.

Ведущими внешними факторами варьирования видового богатства и структуры фауны млекопитающих были изменения глобального климата.

Основные изменения структуры фаунистических комплексов выражались в снижении видового богатства/разнообразия и упрощении внутренней структуры.

Функциональная избыточность большинства европейских фаунистических комплексов в голоцене ниже, чем в плейстоцене, что предполагает их относительно низкую устойчивость к воздействию внешних факторов, но и относительную высокую способность к самовосстановлению.

Устойчивость фаунистических комплексов Среднего и Южного Урала поддерживается не столько за счет процессов самоорганизации на экосистемном уровне, сколько за счет высокой мозаичности и разнообразия горных местообитаний.

Параметры биологического разнообразия, использованные в работе в совокупности с многомерными моделями динамики и моделями ранговых распределений впервые позволили провести содержательное макроскопическое описание паттернов эволюционной перестройки региональных фаун Европы на рубеже плейстоцена и голоцена и их сравнительный анализ.

## Библиография

Бир С. Кибернетика и управление производством . М.: Физматгиз, 1963. 275 с.

Булгаков Н. Г., Левич А. П. Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сообществ // Вестник Московского университета. 2005. Сер. 16. Биология. № 1. С. 18–24.

Данукалова Г. А., Юрин В. И., Косинцев П. А., Осипова Е. М., Курманов Р. Г. Биостратиграфические исследования отложений верхнего плейстоцена и голоцена пещеры Сикияз-Тамак 7 (Южный Урал, Россия) // Геологический вестник. 2018. № 1. С. 144–161.

Крамаренко С. С. Метод использования энтропийно-информационного анализа для количественных признаков // Известия Самарского научного центра РАН. 2005. Т. 7 (1). С. 242–247.

Левич А. П. Информация как структура систем // Семиотика и информатика. 1978. Т. 10. С. 116–132.

Левич А. П. Структура экологических сообществ . М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 180 с.

Левич А. П. Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сооб-

ществ // Общая и прикладная ценология. 2007. № 5. С. 14–19.
Мандельброт Б. Теория информации и психологическая теория частот слов // Математические методы в социальных науках. М.: Прогресс, 1973. С. 326–337.
Маркова А. К., Кольфсхотен Т. ван, Бохнкке Ш., Косинцев П. А., Мол И., Пузаченко А. Ю., Симакова А. Н., Смирнов Н. Г., Верпоорте А., Головачев И. Б. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену . (24–8 тыс. л. н.) / Отв. ред. А. К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 556 с.
Маркова А. К., Пузаченко А. Ю. Реконструкция изменений палеосреды в районе Костенок и прилегающих территорий в течение позднего плейстоцена по данным млекопитающих // Естественнонаучные методы в изучении и сохранении памятников Костенковского-Борщевского археологического района. Воронеж: Воронежский университет, 2017. С. 48–57.
Пузаченко Ю. Г. Термодинамическая основа учения о биосфере и ноосфере В. И. Вернадского (к 150-летию академика В. И. Вернадского) // Известия РАН. Сер. географическая. 2013. № 4. С. 5–20.
Пузаченко Ю. Г. Ранговые распределения в экологии и неэкстенсивная термодинамика // Аспекты биоразнообразия. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 54 (2). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. С. 401–830.
Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1 (1). С. 025–038.
Пузаченко Ю. Г. Теоретико-методологические основы долговременных эколого-географических исследований на территории заповедников // Вопросы географии. 2017. Т. 143. С. 192–233.
Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А., Панова Н. К., Коробейников Ю. И., Ольшванг В. Н., Ерохин Н. Г., Быкова Г. В. Историческая экология животных гор Южного Урала . Свердловск: УрО АНСССР, 1990. 244 с.
Álvarez-Lao D. J., Méndez M. Latitudinal gradients and indicator species in ungulate paleoassemblages during the MIS 3 in W Europe // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2016. № 449. P. 455–462.
Andersen K. K., Azuma N., Barnola J. M., Bigler M., Biscaye P., Caillon N., Chappellaz J., Clausen H. B., Dahl-Jensen D., Fischer H., Fluckiger J., Fritzsche D., Fujii Y., Goto-Azuma K., Gronvold K., Gundestrup N. S., Hansson K.-M., Huber C., Hvidberg C. S., Johnsen S. J., Jonsell U., Jouzel J., Kipfstuhl S., Landais A., Leuenberger M., Lorrain R., Masson-Delmotte V., Miller H., Motoyama H., Narita H., Popp T., Rasmussen S. O., Raynaud D., Rothlisberger R., Ruth U., Samyn D., Schwander J., Shoji H., Siggard-Andersen M.-L., Steffensen J. P., Stocker T., Sveinbjornsdottir A. E., Svensson A., Takata M., Tison J.-L., Thorsteinsson T., Watanabe O., Wilhelms F. & White J. W. C. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period // Nature. 2004. Vol. 431 (7005). P. 147–151.
Bachura O., Kosintsev P. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // Quaternary International. 2007. Vol. 160. P. 121–128.
Bazzaz F. A. Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois // Ecology. 1975. Vol. 56 (2). (Early Spring, 1975). P. 485–488.
Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin // Ecological Monographs. 1957. Vol. 27. P. 325–349.
Crees J. J., Carbone C., Sommer R. S., Benecke N., Turvey S. T. Millennial-scale faunal record reveals differential resilience of European large mammals to human impacts across the Holocene // Proceedings of the Royal Society of London B. 2016. Vol. 283. DOI: doi.org/10.1098/rspb.2015.2152
Davison M. L. Introduction to Multidimensional Scaling and Its Applications // Applied Psychological Measurement. 1983. Vol. 7. P. 373–379.
Dinnis R., Pate A., Reynolds N. Mid-to-late Marine Isotope Stage 3 mammal faunas of Britain: a new look // Proceedings of the Geologists' Association. 2016. Vol. 127. P. 435–444.
Discamps E., Royer A. Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS 5 to 3 in southwestern France: A multi-scale approach using data from large and small mammal communities // Quaternary International. 2017. Vol. 433. P. 64–87.
Fernández-García M., López-García J. M., Lorenzo C. Palaeoecological implications of rodents as proxies for the Late Pleistocene-Holocene environmental and climatic changes in northeastern Iberia // Comptes Rendus – Palevol 2016. Vol. 15. P. 707–719.
Foerster von H. On self-organizing systems and their environments // The Interdisciplinary Symposium on Self-Organizing Systems, May 5, 1959, Chicago, Illinois / Yovits M. C., Cameron S. (eds.). Self-Organizing Systems. London: Pergamon Press, 1960. P. 31–50.
Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: paleontological statistics software package for education and

data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
Heikinheimo H., Fortelius M., Eronen J., Mannila H. Biogeography of European land mammals shows environmentally distinct and spatially coherent clusters // Journal Biogeography. 2007. Vol. 34. P. 1053–1064.
Hubbell S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 2001. 375 p.
Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22 (2). P. 415–427.
Kosintsev P. A., Gasilin V. V., Gimranov D. O., Bachura O. P. Carnivores (Mammalia, Carnivora) of the Urals in the Late Pleistocene and Holocene // Quaternary International 420. 2016. P. 145–155.
Kreft H., Jetz W. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions // Journal Biogeography. 2010. Vol. 37. P. 2029–2053.
Kuitems M., Kolfschotena T. van, Tikhonovd A. N., Plichta J. van der. Woolly mammoth $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values remained amazingly stable throughout the last 50,000 years in north-eastern Siberia // Quaternary International. 2019. Vol. 500. P. 120–127.
Magurran A. E. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
Margalef R. Information theory in ecology // Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona. 1957. Vol. 23. P. 373–449.
Markova A. K., Puzachenko A. Y., Kolfschotena T. van. The North Eurasian mammal assemblages during the end of MIS 3 (Brianskian-Late Karginian-Denekamp Interstadial) // Quaternary International 2010. Vol. 212. P. 149–158.
Markova A. K., Smirnov N. G., Kozharinov A. V., Kazantseva N. E., Simakova A. N., Kitaev L. M. Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in Northern Eurasia (PALEOFAUNA database) // Paleontologia i Evolucio. 1995. Vol. 28/29. P. 5–143.
Markova A., Puzachenko A. Preliminary Analysis of European Small Mammal Faunas of the Eemian Interglacial: Species Composition and Species Diversity at a Regional Scale // Quaternary. 2018. Vol. 1 (9). DOI: doi:10.3390/quat1020009
Marquet P. A. Invariants, scaling laws, and ecological complexity // Science. 2000. Vol. 289. № 5484. P. 1487–1488.
Marquet P. A. Scaling and power-laws in ecological systems // Journal of Experimental Biology. 2005. Vol. 208. P. 1749–1769.
McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Benecha H. K., Dornelas M., Enquist B. J., Green J. L., He F., Hurlbert A. H., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A., Ostling A. S., Candan U. U., Ugland K. I., White E. P. Species abundance distributions: moving be yond single prediction theories to integration within an ecological framework // Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P. 995–1015.
Mourelle C., Ezcurra E. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors // Journal of Vegetation Science. 1997. Vol. 8. P. 547–558.
Pavelková Řičánková V., Robovský J., Riegert J., Zrzavý J. Regional patterns of postglacial changes in the Palearctic mammalian diversity indicate retreat to Siberian steppes rather than extinction // Scientific Reports. 2015. Vol. 5. DOI: doi.org/10.1038/srep12682
Puzachenko A. Yu., Markova A. K. Diversity dynamics of large- and medium-sized mammals in the late Pleistocene and the Holocene on the east European Plain: systems approach // Quaternary International. 2016. Vol. 420. P. 391–401.
Puzachenko A. Yu., Markova A. K. Evolution of mammal species composition and species richness during the Late Pleistocene – Holocene transition in Europe: A general view at the regional scale // Quaternary International 2019. URL: https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.12.025 (дата обращения: 10.08.2019).
Puzachenko A. Yu., Markova A. K. Mammal diversity during the Pleistocene–Holocene transition in Eastern Europe // Integrative Zoology. 2014. Vol. 9. P. 461–470.
Ramsey B. C., Lee Sh. Recent and planned developments of the program OxCal // Radiocarbon. 2013. Vol. 55. P. 720–730.
Reimer P. J., Bard E., Bayliss A., Beck J. W., Blackwell P. G., Ramsey C. B., Buck C. E., Cheng Edward H. L. R., Friedrich M., Grootes P. M., Guilderson T. P., Haflidason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T. J., Hoffmann D. L., Hogg A. G., Hughen K. A., Kaiser K. F., Kromer B., Manning S. W., Niu M., Reime, R. W., Richards D. A., Scott E. M., Southon J. R., Staff R. A., Turney C. S. M., Plicht J. van der. Intcal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP // Radiocarbon. 2013. Vol. 55. P. 1869–1887.
Ricotta C., Podani J. On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning //

Ecological Complexity. 2017. Vol. 31. P. 201–205.
Royer R. R., Montuire S., Legendre S., Discamps E., Jeannet M., Lécuyer Ch. Investigating the influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS 1–3, Southwestern France) // PLoS ONE. 2016. Vol. 11 (1). DOI: doi.org/10.1371/journal.pone.0145600
Schwartz-Narbonne R., Longstaffe F. J., Kardynal K. J. Druckenmiller P., Hobson K. A., Jass C. N., Metcalfe J. Z., Zazula G.. Reframing the mammoth steppe: Insights from analysis of isotopic niches // Quaternary Science Reviews. 2019. Vol. 215. P. 1–21.
Semken H. A. Jr. Environmental interpretations of the “disharmonious” Late Wisconsinian biome of Southeastern North America // Laub R. S., Miller N. G., Steadman D. W. (eds). Late Pleistocene and Early Holocene Paleoecology and Archeology of the Eastern Great Lakes Region // Bulletin of Buffalo Society of Natural Sciences. 1988. Vol. 33. P. 185–194.
Semken H. A. Jr., Graham R. W., Stafford T. W. Jr. AMS 14C analysis of Late Pleistocene non-analog faunal components from 21 cave deposits in southeastern North America // Quaternary International. 2010. Vol. 217. P. 240–255.
Shannon C. E. A mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.
Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. 1949. Vol. 163. P. 688–690.
Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 3rd Edition. NY: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
Svendsen J. I., Alexanderson H, Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Svend F., Gataullin V., Henriksen M., Christian H., Houmark-Nielsen M., Hubberten H.W., Ingólfsson Ó., Jakobsson M., Kjær K. H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J. P., Lyså A., Mangerud J., Matiouchkov A., Murray A., Möller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegert Ch., Siegert M.J., Spielhagen R. F., Stein R. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quaternary Science Reviews. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1229–1271.
Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure // Advances in Ecological Research. 1993. Vol. 24. P. 111–187.
Torre D., Abbazzi L., Ficcarelli G., Masini F., Mezzabotta C., Rook L. Changes in mammal assemblages during the Lateglacial-eariiest Holocene // Il Quaternario: Italian Journal of Quaternary Sciences. 1996. Vol. 9. № 2. P. 551–560.
Walker M., Johnsen S., Rasmussen S. O., Popp T., Steffensen J.-P., Gibbard P., Hoek W., Lowe J., Andrews J., Björck S., Cwynar L. C., Hughen K., Kershaw P., Kromer B., Litt T., Lowe D. J., Nakagawa T., Newnham R., Schwander, J. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records // Journal of Quaternary Science. 2009. Vol. 24. P. 3–17.

## Благодарности

Исследование выполнено по программе Государственного задания Института географии РАН «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования» № 0148-2019-0007 (АААА-А19-119021990093-8).

# DIVERSITY OF REGIONAL COMPLEXES OF MAMMALS IN EUROPE AT THE BOUNDARY BETWEEN PLEISTOCENE AND HOLOCENE

**PUZACHENKO Andrey Yuryevich** *D.Sc., Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, puzak@igras.ru*

**Key words:**
biological diversity
Pleistocene
Holocene
species richness
entropy
dominance index
redundancy
Wilson and Shmida index
rank-frequency distribution
mammals

**Summary:** Analysis of the data of the paleontological chronicle, containing important information about the evolution of biological diversity at the turn of the Pleistocene and Holocene, is of great importance for understanding the historical patterns of formation of modern terrestrial ecosystems and the forecast of their changes in the future. The article deals with the general regularities of the evolution of the parameters of biological diversity in 11 regional complexes of mammals in Europe during their qualitative restructuring in the range of 50 to ~ 5 thousand years before present (BP) – marine isotopic stages MIS 3–MIS 1. Based on the results of modeling the evolution of the structure of the complexes, the time parameters of transition periods in the range of 18-6.6 thousand years ago were determined for each of them, the duration of which varied from ~1 to 5.6 thousand BP. The duration of this transition varied from ~ 1 to 5.6 thousand years. Three types of evolution of the complexes were identified and described. To study the evolution of biological diversity at the "initial stage" (Pleistocene), transitional stage and "final stage" (Middle Holocene) of complexes, the following parameters were determined: species richness, entropy, dominance index, redundancy, and Wilson-Shmida β-diversity index. In addition, the applicability of different models of rank distributions to describe empirical data and the correspondence of different models to different evolutionary states of faunal complexes were investigated. It is shown that the main content of the evolution of most complexes was expressed in the reduction of species richness/diversity and simplification of their internal structure, including, probably, the reduction of functional redundancy. The stability of the majority of European faunal complexes in the late Pleistocene was ensured due to the high species richness, the relative stability of ecological niches (specialization) providing high ecological functional redundancy with a wide mutual overlap of the latter. Based on the results of this study, we suggested that the loss of biological diversity and the simplification of functional relationships in the "species – environmental resources" system in the Holocene resulted in the decrease in stability of most regional complexes, but increased their ability to self-repair after external impacts.

**Published on:** 07 October 2019

## References

Álvarez-Lao D. J., Méndez M. Latitudinal gradients and indicator species in ungulate paleoassemblages during the MIS 3 in W Europe, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2016. No. 449. P. 455–462.

Andersen K. K., Azuma N., Barnola J. M., Bigler M., Biscaye P., Caillon N., Chappellaz J., Clausen H. B., Dahl-Jensen D., Fischer H., Fluckiger J., Fritzsche D., Fujii Y., Goto-Azuma K., Gronvold K., Gundestrup N. S., Hansson K, M., Huber C., Hvidberg C. S., Johnsen S. J., Jonsell U., Jouzel J., Kipfstuhl S., Landais A., Leuenberger M., Lorrain R., Masson-Delmotte V., Miller H., Motoyama H., Narita H., Popp T., Rasmussen S. O., Raynaud D., Rothlisberger R., Ruth U., Samyn D., Schwander J., Shoji H., Siggard-Andersen M, L., Steffensen J. P., Stocker T., Sveinbjornsdottir A. E., Svensson A., Takata M., Tison J, L., Thorsteinsson T., Watanabe O., Wilhelms F. & White J. W. C. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period, Nature. 2004. Vol. 431 (7005). P. 147–151.

Bachura O., Kosintsev P. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals, Quaternary International. 2007. Vol. 160. P. 121–128.

Bazzaz F. A. Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois, Ecology. 1975. Vol. 56 (2). (Early Spring, 1975). P. 485–488.
Bir S. Cybernetics and production management. M.: Fizmatgiz, 1963. 275 p.
Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin, Ecological Monographs. 1957. Vol. 27. P. 325–349.
Bulgakov N. G. Levich A. P. Description, origin and application of rank distributions in community ecology, Vestnik Moskovskogo universiteta. 2005. Ser. 16. Biologiya. No. 1. P. 18–24.
Crees J. J., Carbone C., Sommer R. S., Benecke N., Turvey S. T. Millennial-scale faunal record reveals differential resilience of European large mammals to human impacts across the Holocene, Proceedings of the Royal Society of London B. 2016. Vol. 283. DOI: doi.org/10.1098/rspb.2015.2152
Danukalova G. A. Yurin V. I. Kosincev P. A. Osipova E. M. Kurmanov R. G. Biostratigraphical investigations of Upper Pleistocene and Holocene sediments of the cave Sikiyaz-Tamak 7 (South Urals, Russia), Geologicheskiy vestnik. 2018. No. 1. P. 144–161.
Davison M. L. Introduction to Multidimensional Scaling and Its Applications, Applied Psychological Measurement. 1983. Vol. 7. P. 373–379.
Dinnis R., Pate A., Reynolds N. Mid-to-late Marine Isotope Stage 3 mammal faunas of Britain: a new look, Proceedings of the Geologists' Association. 2016. Vol. 127. P. 435–444.
Discamps E., Royer A. Reconstructing palaeoenvironmental conditions faced by Mousterian hunters during MIS 5 to 3 in southwestern France: A multi-scale approach using data from large and small mammal communities, Quaternary International. 2017. Vol. 433. P. 64–87.
Fernández-García M., López-García J. M., Lorenzo C. Palaeoecological implications of rodents as proxies for the Late Pleistocene-Holocene environmental and climatic changes in northeastern Iberia, Comptes Rendus – Palevol 2016. Vol. 15. P. 707–719.
Foerster von H. On self-organizing systems and their environments, The Interdisciplinary Symposium on Self-Organizing Systems, May 5, 1959, Chicago, Illinois, Yovits M. C., Cameron S. (eds.). Self-Organizing Systems. London: Pergamon Press, 1960. P. 31–50.
Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis, Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
Heikinheimo H., Fortelius M., Eronen J., Mannila H. Biogeography of European land mammals shows environmentally distinct and spatially coherent clusters, Journal Biogeography. 2007. Vol. 34. P. 1053–1064.
Hubbell S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 2001. 375 p.
Hutchinson G. E. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 22 (2). P. 415–427.
Kosintsev P. A., Gasilin V. V., Gimranov D. O., Bachura O. P. Carnivores (Mammalia, Carnivora) of the Urals in the Late Pleistocene and Holocene, Quaternary International 420. 2016. P. 145–155.
Kramarenko S. S. The method of using entropy-information analysis for quantitative traits, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2005. T. 7 (1). P. 242–247.
Kreft H., Jetz W. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions, Journal Biogeography. 2010. Vol. 37. P. 2029–2053.
Kuitems M., Kolfschotena T. van, Tikhonovd A. N., Plichta J. van der. Woolly mammoth δ13C and δ15N values remained amazingly stable throughout the last ⍰50,000 years in north-eastern Siberia, Quaternary International. 2019. Vol. 500. P. 120–127.
Levich A. P. Description, origin and application of rank distributions in community ecology, Obschaya i prikladnaya cenologiya. 2007. No. 5. P. 14–19.
Levich A. P. Information as a system structure, Semiotika i informatika. 1978. T. 10. P. 116–132.
Levich A. P. The structure of ecological communities. M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1980. 180 p.
Magurran A. E. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
Mandel'brot B. Information theory and psychological theory of layer frequency, Matematicheskie metody v social'nyh naukah. M.: Progress, 1973. P. 326–337.
Margalef R. Information theory in ecology, Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona. 1957. Vol. 23. P. 373–449.
Markova A. K. Kol'fshoten T. Bohnkke Sh. Kosincev P. A. Mol I. Puzachenko A. Yu. Simakova A. N. Smirnov N. G. Verpoorte A. Golovachev I. B. Evolution of ecosystems in Europe during the transition from Pleistocene to Holocene. (24–8 typ. l. n.), Otv. red. A. K. Markova, T. van Kol'fshoten. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2008. 556 p.
Markova A. K. Puzachenko A. Yu. Reconstruction of changes in paleoenvironment in the Kostenok area and adjacent territories during the Late Pleistocene according to mammals, Estestvenno-nauchnye

metody v izuchenii i sohranenii pamyatnikov Kostenkovskogo-Borschevskogo arheologicheskogo rayona. Voronezh: Voronezhckiy universitet, 2017. P. 48–57.

Markova A. K., Puzachenko A. Y., Kolfschotena T. van. The North Eurasian mammal assemblages during the end of MIS 3 (Brianskian-Late Karginian-Denekamp Interstadial), Quaternary International 2010. Vol. 212. P. 149–158.

Markova A. K., Smirnov N. G., Kozharinov A. V., Kazantseva N. E., Simakova A. N., Kitaev L. M. Late Pleistocene distribution and diversity of mammals in Northern Eurasia (PALEOFAUNA database), Paleontologia i Evolucio. 1995. Vol. 28/29. P. 5–143.

Markova A., Puzachenko A. Preliminary Analysis of European Small Mammal Faunas of the Eemian Interglacial: Species Composition and Species Diversity at a Regional Scale, Quaternary. 2018. Vol. 1 (9). DOI: doi:10.3390/quat1020009

Marquet P. A. Invariants, scaling laws, and ecological complexity, Science. 2000. Vol. 289. No. 5484. P. 1487–1488.

Marquet P. A. Scaling and power-laws in ecological systems, Journal of Experimental Biology. 2005. Vol. 208. P. 1749–1769.

McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Benecha H. K., Dornelas M., Enquist B. J., Green J. L., He F., Hurlbert A. H., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A., Ostling A. S., Candan U. U., Ugland K. I., White E. P. Species abundance distributions: moving be yond single prediction theories to integration within an ecological framework, Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P. 995–1015.

Mourelle C., Ezcurra E. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors, Journal of Vegetation Science. 1997. Vol. 8. P. 547–558.

Pavelková Řičánková V., Robovský J., Riegert J., Zrzavý J. Regional patterns of postglacial changes in the Palearctic mammalian diversity indicate retreat to Siberian steppes rather than extinction, Scientific Reports. 2015. Vol. 5. DOI: doi.org/10.1038/srep12682

Puzachenko A. Yu., Markova A. K. Diversity dynamics of large- and medium-sized mammals in the late Pleistocene and the Holocene on the east European Plain: systems approach, Quaternary International. 2016. Vol. 420. P. 391–401.

Puzachenko A. Yu., Markova A. K. Evolution of mammal species composition and species richness during the Late Pleistocene – Holocene transition in Europe: A general view at the regional scale, Quaternary International 2019. URL: https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.12.025 (data obrascheniya: 10.08.2019).

Puzachenko A. Yu., Markova A. K. Mammal diversity during the Pleistocene–Holocene transition in Eastern Europe, Integrative Zoology. 2014. Vol. 9. P. 461–470.

Puzachenko Yu. G. Biodiversity in biosphere: systemological and semantic analysis, Biosfera. 2009. T. 1 (1). P. 025–038.

Puzachenko Yu. G. Rank distributions in ecology and non-extensive thermodynamics, Aspekty bioraznoobraziya. Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU. T. 54 (2). M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2016. P. 401–830.

Puzachenko Yu. G. Theoretical and methodological basis of long-term ecologo-geographical investigations in the reserve territory, Voprosy geografii. 2017. T. 143. P. 192–233.

Puzachenko Yu. G. Thermodynamical basis of the doctrine of biosphere and noosphere(k 150-letiyu akademika V. I. Vernadskogo) , Izvestiya RAN. Ser. geograficheskaya. 2013. No. 4. P. 5–20.

Ramsey B. C., Lee Sh. Recent and planned developments of the program OxCal, Radiocarbon. 2013. Vol. 55. P. 720–730.

Reimer P. J., Bard E., Bayliss A., Beck J. W., Blackwell P. G., Ramsey C. B., Buck C. E., Cheng Edward H. L. R., Friedrich M., Grootes P. M., Guilderson T. P., Haflidason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T. J., Hoffmann D. L., Hogg A. G., Hughen K. A., Kaiser K. F., Kromer B., Manning S. W., Niu M., Reime, R. W., Richards D. A., Scott E. M., Southon J. R., Staff R. A., Turney C. S. M., Plicht J. van der. Intcal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP, Radiocarbon. 2013. Vol. 55. P. 1869–1887.

Ricotta C., Podani J. On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning, Ecological Complexity. 2017. Vol. 31. P. 201–205.

Royer R. R., Montuire S., Legendre S., Discamps E., Jeannet M., Lécuyer Ch. Investigating the influence of climate changes on rodent communities at a regional-scale (MIS 1–3, Southwestern France), PLoS ONE. 2016. Vol. 11 (1). DOI: doi.org/10.1371/journal.pone.0145600

Schwartz-Narbonne R., Longstaffe F. J., Kardynal K. J. Druckenmiller P., Hobson K. A., Jass C. N., Metcalfe J. Z., Zazula G.. Reframing the mammoth steppe: Insights from analysis of isotopic niches, Quaternary Science Reviews. 2019. Vol. 215. P. 1–21.

Semken H. A. Jr. Environmental interpretations of the “disharmonious” Late Wisconsinian biome of Southeastern North America, Laub R. S., Miller N. G., Steadman D. W. (eds). Late Pleistocene and Early Holocene Paleoecology and Archeology of the Eastern Great Lakes Region, Bulletin of Buffalo Society of Natural Sciences. 1988. Vol. 33. P. 185–194.

Semken H. A. Jr., Graham R. W., Stafford T. W. Jr. AMS 14C analysis of Late Pleistocene non-analog faunal components from 21 cave deposits in southeastern North America, Quaternary International. 2010. Vol. 217. P. 240–255.

Shannon C. E. A mathematical theory of communication, Bell System Technical Journal. 1948. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.

Simpson E. H. Measurement of diversity, Nature. 1949. Vol. 163. P. 688–690.

Smirnov N. G. Bol'shakov V. N. Kosincev P. A. Panova N. K. Korobeynikov Yu. I. Ol'shvang V. N. Erohin N. G. Bykova G. V. Historical ecology of animals of South Urals mountains. Sverdlovsk: UrO ANSSSR, 1990. 244 p.

Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 3rd Edition. NY: W.H. Freeman and Co., 1995. 887 p.

Svendsen J. I., Alexanderson H, Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Svend F., Gataullin V., Henriksen M., Christian H., Houmark-Nielsen M., Hubberten H.W., Ingólfsson Ó., Jakobsson M., Kjær K. H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J. P., Lyså A., Mangerud J., Matiouchkov A., Murray A., Möller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegert Ch., Siegert M.J., Spielhagen R. F., Stein R. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia, Quaternary Science Reviews. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1229–1271.

Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure, Advances in Ecological Research. 1993. Vol. 24. P. 111–187.

Torre D., Abbazzi L., Ficcarelli G., Masini F., Mezzabotta C., Rook L. Changes in mammal assemblages during the Lateglacial-eariiest Holocene, Il Quaternario: Italian Journal of Quaternary Sciences. 1996. Vol. 9. No. 2. P. 551–560.

Walker M., Johnsen S., Rasmussen S. O., Popp T., Steffensen J, P., Gibbard P., Hoek W., Lowe J., Andrews J., Björck S., Cwynar L. C., Hughen K., Kershaw P., Kromer B., Litt T., Lowe D. J., Nakagawa T., Newnham R., Schwander, J. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records, Journal of Quaternary Science. 2009. Vol. 24. P. 3–17.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 632.76+574.34

# ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ РАЗВИТИЯ ВСПЫШЕК МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НАСЕКОМЫХ-КСИЛОФАГОВ В ЛЕСАХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

**ТАРАСОВА Ольга Викторовна** — *д. с.-х. н., Сибирский федеральный университет, olvitarasova2010@yandex.ru*

**СУХОВОЛЬСКИЙ Андрей Александрович** — *Сибирский федеральный университет, beorn-orcs@mail.ru*

**СОЛДАТОВ Владимир Владимирович** — *Центр защиты Красноярского края – филиал ФБУ "Рослесозащита", soldatov@protect.akadem.ru*

**СУХОВОЛЬСКИЙ Владислав Григорьевич** — *д. б. н., Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, soukhovolsky@yandex.ru*

**Ключевые слова:**
насекомые
стволовые вредители
динамика численности
вспышка массового размножения
риски
временная сопряженность
пространственная сопряженность
корреляционная матрица

**Аннотация:** Целью настоящей работы является выявление пространственной и временной синхронизации развития вспышек массового размножения комплекса видов насекомых-ксилофагов в лесах Красноярского края. Для анализа использовались данные учетов площадей очагов насекомых-ксилофагов на территории Красноярского края на протяжении 2007–2014 гг. За это время зафиксировано 46 очагов массового размножения 15 видов насекомых-ксилофагов. Вычислены корреляционные матрицы, с помощью которых оценивается пространственная сопряженность отдельного вида на различных территориях и временная сопряженность различных видов на одной территории. На основе данных о сопряженности очагов массового размножения отдельных видов насекомых-ксилофагов в различных лесничествах Красноярского края и сопряженности динамики численности различных видов насекомых в отдельных лесничествах Красноярского края можно будет значительно упростить процедуру лесоэнтомологического мониторинга отдаленных территорий.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 17 мая 2019 года **Подписана к печати:** 01 октября 2019 года

## Введение

Среди насекомых-фитофагов, населяющих леса, большая часть видов имеет очень низкую плотность популяций, когда ущерб кормовым растениям наносится очень редко или вообще отсутствует. Но есть группа видов, численность популяций которых может периодически в несколько лет изменяться на 5–7 порядков. Большая часть лесных насекомых с периодическими изменениями численности популяций относится к группе хвое- и листогрызущих насекомых и вызывает сильную дефолиацию кормовых растений, но редко – гибель. Однако массовые размножения хвое- и листогрызущих насекомых и ослабление леса приводят к росту уровня численности стволовых вредителей – насекомых, питающихся тканями коры и древесины. В Сибири очаги стволовых вредителей часто образуются после вспышек массового размножения сибирского коконопряда. Насекомые – стволовые вредители ускоряют процесс гибели растения и древостоев в целом.

Целью настоящей работы является выявление пространственной и временной синхронизации развития вспышек массового размножения комплекса видов насекомых-ксилофагов в лесах Красноярского края. Этот анализ необходим для оценки рисков возникновения вспышек и оптимизации мониторинга насекомых-ксилофагов, повреждающих лесные насаждения. Знание пространственной сопряженности развития вспышек отдельного вида ксилофагов позволяет при обнаружении очага массового размножения этого вида в отдельном лесничестве оценить риск развития его вспышек на других территориях. Знание временной сопряженности развития вспышек нескольких видов ксилофагов в отдельном лесничестве позволяет при обнаружении очагов массового размножения одного вида в этом лесничестве дать оценку рисков возникновения очагов размножения других видов ксилофагов.

## Материалы

Данные по повреждению лесных насаждений и информация о вредителях леса были собраны в ходе наземных текущих лесопатологических обследований лесных насаждений сотрудниками Центра защиты леса Красноярского края в различных лесничествах в течение 2007–2015 гг. В процессе лесопатологического обследования производилось определение границ повреждений леса; учет численности вредителей; оценка степени повреждения насекомыми древостоев. Лесопатологическое обследование лесов, заселенных стволовыми вредителями, проводилось сотрудниками путем визуального осмотра ослабленных участков леса. Заселенность насаждений стволовыми вредителями оценивалась по наличию усохших и усыхающих деревьев, по увяданию хвои в кроне, наличию на коре буровой муки, ползающих жуков, входных и вылетных отверстий. Насаждение, в котором количество заселенных стволовыми вредителями деревьев превышает 10 %, считается очагом стволовых вредителей (Лесная энтомология, 2010).

В ходе проведения лесопатологических обследований в лесном фонде Красноярского края были обнаружены очаги массового размножения 15 видов ксилофагов, в частности таких видов стволовых вредителей, как златка бронзовая *Dicerca aenea* L., златка лиственничная *Melanophila guttulata* Gebl. (Coleoptera, Buprestidae), усач черный еловый большой *Monochamus urussovi* Fisch., усач черный еловый малый *Monochamus sutor* L., усач черный сосновый *Monochamus galloprovincialis* Ol., скрипун большой осиновый *Saperda carcharias* L. (Coleoptera, Cerambycidae), лубоед пальцеходный *Xylechinus pilosus* Ratz., лубоед малый сосновый *Tomicus minor* Hartig., лубоед большой сосновый *Tomicus piniperda* L., лубоед большой еловый (дендроктон) *Dendroctonus micans* Kug., полиграф уссурийский (белопихтовый) *Polygraphus proximus* Blandf., заболонник березовый *Scolytus ratzeburgi* Jans., короед шестизубый (стенограф) *Ips sexdentatus* Boern., короед большой лиственничный (продолговатый) *Ips subelongatus* Motsch., короед-типограф *Ips typographus* L. (Coleoptera, Scolytidae).

В табл. 1 приведены сведения о площади очагов стволовых вредителей в лесных насаждениях на территории лесничеств Красноярского края (неопубликованные материалы ежегодных отчетов Центра защиты леса Красноярского края).

Таблица 1. Площади (в га) очагов насекомых-ксилофагов на территории лесничеств Красноярского края по годам

Table 1. Areas (ha) of damage to forest stands by insects-xylophages in the territory of Krasnoyarsk Region

| № | Вид насекомых-ксилофагов | Лесничество | Площади (в га) очагов насекомых-ксилофагов по годам | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| 1 | Полиграф уссурийский (белопихтовый) | Ачинское | 0 | 0 | 753.5 | 753.5 | 863.5 | 1009.4 | 1681.4 | 984.5 |
| 2 | Усач черный еловый большой | Ачинское | 0 | 13.7 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 |
| 3 | Усач черный еловый большой | Балахтинское | 0 | 41.5 | 35.3 | 33.2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | Лубоед большой сосновый | Боготольское | 0 | 0 | 0 | 54 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | Полиграф уссурийский | Боготольское | 0 | 0 | 474.6 | 474.6 | 474.6 | 474.6 | 143.3 | 115.3 |
| 6 | Лубоед пальцеходный | Боготольское | 0 | 54 | 54 | 54 | 54 | 54 | 0 | 0 |
| 7 | Усач черный еловый большой | Боготольское | 0 | 373.8 | 350.8 | 350.8 | 350.8 | 350.8 | 25 | 25 |
| 8 | Лубоед малый сосновый | Богучанское | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9 | Усач черный еловый малый | Богучанское | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 10 | Полиграф уссурийский | Большемуртинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 475 | 475 |
| 11 | Полиграф уссурийский | Большеулуйское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 676.3 | 676.3 |
| 12 | Короед продолговатый | Борское | 50 | 17.5 | 17.5 | 17.5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 13 | Усач черный еловый большой | Верхне-Манское | 0 | 659 | 659 | 609 | 609 | 609 | 609 | 609 |
| 14 | Короед шестизубый | Верхне-Манское | 20 | 20 | 66 | 979 | 979 | 979 | 933 | 933 |
| 15 | Златка бронзовая | Гремучинское | 45 | 45 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 16 | Короед продолговатый | Гремучинское | 41 | 41 | 41 | 5.4 | 5.4 | 188.1 | 78.4 | 30.2 |
| 17 | Короед шестизубый | Гремучинское | 423 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 |
| 18 | Лубоед малый сосновый | Гремучинское | 298 | 297.8 | 297.8 | 23.1 | 15.2 | 15.2 | 15.2 | 80 |
| 19 | Лубоед большой сосновый | Гремучинское | 39 | 25.1 | 25.1 | 0 | 23.1 | 259 | 121.3 | 48.6 |
| 20 | Усач черный еловый малый | Гремучинское | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |

Таблица 1. Продолжение

| № | Вид насекомых-ксилофагов | Лесничество | Площади (в га) очагов насекомых-ксилофагов по годам | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| 21 | Златка лиственничная | Гремучинское | 0 | 0 | 45 | 45 | 45 | 45 | 45 | 96.3 |
| 22 | Скрипун осиновый | Гремучинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 35 | 35 | 12.8 |
| 23 | Лубоед пальцеходный | Гремучинское | 0 | 0 | 0 | 15.2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 24 | Усач черный еловый большой | Гремучинское | 0 | 3287.4 | 3279.6 | 3241.2 | 3241.2 | 3241.2 | 3203.2 | 3203.2 |
| 25 | Заболонник березовый | Дзержинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 22 | 0 |
| 26 | Усач черный еловый большой | Дзержинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 |
| 27 | Лубоед малый сосновый | Дивногорское | 16 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 28 | Усач черный еловый большой | Долгомостовское | 0 | 95.3 | 95.3 | 205.3 | 110 | 110 | 110 | 110 |
| 29 | Короед продолговатый | Долгомостовское | 24 | 24 | 24 | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 30 | Заболонник березовый | Долгомостовское | 1 | 0.7 | 0.7 | 0.7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 31 | Полиграф уссурийский | Емельяновское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 109.2 | 1785 |
| 32 | Усач черный еловый большой | Енисейское | 0 | 10081 | 10144 | 1711 | 2227 | 2227 | 831 | 831 |
| 33 | Усач черный еловый большой | Ермаковское | 0 | 3280.4 | 3280.4 | 3280.4 | 3280.4 | 3280.4 | 3140 | 3140 |
| 34 | Короед шестизубый | Ирбейское | 206 | 206 | 206 | 206 | 206 | 206 | 206 | 206 |
| 35 | Лубоед большой сосновый | Ирбейское | 21 | 21 | 21 | 0 | 21 | 12 | 12 | 12 |
| 36 | Лубоед малый сосновый | Ирбейское | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 37 | Усач черный еловый большой | Ирбейское | 0 | 35508 | 35508 | 35508 | 35508 | 27250 | 26520 | 0 |
| 38 | Усач черный еловый большой | Казачинское | 0 | 7750 | 150 | 150 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 39 | Короед шестизубый | Каратузское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 295 | 295 | 295 |
| 40 | Усач черный еловый большой | Каратузское | 0 | 4065 | 4065 | 3434 | 3434 | 3567 | 1732 | 1732 |
| 41 | Короед шестизубый | Кизирское | 0 | 0 | 0 | 5.8 | 5.8 | 5.8 | 5.8 | 5.8 |

Таблица 1. Продолжение

| № | Вид насекомых-ксилофагов | Лесничество | Площади (в га) очагов насекомых-ксилофагов по годам | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| 42 | Усач черный еловый большой | Кизирское | 0 | 798 | 2961.1 | 2669.3 | 2650.9 | 2496.2 | 2496.2 | 2048.2 |
| 43 | Короед продолговатый | Кодинское | 84 | 84 | 84 | 84 | 84 | 84 | 84 | 84 |
| 44 | Короед шестизубый | Кодинское | 31 | 23.4 | 23.4 | 23.4 | 23.4 | 23.4 | 23.4 | 23.4 |
| 45 | Лубоед большой сосновый | Кодинское | 1580 | 1580 | 1580 | 0 | 1580 | 1580 | 1580 | 1529.8 |
| 46 | Заболонник березовый | Кодинское | 0 | 92 | 92 | 92 | 92 | 92 | 92 | 92 |
| 47 | Златка бронзовая | Кодинское | 0 | 360 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 48 | Златка лиственничная | Кодинское | 0 | 0 | 360 | 360 | 360 | 360 | 360 | 360 |
| 49 | Лубоед сосновый малый | Кодинское | 0 | 0 | 0 | 1580 | 0 | 0 | 21.2 | 21.2 |
| 50 | Усач черный еловый большой | Кодинское | 0 | 2391 | 2391 | 2391 | 2391 | 2391 | 2293 | 2578.9 |
| 51 | Полиграф уссурийский | Козульское | 0 | 0 | 724.5 | 884.2 | 887.5 | 505.4 | 1196.3 | 1174.6 |
| 52 | Усач черный еловый большой | Козульское | 0 | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 0 | 0 |
| 53 | Лубоед сосновый малый | Красноярское | 30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 54 | Лубоед большой сосновый | Красноярское | 17 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 55 | Полиграф уссурийский | Красноярское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 366.3 | 366.3 |
| 56 | Усач черный еловый большой | Красноярское | 0 | 89.5 | 84 | 84 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 57 | Усач черный еловый большой | Маганское | 0 | 83 | 83 | 82.5 | 82.5 | 82.5 | 82.5 | 82.5 |
| 58 | Заболонник березовый | Манзенское | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 59 | Короед продолговатый | Манзенское | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 60 | Лубоед еловый большой | Манзенское | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 61 | Усач черный еловый большой | Манзенское | 0 | 67.1 | 48.5 | 22 | 22 | 22 | 22 | 22 |

Таблица 1. Продолжение

| № | Вид насекомых-ксилофагов | Лесничество | Площади (в га) очагов насекомых-ксилофагов по годам | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| 62 | Златка бронзовая | Манское | 123 | 123 | 103 | 54 | 54 | 54 | 8 | 8 |
| 63 | Короед шестизубый | Манское | 978 | 1084.4 | 1025.9 | 1291 | 1305.9 | 1231.9 | 1181.9 | 1280.9 |
| 64 | Златка лиственничная | Манское | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 65 | Полиграф уссурийский | Манское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5.1 |
| 66 | Усач черный еловый большой | Манское | 0 | 574.2 | 571.4 | 598.1 | 583.2 | 583.2 | 583.2 | 583.2 |
| 67 | Усач черный еловый малый | Манское | 0 | 0 | 0 | 14.9 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 68 | Полиграф белопихтовый | Мининское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.4 | 707.22 | 749.1 |
| 69 | Усач черный еловый большой | Мининское | 0 | 8.1 | 8.1 | 8.1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 70 | Усач черный еловый большой | Мотыгинское | 0 | 42143.6 | 40644.6 | 40361.6 | 40361.6 | 40361.6 | 35780.6 | 15342 |
| 71 | Короед типограф | Назаровское | 27 | 16.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 72 | Полиграф уссурийский | Назаровское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1522.4 | 1470.4 |
| 73 | Короед продолговатый | Невонское | 4 | 4.2 | 4.2 | 4.2 | 4.2 | 4.2 | 4.2 | 4.2 |
| 74 | Лубоед сосновый малый | Невонское | 119 | 98.9 | 86.3 | 21.4 | 49.9 | 49.9 | 161.9 | 123.9 |
| 75 | Лубоед большой сосновый | Невонское | 39 | 39.4 | 39.4 | 0 | 21.4 | 21.4 | 21.4 | 21.4 |
| 76 | Заболонник березовый | Невонское | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| 77 | Златка лиственничная | Невонское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 245.5 | 245.5 |
| 78 | Лубоед пальцеходный | Невонское | 0 | 0 | 0 | 49.9 | 0 | 55 | 55 | 55 |
| 79 | Усач черный еловый большой | Невонское | 0 | 104.9 | 104.9 | 104.9 | 104.9 | 104.9 | 137.9 | 137.9 |
| 80 | Короед шестизубый | Пировское | 87 | 87 | 87 | 87 | 87 | 87 | 87 | 70 |
| 81 | Короед типограф | Пировское | 1125 | 1207.6 | 1052.6 | 1052.6 | 1052.6 | 1052.6 | 869.5 | 731.2 |
| 82 | Лубоед малый сосновый | Пировское | 43 | 72.6 | 72.6 | 48 | 59.6 | 59.6 | 59.6 | 59.6 |
| 83 | Лубоед большой сосновый | Пировское | 31 | 48 | 48 | 0 | 48 | 48 | 48 | 34.4 |

Таблица 1. Продолжение

| № | Вид насекомых-ксилофагов | Лесничество | Площади (в га) очагов насекомых-ксилофагов по годам | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| 84 | Заболонник березовый | Пировское | 97 | 97 | 97 | 97 | 97 | 97 | 97 | 0 |
| 85 | Полиграф белопихтовый | Пировское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 3 |
| 86 | Лубоед пальцеходный | Пировское | 0 | 0 | 0 | 59.6 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 87 | Усач черный еловый большой | Пировское | 0 | 5570.2 | 5532.7 | 5532.7 | 5532.7 | 5532.7 | 5343.2 | 3442 |
| 88 | Лубоед пальцеходный | Саяно-Шушенское | 1 | 1 | 1 | 53.9 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 89 | Златка бронзовая | Саянское | 16 | 16.3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 90 | Лубоед малый сосновый | Саянское | 107 | 82.4 | 53.9 | 0 | 53.9 | 53.9 | 53.9 | 53.9 |
| 91 | Златка лиственничная | Саянское | 0 | 0 | 16.3 | 16.3 | 16.3 | 16.3 | 16.3 | 16.3 |
| 92 | Усач черный еловый большой | Саянское | 0 | 1.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 93 | Усач черный еловый большой | Северо-Енисейское | 0 | 330.5 | 330.5 | 309.2 | 25.9 | 25.9 | 25.9 | 5.9 |
| 94 | Усач черный еловый большой | Саяно-Шушенское | 0 | 956 | 956.1 | 956.1 | 0 | 0 | 956.1 | 956.1 |
| 95 | Усач черный еловый малый | Таёжинское | 73 | 68.9 | 24.9 | 24.9 | 20 | 20 | 20 | 20 |
| 96 | Полиграф уссурийский | Таёжинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 275 | 355 |
| 97 | Усач черный еловый большой | Таёжинское | 0 | 2252.7 | 2135.2 | 1953.9 | 1310.4 | 1289.7 | 1281.4 | 1281.4 |
| 98 | Короед продолговатый | Терянское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 93.2 | 93.2 |
| 99 | Лубоед большой сосновый | Терянское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 70 | 70 |
| 100 | Усач черный еловый большой | Терянское | 0 | 759 | 759 | 759 | 759 | 759 | 654 | 654 |
| 101 | Короед продолговатый | Тунгуссо-Чунское | 48 | 30.7 | 30.7 | 30.7 | 30.7 | 0 | 30.7 | 30.7 |
| 102 | Короед шестизубый | Тунгуссо-Чунское | 74 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 103 | Лубоед малый сосновый | Тунгуссо-Чунское | 0 | 0 | 0 | 27.1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 104 | Лубоед большой сосновый | Тунгуссо-Чунское | 0 | 28.6 | 27.1 | 0 | 27.1 | 27.1 | 27.1 | 27.1 |

Таблица 1. Продолжение

| № | Вид насекомых-ксилофагов | Лесничество | Площади (в га) очагов насекомых-ксилофагов по годам | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| 105 | Усач черный еловый большой | Тунгуссо-Чунское | 0 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 |
| 106 | Усач черный еловый малый | Тюхтетское | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| 107 | Полиграф уссурийский | Тюхтетское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 38.3 | 306.3 | 278 |
| 108 | Усач черный еловый большой | Тюхтетское | 0 | 173 | 173 | 173 | 173 | 173 | 172.5 | 172.5 |
| 109 | Короед продолговатый | Ужурское | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 | 7 |
| 110 | Усач черный еловый большой | Ужурское | 0 | 35 | 35 | 35 | 35 | 35 | 35 | 35 |
| 111 | Златка лиственничная | Усинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 91 | 91 | 91 |
| 112 | Короед шестизубый | Усинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 209 | 209 | 209 |
| 113 | Усач черный еловый большой | Усинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1499 | 1499 | 1499 |
| 114 | Усач черный еловый большой | Усольское | 0 | 1666 | 1666 | 39 | 39 | 39 | 39 | 39 |
| 115 | Лубоед малый сосновый | Уярское | 14 | 14 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 116 | Усач черный еловый большой | Уярское | 0 | 346.5 | 346.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 117 | Лубоед малый сосновый | Хребтовское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 118 | Лубоед большой сосновый | Хребтовское | 0 | 84 | 84 | 84 | 84 | 84 | 84 | 84 |
| 119 | Усач черный еловый большой | Хребтовское | 0 | 768 | 768 | 768 | 717 | 717 | 717 | 717 |
| 120 | Лубоед малый сосновый | Чунское | 291 | 281 | 281 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 121 | Усач черный еловый малый | Чунское | 3 | 1.5 | 1.5 | 1.5 | 1.5 | 21.5 | 21.5 | 21.5 |
| 122 | Заболонник березовый | Чунское | 61 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 4 |
| 123 | Лубоед еловый большой | Чунское | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 31 | 31 |
| 124 | Усач черный еловый большой | Чунское | 0 | 1552 | 0 | 0 | 956.1 | 956.1 | 17 | 17 |

## Методы

В любом сообществе, состоящем из большого числа видов, маловероятно, чтобы какой-то экологический фактор оказывал влияние лишь на один вид из всего сообщества. Действие экологического фактора и одновременная реакция на него нескольких видов может говорить о наличии взаимосвязей между видами, о возможной соединенности в комплекс в сообществе, о наличии сопряженности популяционной динамики. Эта сопряженность выявляется в виде корреляции между количественными характеристиками популяций видов. Выделяют два основных типа сопряженности: временная сопряженность нескольких видов в одном местообитании и пространственная сопряженность популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях. Временная сопряженность проявляется в том, что динамика численности разных видов комплекса может протекать синхронно в одном местообитании, как, например, подъемы численности сосновой пяденицы и комплекса взаимосвязанных с этим видом насекомых-филлофагов в Краснотуранском бору на территории Красноярского края (Пальникова и др., 2014). Пространственную сопряженность отдельного вида можно охарактеризовать, например, числом лесничеств, в которых наблюдаются вспышки его массового размножения в данный момент времени.

При изучении пространственной сопряженности некоторого вида $k$ в $N$ = 62 местообитаниях (лесничествах) в течение $M$ = 8 лет использовалась для анализа матрица $A(k)=||a_{ijk}||$ размерности ($N$ x $M$), в которой в ячейке ($i$, $j$) представлены данные о площади повреждения насаждения видом $k$ в $i$-м лесничестве в $j$-м году. Такие матрицы строились для каждого из $P$ = 15 зарегистрированных видов ксилофагов.

При изучении временной сопряженности $P$ видов в местообитании $m$ используется матрица $B(m)=||b_{ijm}||$ размерности ($P$ x $M$), в которой в ячейке ($i$, $j$) представлены данные по показателю повреждения насаждений в этом местообитании видом $i$ в год $j$. Такие матрицы строились для каждого из $N$ = 62 лесничеств.

15 матриц $A(k)$ использовались для оценки пространственной сопряженности популяционной динамики отдельного вида насекомого в разных местообитаниях (лесничествах). Для расчетов пространственной сопряженности использовались значения коэффициентов корреляции между строками матриц $A(k)$ для каждого из 15 изученных видов ксилофагов. В результате таких расчетов для всех 15 видов ксилофагов были получены корреляционные матрицы пространственной сопряженности размером ($N$ x $N$), в которых отдельная ячейка ($i$, $j$) характеризовала пространственную сопряженность в течение 2007–2014 гг. развития вспышек массового размножения отдельного вида ксилофагов в лесничествах $i$ и $j$. Если абсолютное значение коэффициента корреляции в ячейке было значимо согласно стандартным статистическим критериям, это указывало на пространственную сопряженность (в случае отрицательного значения коэффициента корреляции – антисопряженность) развития очагов отдельного вида в двух лесничествах $i$ и $j$. Положительное значение коэффициента корреляции в ячейке корреляционной матрицы указывало на то, что при появлении очага массового размножения отдельного вида в одном лесничестве подобный же очаг появляется в другом лесничестве. При отрицательном значении коэффициента корреляции появление очага в одном лесничестве было связано с отсутствием очага изучаемого вида в другом лесничестве.

62 корреляционные матрицы $B(m)$ использовались для оценки временной сопряженности массового размножения разных видов ксилофагов в одном лесничестве. Для расчетов использовались значения коэффициентов корреляции между строками матриц $B(m)$. Если коэффициент корреляции был положительным, это указывало на то, что присутствие одного вида из комплекса ксилофагов являлось фактором, оказывающим влияние на появление другого вида, т. е. наличие временной сопряженности в динамике численности между разными видами ксилофагов в одном местообитании (лесничестве). Если коэффициент корреляции оказывался отрицательным, это указывало на то, что наличие в очаге одного вида не оказывало влияние на появление другого вида.

Для расчета корреляционных матриц использовался статистический пакет Statistica 6.0. При расчете оценивалась статистическая значимость каждого коэффициента корреляции в корреляционных матрицах на уровне $p$ = 0.90. Если отдельный коэффициент корреляции в корреляционной матрице оказывался незначимым на выбранном уровне $p$, то из этого делался вывод об отсутствии пространственной синхронности поврежде-

ний насаждений вредителями одного вида в разных местообитаниях или временной синхронности повреждений насаждений вредителями нескольких видов в одном местообитании.

## Результаты

Временная синхронизация характеризует ситуацию, когда на одной территории наблюдаются вспышки массового размножения нескольких видов. Для ксилофагов такой эффект может быть связан с изменением в состоянии кормовых древесных растений на территории. Различные лесничества на территории Красноярского края различаются по количеству зарегистрированных в них очагов массового размножения ксилофагов. «Рекордсменом» по числу очагов разных видов ксилофагов является Гремучинское лесничество, на территории которого в течение 2007–2014 гг. наблюдались очаги массового размножения 11 видов ксилофагов. Также большое число очагов разных видов стволовых вредителей наблюдалось на территориях Кодинского, Пировского, Манского и Невонского лесничеств. В 11 лесничествах наблюдались очаги массового размножения только одного вида; в 16 лесничествах вспышек массового размножения ксилофагов за 2007–2014 гг. не отмечалось.

Распределение лесничеств по количеству в них очагов массового размножения различных видов ксилофагов приведено на рис. 1. Почти в двух третях (65.6 %) от общего числа лесничеств (61) количество очагов ксилофагов не превосходит 2.

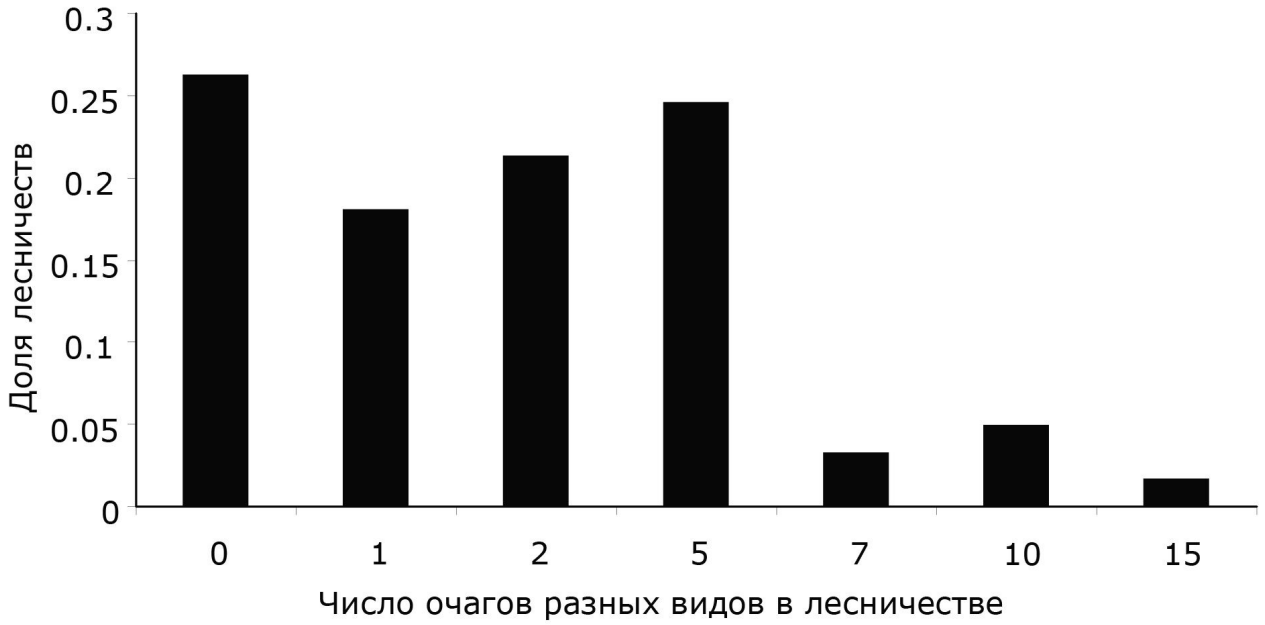



Рис. 1. Распределение лесничеств на территории Красноярского края по числу в них очагов массового размножения различных видов ксилофагов

Fig. 1. Distribution of forest areas in Krasnoyarsk region by the number of outbreaks of various xylophages species

Распределение очагов массового размножения ксилофагов на территории Красноярского края зависит от природно-климатических условий, в которых расположены леса. В табл. 2 приведены характеристики встречаемости очагов стволовых насекомых в зависимости от лесорастительной зоны, в которой расположено лесничество (Государственный доклад…, 2018).

Таблица 2. Встречаемость очагов стволовых насекомых в зависимости от лесорастительной зоны, в которой расположено лесничество

Table 2. Occurence of outbreaks of various types of xylophages depending on the zone in which the forest area is situated

| Лесорастительная зона | Всего лесничеств | Число лесничеств с зарегистрированными очагами массового размножения | Доля лесничеств с очагами массового размножения | Среднее число зарегистрированных очагов массового размножения на лесничество |
|---|---|---|---|---|
| Таежная зона | 17 | 12 | 0.71 | 4.75 |
| Лесостепная зона | 36 | 28 | 0.78 | 2.79 |
| Южносибирская горная зона | 9 | 5 | 0.55 | 2.00 |

Доля лесничеств с очагами массового размножения стволовых вредителей для Таежной зоны составляет 71 %; для Лесостепной зоны – 78 %, для Южносибирской горной зоны – 55 %.

Во всех трех лесорастительных зонах среднее число зарегистрированных очагов массового размножения ксилофагов не меньше 2. Для Таежной зоны это 4.75, для Лесостепной зоны – 2.79, для Южносибирской горной зоны – 2. Различные виды насекомых-ксилофагов очень сильно различаются по площади территорий, на которых возникали и действовали очаги их массового размножения (табл. 3).

Таблица 3. Распределение видов насекомых-ксилофагов по максимальной годичной площади (га) очагов массового размножения на территории Красноярского края

Table 3. Maximum annual area (ha) of xylophage foci in the territory of Krasnoyarsk Region

| Ранг вида | Вид насекомых-ксилофагов | Максимальная годичная площадь очагов, га |
|---|---|---|
| 1 | Усач черный еловый большой | 153085.0 |
| 2 | Полиграф уссурийский (белопихтовый) | 8437.6 |
| 3 | Усач черный сосновый | 7050.3 |
| 4 | Короед шестизубый | 3250.7 |
| 5 | Лубоед большой сосновый | 2031.5 |
| 6 | Короед-типограф | 1223.8 |
| 7 | Лубоед малый сосновый | 928.0 |
| 8 | Златка лиственничная | 809.1 |
| 9 | Короед большой лиственничный (продолговатый) | 314.0 |
| 10 | Заболонник березовый | 218.0 |
| 11 | Златка бронзовая | 184.0 |
| 12 | Усач черный еловый малый | 87.0 |
| 13 | Лубоед пальцеходный | 55.0 |
| 14 | Скрипун большой осиновый | 35.0 |
| 15 | Лубоед большой еловый | 31.0 |

Из данных табл. 3 видно, что размеры очагов массового размножения разных видов ксилофагов существенно различались. Так, максимальная годичная площадь очагов массового размножения *Monochamus urussovi* (153085 га) почти в 5000 (!) раз превосходит максимальную годичную площадь очагов *Dendroctonus micans* (31 га).

В качестве примера расчета временной сопряженности появления очагов массового размножения различных видов ксилофагов в одном лесничестве в табл. 4 приведены данные по площади поврежденных лесных насаждений (га) на территории Гремучинского лесничества (данные выделены из табл. 1). В ходе лесопатологических обследований лесных насаждений в течение 2007–2014 гг. в Гремучинском лесничестве отмечены 9 видов ксилофагов. Массовое размножение лубоеда пальцеходного отмечено один раз, при этом площадь поврежденных им насаждений составила чуть более 15 га. Скрипун осиновый в массе размножался в течение 2012–2014 гг., повреждая древостои на небольшой площади. Ежегодно в насаждениях Гремучинского лесничества отмечаются очаги короеда шестизубого, лубоеда малого соснового и усача черного елового большого (начиная с 2008 г.). Комплексные очаги массового размножения ксилофагов формируются в результате подъема численности одновременно 5–6 видов насекомых. Начиная с 2012 г. в очагах одновременно регистрируются 7 видов ксилофагов (см. табл. 4).

Таблица 4. Площади очагов (га) различных видов стволовых насекомых на территории Гремучинского лесничества

Table 4. Areas (ha) of outbreak foci of various species of insects-xylophages on the territory of the Gremuchinsky forestry

| Вид насекомых-ксилофагов | Площадь очагов (га) стволовых насекомых по годам | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2007 | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| Златка бронзовая | 45 | 45 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Короед продолговатый | 41 | 41 | 41 | 5.4 | 5.4 | 188.1 | 78.4 | 30.2 |
| Короед шестизубый | 423 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 | 213.6 |
| Лубоед сосновый малый | 298 | 297.8 | 297.8 | 23.1 | 15.2 | 15.2 | 15.2 | 80 |
| Лубоед сосновый большой | 39 | 25.1 | 25.1 | 0 | 23.1 | 259 | 121.3 | 48.6 |
| Златка лиственничная | 0 | 0 | 45 | 45 | 45 | 45 | 45 | 96.3 |
| Скрипун осиновый | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 35 | 35 | 12.8 |
| Лубоед пальцеходный | 0 | 0 | 0 | 15.2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Усач черный еловый большой | 0 | 3287.4 | 3279.6 | 3241.2 | 3241.2 | 3241.2 | 3203.2 | 3203.2 |

По данным табл. 4, согласно приведенной выше методике расчетов, вычислялась корреляционная матрица временной сопряженности очагов разных видов ксилофагов на территории этого лесничества (табл. 5).

Таблица 5. Корреляционная матрица временной сопряженности очагов массового размножения ксилофагов в Гремячинском лесничестве

Table 5. Correlation matrix of the temporary conjugation of xylophage outbreaks in the Gremyachinsky forest area

| № вида | Вид насекомых-ксилофагов* | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| 1 | 1.000 | -0.134 | **0.655**** | **0.737*** | -0.258 | **-0.814*** | -0.403 | -0.218 | -0.642 |
| 2 | | 1.000 | -0.088 | -0.220 | **0.976*** | -0.005 | **0.804*** | -0.331 | 0.085 |
| 3 | | | 1.000 | 0.483 | -0.136 | -0.533 | -0.264 | -0.143 | **-1.000*** |
| 4 | | | | 1.000 | -0.405 | -0.590 | -0.559 | -0.308 | -0.464 |
| 5 | | | | | 1.000 | 0.123 | **0.881*** | -0.321 | 0.129 |
| 6 | | | | | | 1.000 | 0.313 | 0.064 | 0.516 |
| 7 | | | | | | | 1.000 | -0.264 | 0.249 |
| 8 | | | | | | | | 1.000 | 0.142 |
| 9 | | | | | | | | | 1.000 |

Примечание. * – виды: 1 – златка бронзовая, 2 – короед большой лиственничный (продолговатый), 3 – короед шестизубый, 4 – лубоед малый сосновый, 5 – лубоед большой еловый, 6 – златка лиственничная, 7 – скрипун большой осиновый, 8 – лубоед пальцеходный, 9 – усач черный еловый большой. ** – корреляции значимы на уровне p = 0.90.

Как известно, для видов *i* и *j* коэффициент корреляции *r (i, j) = r (j, i)*, поэтому корреляционная матрица симметрична относительно главной диагонали, и данные ниже главной диагонали можно не приводить. Как показано в табл. 5, возможна положительная сопряженность встречаемости очагов двух видов в одном лесничестве (коэффициент корреляции $r > 0$ и значим на уровне $p = 0.90$) и отрицательная сопряженность очагов двух видов в одном лесничестве ($r < 0$ и значим на уровне $p = 0.90$). В первом случае при наличии в лесничестве очага одного вида большей частью встречается и очаг положительно сопряженного вида. Так, положительно сопряжены очаги массового размножения короеда большого лиственничного (продолговатого) (вид 2) и лубоеда соснового большого (вид 5). Для этих видов коэффициент корреляции $r$ (2, 5) = +0.976. Положительно сопряжены очаги массового размножения короеда большого лиственничного (продолговатого) (вид 2) и скрипуна большого осинового (вид 7). Для этих видов коэффициент корреляции $r$ (2, 7) = +0.804.

При отрицательной сопряженности в случае наличия очага одного вида очаг другого вида не встречается. Так происходит с очагами короеда шестизубого (вид 3) и усача черного елового большого (вид 9). Для этих видов коэффициент корреляции $r$ (3, 9) = - 1.0.

На основе расчетов корреляционных матриц временной сопряженности очагов массового размножения комплекса насекомых-ксилофагов в различных лесничествах Красноярского края выявлена положительная сопряженность в динамике ряда видов ксилофагов (табл. 6).

Усач черный сосновый *M. galloprovincialis* (см. табл. 6) является видом, с которым сопряжено наибольшее число очагов других видов-ксилофагов данного комплекса. Сопряженные очаги этот вид образует с 10 другими видами, из них наиболее часто взаимосвязаны очаги усача черного соснового и заболонника березового. Усач черный сосновый повреждает все хвойные, но наиболее сильно – сосну обыкновенную. При прохождении дополнительного питания в кронах деревьев жуки обгладывают кору тонких веток, чем при массовом размножении существенно ослабляют деревья. Помимо хвойных деревьев жуки могут повреждать ветви и лиственных пород, таких как береза и осина. Заболонник березовый широко распространен и повреждает, как правило, старые и ослабленные березы. Так как эти виды не конкурируют за кормовой ресурс, то сопряженность их очагов, по П. Морану (Moran, 1953), может быть связана

Таблица 6. Положительная сопряженность очагов отдельных видов ксилофагов
Table 6. Positive temporary conjugation of foci of certain types of xylophages

| Вид насекомых-ксилофагов | Число сопряженных видов | Наиболее частый взаимосвязанный вид |
|---|---|---|
| Усач черный сосновый | 10 | Заболонник березовый |
| Лубоед большой сосновый | 8 | Лубоед малый сосновый |
| Короед шестизубый | 8 | Усач черный сосновый |
| Усач черный еловый большой | 8 | Усач черный сосновый |
| Заболонник березовый | 7 | Усач черный еловый большой |
| Златка лиственничная | 6 | Златка бронзовая |
| Полиграф уссурийский (белопихтовый) | 6 | Усач черный еловый большой |
| Златка бронзовая | 5 | Златка лиственничная |
| Короед большой лиственничный (продолговатый) | 5 | Усач черный сосновый |
| Короед-типограф | 4 | |
| Лубоед малый сосновый | 4 | Усач черный сосновый |
| Лубоед большой еловый | 3 | |
| Лубоед пальцеходный | 3 | Лубоед большой сосновый |
| Скрипун большой осиновый | 2 | |
| Усач черный еловый малый | 2 | |

с общностью требований к климатическим условиям.

Достаточно большая сопряженность с очагами других видов характерна для лубоеда большого соснового, короеда шестизубого и усача черного елового большого. Число взаимосвязанных видов стволовых насекомых с этими тремя видами равно 8. При этом максимально часто сопряженными видами являются лубоед малый сосновый и усач черный сосновый.

Лубоед малый сосновый, как и лубоед большой сосновый, встречается в ареале сосны обыкновенной повсеместно. Жуки питаются на ослабленных соснах. Район поселения – вершины, крупные ветви, центральная часть стволов деревьев различного возраста. Кроме этого, лубоед «стрижкой» ослабляет здоровые, еще не заселенные им сосны, тем самым подготавливая базу для дальнейшего расселения.

Жуки лубоеда большого соснового нападают на ослабленные сосны, часто образуют очаги на гарях, в очагах корневой губки, в условиях техногенной нагрузки. Эти виды относятся к весеннему фенологическому комплексу стволовых вредителей.

Черные хвойные усачи развиваются на всех хвойных породах. Жуки дополнительно питаются в кронах деревьев хвоей и лубом на побегах и ветвях живых деревьев. Большой черный еловый усач в лесах Сибири и Дальнего Востока размножается в огромных количествах в очагах сибирского шелкопряда, на гарях, в местах крупных лесозаготовок. Все хвойные усачи заселяют и стоящие, и поваленные деревья (Лесная энтомология, 2010). Эти виды могут выступать в качестве конкурентов, однако все же формируют сопряженные (комплексные) очаги. Это связано с тем, что лубоед большой сосновый, лубоед малый сосновый, черные хвойные усачи способны к дополнительному питанию на имагинальной фазе. Дополнительное питание жуки проводят на побегах и ветвях жизнеспособных деревьев, ослабляя их и расширяя свою кормовую базу. Кроме этого, совместное освоение древесных растений различными видами ксилофагов позволяет преодолеть сопротивление физиологических систем дерева (Исаев, Гирс, 1975).

Пространственную сопряженность очагов массового размножения отдельного вида можно охарактеризовать числом лесничеств, в которых наблюдаются вспышки его массового размножения. Так, очаги массового раз-

множения усача черного елового большого встречались в 36 лесничествах, усача черного соснового – в 20, лубоеда малого соснового и полиграфа уссурийского – в 13 лесничествах. К числу часто встречающихся на территории края видов следует отнести лубоеда большого соснового, короеда-типографа (в 10 лесничествах). Скрипун большой осиновый с очагом площадью 35 га зафиксирован на территории одного лесничества (см. табл. 1). Причинами пространственной сопряженности могут выступать синхронизация популяционной динамики и состояния кормовых растений, сходство реакции популяций на изменение погоды в различных местообитаниях.

Риск вспышек массового размножения отдельного вида ксилофагов на территории края можно характеризовать, используя следующие показатели: доля лесничеств, в которых встречаются очаги этого вида, показатели сопряженности очагов этого вида в разных лесничествах, площадь очагов массового размножения данного вида по отношению к общей площади лесных насаждений. Чем больше эти значения, тем больше риск вспышек данного вида ксилофагов.

В качестве иллюстрации приведем оценку риска возникновения вспышки массового размножения усача черного елового большого в лесничествах на территории Красноярского края на протяжении 2007–2014 гг.

Имея данные по площади очагов *Monochamus urussovi* в пространстве лесничеств Красноярского края и времени (2008–2014 гг.) (табл. 7), рассчитаем корреляционную матрицу пространственной сопряженности очагов усача черного елового большого в различных лесничествах на территории Красноярского края. В табл. 8 приведен фрагмент этой корреляционной матрицы (привести целиком корреляционную матрицу затруднительно ввиду ее больших размеров).

Анализ табл. 8 позволяет выделить территории с синхронными в пространстве очагами массового размножения усача черного елового большого. Так, например, динамика развития очагов усача черного елового большого совпадает в Гремучинском, Енисейском и Усольском лесничествах (коэффициенты корреляции более 0.78), тогда как временная динамика развития очага этого вида антикоррелирует в Ачинском и Кизирском лесничествах. Таким образом, доля лесничеств, в которых отмечаются очаги данного вида, равна 0.581. По всему комплексу рассмотренных ксилофагов информация по площади очагов и доли лесничеств, в которых встречаются очаги, приведена в табл. 9.

Риски развития вспышек массового размножения различных видов ксилофагов на территориях разных лесничеств можно представить графически на рис. 2, где по оси абсцисс на этом графике – доля $q$ лесничеств, в которых наблюдаются вспышки данного вида, а по оси ординат – логарифм доли $S_0$ площади очагов данного вида от общей территории лесов края. Точка на плоскости характеризует отдельный вид. В качестве примера отмечены точки, характеризующие усача черного елового большого (точка 1), усача черного соснового (точка 2), короеда шестизубого (точка 3).

Точки в нижнем левом углу плоскости $\{q, \ln S_0\}$ характеризуют виды с низким уровнем воздействия на лес (мала доля лесничеств, в которых встречаются очаги этих видов ксилофагов, и малы площади очагов). К этой группе принадлежат большинство видов из изученного энтомокомплекса: лубоед большой еловый, скрипун большой осиновый, лубоед пальцеходный, усач черный еловый малый, златка бронзовая и др. Точки в верхнем правом углу плоскости $\{q, \ln S_0\}$ характеризуют виды ксилофагов с сильным воздействием на лес (очаги массового размножения этих видов встречаются в большинстве лесничеств на территории Красноярского края и площади очагов велики). К видам из этой группы принадлежат усач черный еловый большой, усач черный сосновый, лубоед малый сосновый, полиграф уссурийский (белопихтовый). В верхнем левом углу плоскости $\{q, \ln S_0\}$ на рис. 2 должны находиться точки, характеризующие локально воздействующие виды (встречающиеся в малом числе лесничеств, но при этом площади очагов в этих лесничествах велики). В нижнем правом углу плоскости $\{q, \ln S_0\}$ должны находиться точки, характеризующие диффузно воздействующие виды с очагами в большом числе лесничеств, но с малой площадью. Однако, как это видно из рис. 2, локально и диффузно воздействующих видов ксилофагов на территории лесничеств Красноярского края в течение времени исследований не встречалось.

## Обсуждение

Проблема возникновения очагов и повторяемость вспышек массовых размножений дендрофильных насекомых в течение многих десятилетий занимает ведущее ме-

Таблица 7. Площади очагов *Monochamus urussovi Fisch.* в лесничествах на территории Красноярского края на протяжении 2008–2014 гг.

Table 7. Areas of outbreak foci for *Monochamus urussovi Fisch*. on Krasnoyarsk Region territory for 2008–2014

| Лесничество | Площадь очагов *Monochamus urussovi Fisch*.(га) по годам | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2008 | 2009 | 2010 | 2011 | 2012 | 2013 | 2014 |
| Ачинское | 13.7 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 | 13 |
| Балахтинское | 41.5 | 35.3 | 33.2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Боготольское | 373.8 | 350.8 | 350.8 | 350.8 | 350.8 | 25 | 25 |
| В.-Манское | 659 | 659 | 609 | 609 | 609 | 609 | 609 |
| Гремучинское | 3287.4 | 3279.6 | 3241.2 | 3241.2 | 3241.2 | 3203.2 | 3203.2 |
| Мининское | 8.1 | 8.1 | 8.1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Дзержинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 |
| Д.-Мостовское | 95.3 | 95.3 | 205.3 | 110 | 110 | 110 | 110 |
| Енисейское | 10081 | 10144 | 1711 | 2227 | 2227 | 831 | 831 |
| Ермаковское | 3280.4 | 3280.4 | 3280.4 | 3280.4 | 3280.4 | 3140 | 3140 |
| Ирбейское | 35508 | 35508 | 35508 | 35508 | 27250 | 26520 | 0 |
| Казачинское | 7750 | 150 | 150 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Каратузское | 4065 | 4065 | 3434 | 3434 | 3567 | 1732 | 1732 |
| Кодинское | 2391 | 2391 | 2391 | 2391 | 2391 | 2293 | 2578.9 |
| Козульское | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 3.9 | 0 | 0 |
| Красноярское | 89.5 | 84 | 84 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Кизирское | 798 | 2961.1 | 2669.3 | 2650.9 | 2496.2 | 2496.2 | 2048.2 |
| Маганское | 83 | 83 | 82.5 | 82.5 | 82.5 | 82.5 | 82.5 |
| Манзенское | 67.1 | 48.5 | 22 | 22 | 22 | 22 | 22 |
| Манское | 574.2 | 571.4 | 598.1 | 583.2 | 583.2 | 583.2 | 583.2 |
| Мотыгинское | 42143.6 | 40644.6 | 40361.6 | 40361.6 | 40361.6 | 35780.6 | 15342 |
| Невонское | 104.9 | 104.9 | 104.9 | 104.9 | 104.9 | 137.9 | 137.9 |
| Пировское | 5570.2 | 5532.7 | 5532.7 | 5532.7 | 5532.7 | 5343.2 | 3442 |
| С.-Шушенское | 956 | 956.1 | 956.1 | 0 | 0 | 956.1 | 956.1 |
| Саянское | 1.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| С.-Енисейское | 330.5 | 330.5 | 309.2 | 25.9 | 25.9 | 25.9 | 5.9 |
| Таёжинское | 2252.7 | 2135.2 | 1953.9 | 1310.4 | 1289.7 | 1281.4 | 1281.4 |
| Терянское | 759 | 759 | 759 | 759 | 759 | 654 | 654 |
| Т.-Чунское | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 | 0.6 |
| Тюхтетское | 173 | 173 | 173 | 173 | 173 | 172.5 | 172.5 |
| Ужурское | 35 | 35 | 35 | 35 | 35 | 35 | 35 |
| Усольское | 1666 | 1666 | 39 | 39 | 39 | 39 | 39 |
| Уярское | 346.5 | 346.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Хребтовское | 768 | 768 | 768 | 717 | 717 | 717 | 717 |
| Чунское | 1552 | 0 | 0 | 956.1 | 956.1 | 17 | 17 |
| Усинское | 0 | 0 | 0 | 0 | 1499 | 1499 | 1499 |

Таблица 8. Фрагмент корреляционной матрицы пространственной сопряженности очагов усача черного елового большого в различных лесничествах на территории Красноярского края

Table 8. A fragment of the correlation matrix of spatial contiguity of the foci of the Monochamus urussovi Fisch in various forestries in the Krasnoyarsk Territory

| Номер лесничества | Номер лесничества* | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 5 | 7 | 9 | 16 | 17 | 20 | 32 |
| 1 | 1.00 | **0.60**** | -0.35 | **0.64*** | 0.51 | **-0.92*** | -0.42 | **0.65*** |
| 5 | | 1.00 | **-0.76*** | **0.91*** | **0.78*** | -0.30 | -0.51 | **0.85*** |
| 7 | | | 1.00 | **-0.60*** | **-0.75*** | 0.06 | 0.09 | -0.55 |
| 9 | | | | 1.00 | **0.75*** | -0.37 | **-0.75*** | **0.99*** |
| 16 | | | | | 1.00 | -0.25 | -0.14 | **0.74*** |
| 17 | | | | | | 1.00 | 0.31 | -0.40 |
| 20 | | | | | | | 1.00 | **-0.76*** |
| 32 | | | | | | | | 1.00 |

Примечание. * – лесничества: 1 – Ачинское, 5 – Гремучинское, 7 – Дзержинское, 9 – Енисейское, 16 – Красноярское, 17 – Кизирское, 20 – Манское, 32 – Усольское. ** – коэффициент корреляции значим при $p$ = 0.90.

Таблица 9. Встречаемость очагов массового размножения отдельных видов ксилофагов в лесничествах на территории Красноярского края на протяжении 2007–2014 гг.

Table 9. Occurrence of outbreaks foci of certain xylophages species in forest areas of Krasnoyarsk Region during 2007–2014

| Вид насекомых-ксилофагов | Максимальная годичная площадь очагов, га | Число лесничеств с очагами данного вида | Доля лесничеств с очагами данного вида | Отношение площадей очагов к площадям лесных насаждений |
|---|---|---|---|---|
| Усач черный еловый большой | 153085 | 36 | 0.581 | 0.00156 |
| Полиграф уссурийский (белопихтовый) | 8437.6 | 13 | 0.210 | $8.61*10^{-5}$ |
| Усач черный сосновый | 7050.3 | 20 | 0.323 | $7.19488*10^{-5}$ |
| Короед шестизубый | 3250.7 | 2 | 0.032 | $3.31736*10^{-5}$ |
| Лубоед малый сосновый | 2031.5 | 10 | 0.161 | $2.07316*10^{-5}$ |
| Короед-типограф | 1223.8 | 10 | 0.161 | $1.2489*10^{-5}$ |
| Лубоед малый сосновый | 928 | 13 | 0.210 | $9.47031*10^{-6}$ |
| Златка лиственничная | 809.1 | 6 | 0.097 | $8.25692*10^{-6}$ |
| Короед большой лиственничный (продолговатый) | 314 | 9 | 0.145 | $3.20439*10^{-6}$ |
| Заболонник березовый | 218 | 7 | 0.113 | $2.22471*10^{-6}$ |
| Златка бронзовая | 184 | 4 | 0.065 | $1.87773*10^{-6}$ |
| Усач черный еловый малый | 87 | 6 | 0.097 | $8.87841*10^{-7}$ |
| Лубоед пальцеходный | 55 | 5 | 0.081 | $5.61279*10^{-7}$ |
| Скрипун большой осиновый | 35 | 1 | 0.016 | $3.57177*10^{-7}$ |
| Лубоед большой еловый | 31 | 2 | 0.032 | $3.16357*10^{-7}$ |

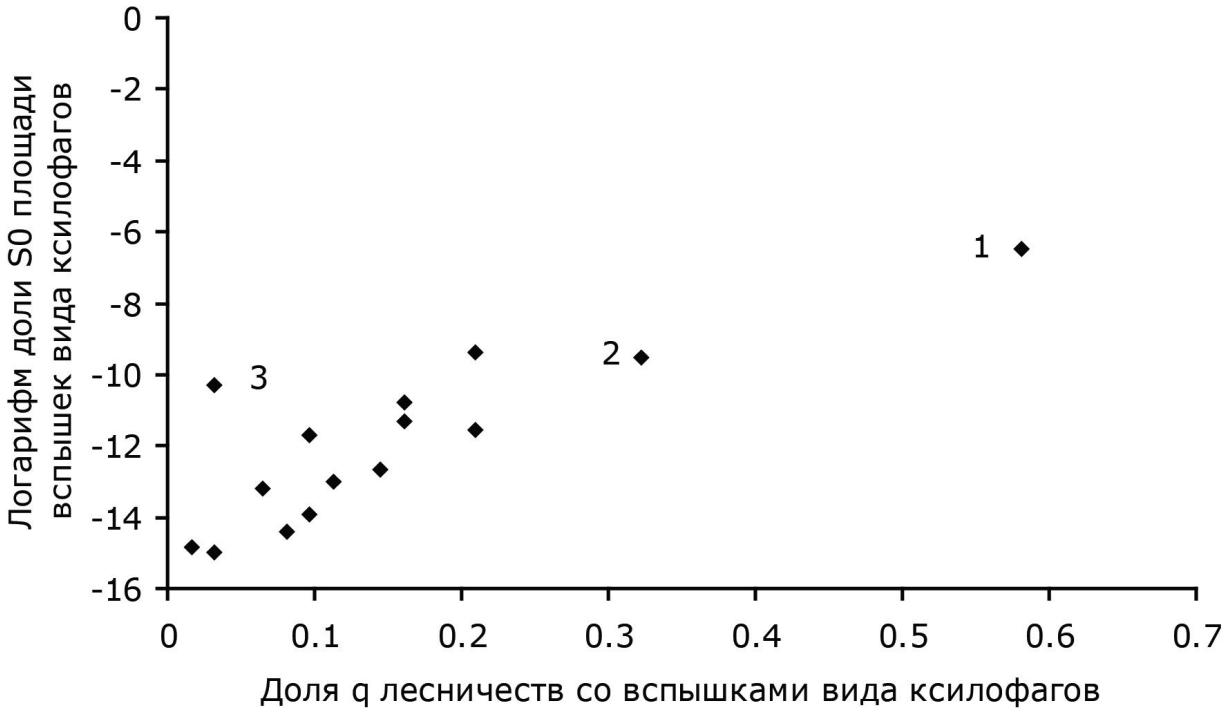



Рис. 2. Риски вспышек массового размножения различных видов ксилофагов
Fig. 2. The risks of outbreaks of various xylophages species

сто в экологических исследованиях во всем мире. В середине двадцатых годов XX века экологами были выдвинуты теоретические представления о периодичности массовых размножений, их взаимодействии с циклами солнечной активности, климата и естественных врагов (энтомофагов). Главным же фактором динамики численности стволовых насекомых является количество и качество корма. Погода и другие экологические факторы оказывают опосредованное влияние на динамику популяций через состояние кормовых растений. В отечественной и зарубежной экологической литературе давно поднимается вопрос о связи популяционных циклов насекомых с климатическими факторами. Известно (Берриман, 1990), что циклы разных популяций одного вида, разделенных большими расстояниями, могут проходить синхронно друг с другом. Механизмы, обеспечивающие синхронное увеличение численности популяций насекомых на обширной территории, детально еще не известны. Предполагается, что причиной синхронизации вспышек массового размножения насекомых может быть некоторый внешний фактор, воздействие которого приводит к одновременному развитию локальных вспышек. В частности, такими синхронизирующими факторами могут быть изменение активности Солнца (Чижевский, 1973), летние засухи на обширной территории (Кондаков, 1974, 2002). Так как ритм солнечной активности определяет динамику воздействия солнечной радиации одновременно на всей планете, а вспышки численности различных видов насекомых не синхронизированы во времени и пространстве, то предполагается, что синхронизирующий фактор и есть сочетание ритма солнечной активности и локальных планетарных ритмов (Moran, 1953). По мнению разных авторов, причиной сопряженности популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях может быть эффект П. Морана, связанный с однородностью климатических условий на значительной территории и сходством реакции популяций на изменение погоды в различных местообитаниях (Максимов, 1989; Bjornstad, Bascompte, 2001; Пальникова и др., 2014). Показано (Liebhold, Kamata, 2000; Liebhold et al., 2004), что степень сопряженности популяционной динамики одного вида в разных местообитаниях монотонно уменьшается с увеличением расстояния между этими местообитаниями. Если же уровень сопряженности динамики популяций не уменьшается при увеличении расстояния между местообитаниями, а расстояние между ними существенно превосходит радиус индивидуаль-

ного перемещения особей изучаемого вида, то следует говорить о его глобальной пространственной когерентности, связанной с реакцией популяций на воздействие мощного модифицирующего фактора.

Динамика распространения очагов, синхронность их формирования в пространстве и степень синхронности формирования очагов разных видов в одном местообитании имеют практическое значение. Однако для этого требуются материалы по инвентаризации очагов популяций дендрофильных видов на территориях лесничеств, выполненные специалистами. Использование корреляционных матриц пространственной сопряженности для отдельного вида позволяет при обнаружении очагов массового размножения этого вида ксилофагов в одном лесничестве дать оценку рисков возникновения вспышек этого вида в других лесничествах. Использование корреляционной матрицы временной сопряженности динамики нескольких видов в отдельном лесничестве позволяет при обнаружении очага массового размножения одного вида ксилофагов в этом лесничестве дать оценки рисков развития вспышек других видов ксилофагов в этом лесничестве.

## Заключение

1. Наиболее опасными видами насекомых-ксилофагов по риску воздействия на лесные насаждения на территории Красноярского края являются: *Monochamus urussovi* Fisch., *Polygraphus proximus* Blandf., *Monochamus galloprovincialis* Ol., *Tomicus piniperda* L.

2. Для оценки риска развития сопряженных очагов ряда видов в одном лесничестве можно использовать корреляционные матрицы временной сопряженности популяций ксилофагов. Так, например, для Гремучинского лесничества высок риск одновременного развития (временной сопряженности) нескольких видов ксилофагов: короеда большого лиственничного (продолговатого) и лубоеда большого соснового; короеда большого лиственничного (продолговатого) и скрипуна большого осинового; лубоеда большого соснового и скрипуна большого осинового; златки бронзовой и лубоеда малого соснового; златки бронзовой и короеда шестизубого.

3. Для оценки риска пространственной сопряженности массового размножения конкретного вида ксилофага в разных лесничествах можно использовать корреляционные матрицы пространственной сопряженности очагов данного вида. Наибольшая степень пространственной сопряженности очагов характерна для усача черного елового большого, усача черного соснового, полиграфа уссурийского (белопихтового). Это указывает на пространственную распространенность данных видов, следует ожидать одновременного появления очагов размножения этих видов на территории различных лесничеств.

## Библиография

Берриман А. Защита леса от насекомых-вредителей . М.: ВО Агропромиздат, 1990. 288 с.

Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2017 году» . Красноярск, 2018. С. 171–172. URL: http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/doklad%202017.pdf.

Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов . Новосибирск: Наука, 1975. 348 с.

Лесная энтомология: учебник для студ. высш. учеб. заведений / Е. Г. Морозова, А. В. Селиховкин, С. С. Ижевский и др.; под ред. Е. Г. Мозолевской. М.: Издательский центр «Академия», 2010. 416 с.

Кондаков Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда . Новосибирск: Наука, 1974. С. 206–265.

Кондаков Ю. П. Массовые размножения сибирского шелкопряда в лесах Красноярского края // Энтомологические исследования в Сибири. Красноярск: КФ РЭО, 2002. Вып. 2. С. 25–74.

Максимов А. А Природные циклы: Причины повторяемости экологических процессов . Л.: Наука, 1989. 236 с.

Пальникова Е. Н., Суховольский В. Г., Тарасова О. В. Пространственно-временная когерентность популяционной динамики лесных насекомых-филлофагов // Евразиатский энтомологический журнал. 2014. № 13 (3). С. 228–236.

Чижевский А. Л. Земное эхо солнечных бурь . М.: Мысль, 1973. 349 с.

Bjornstad O., Bascompte J. Synchrony and second order spatial correlation in host–parasitoid system // Journal of Animal Ecology. 2001. Vol. 70. P. 924–933.

Moran P. A. P. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology // Australian Journal of Zoology. 1953. Vol. 1. P. 291–298. DOI: 10.1071/zo9530291.

Liebhold A., Kamata N. Are population cycles and spatial synchrony universal characteristics of forest insect population? // Population Ecology. 2000. Vol. 42. P. 205–209.

Liebhold A., Sork V., Peltonen M., Koenig W., Bjørnstad O. N., Westfall R., Elkinton J., Knops J. M. H. Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks // Oikos. 2004. Vol. 104. P. 156–164.

# TEMPORAL AND SPATIAL CONJUGACY OF THE DEVELOPMENT OF XYLOPHAGE INSECTS OUTBREAKS IN THE FORESTS OF KRASNOYARSK REGION

**TARASOVA Olga Viktorovna** — *D.Sc., Siberian Federal University, olvitarasova2010@yandex.ru*

**SUKHOVOLSKY Andrey Alexandrovich** — *Siberian Federal University, beorn-orcs@mail.ru*

**SOLDATOV Vladimir Vladimirovich** — *Forest Protection Center of Krasnoyarsk Region, soldatov@protect.akadem.ru*

**SUKHOVOLSKY Vladislav Grigoryevich** — *D.Sc., V.N.Sukachev Institute of Forest SB RAS, soukhovolsky@yandex.ru*

**Key words:**
insects
xylophages
population dynamics
outbreaks
risks
temporal conjugacy
spatial conjugacy
correlation matrix

**Summary:** The purpose of the study is to identify the temporal and spatial syncronization of development of xylophage insect outbreaks in the forests of Krasnoyarsk Region. For the analysis, we used the data on the accounting of the areas of xylophages foci in Krasnoyarsk Region from 2007to 2014. During this time, 46 outbreaks zones of fifteen species of xylophage insects were observed. Correlation matrices were calculated, by which the spatial conjugacy of a separate species in different territories and the temporal conjugacy of different species in one territory were estimated. Based on the conjugacy data on the outbreaks zones of individual species of xylophage insects in various forest areas of Krasnoyarsk Region and the conjugacy of population dynamics of different insect species in separate forest areas of Krasnoyarsk Region, it will be possible to significantly simplify the procedure of forest entomological monitoring of territories.

**Received on:** 17 May 2019 **Published on:** 01 October 2019

## References

Berriman A. Forest protection from insects pests. M.: VO Agropromizdat, 1990. 288 p.
Bjornstad O., Bascompte J. Synchrony and second order spatial correlation in host–parasitoid system, Journal of Animal Ecology. 2001. Vol. 70. P. 924–933.
Chizhevskiy A. L. Eath's echo of solar storms. M.: Mysl', 1973. 349 p.
Forest entomology: textbook for University students, E. G. Morozova, A. V. Selihovkin, P. P. Izhevskiy i dr.; pod red. E. G. Mozolevskoy. M.: Izdatel'skiy centr «Akademiya», 2010. 416 p.
Isaev A. S. Girs G. I. Tree and insects-xylofages interaction. Novosibirsk: Nauka, 1975. 348 p.
Kondakov Yu. P. Outbreaks of Siberian silkworm in the forests of Krasnoyarsk Region, Entomologicheskie issledovaniya v Sibiri. Krasnoyarsk: KF REO, 2002. Vyp. 2. P. 25–74.
Kondakov Yu. P. Regularities of outbreaks of Siberian silkworm. Novosibirsk: Nauka, 1974. P. 206–265.
Liebhold A., Kamata N. Are population cycles and spatial synchrony universal characteristics of forest insect population?, Population Ecology. 2000. Vol. 42. P. 205–209.
Liebhold A., Sork V., Peltonen M., Koenig W., Bjørnstad O. N., Westfall R., Elkinton J., Knops J. M. H. Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks, Oikos. 2004. Vol. 104. P. 156–164.
Maksimov A. Natural cycles: the causes of recurrence of ecological processes. L.: Nauka, 1989. 236 p.
Moran P. A. P. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology, Australian Journal of Zoology. 1953. Vol. 1. P. 291–298. DOI: 10.1071/zo9530291.
Pal'nikova E. N. Suhovol'skiy V. G. Tarasova O. V. Temporal and spatial coherence of population dynamics

of forest insects phyllophages, Evraziatskiy entomologicheskiy zhurnal. 2014. No. 13 (3). P. 228–236.

State report « about the state and protection of the environment in Krasnoyarsk Region in 2017». Krasnoyarsk, 2018. P. 171–172. URL: http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/doklad%202017. pdf.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 597.08.591.5

# ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ РОГАТКОВЫХ РЫБ (*COTTIDAE*) В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ

**ТОКРАНОВ Алексей Михайлович**
*доктор биологических наук, Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, tok_50@mail.ru*

**Ключевые слова:**
рогатковые рыбы
состав пищи
трофические группировки
прикамчатские воды

**Аннотация:** Рогатковые (*Cottidae*) – одно из наиболее характерных семейств рыб северной части Тихого океана, многие виды которого в дальневосточных морях обладают достаточно высокой численностью и биомассой, играют существенную роль в донных ихтиоценах как хищники и потенциальные пищевые конкуренты промысловых рыб, а такие массовые представители, как многоиглый керчак *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, керчак-яок *M. jaok*, белобрюхий получешуйник Hemilepidotus jordani, широколобый *Gymnacanthus detrisus* и узколобый *G. galeatus* шлемоносцы, являются объектами прибрежного рыболовства. На основании сравнения спектров питания 27 видов рогатковых в прикамчатских водах выделены шесть трофических группировок этих рыб: хищники-засадчики (4 вида), бентоихтиофаги (4 вида), нектобентоихтиофаги (2 вида), бентофаги (8 видов), нектобентофаги (7 видов) и бентомакропланктофаги (2 вида). Представители каждой из них отличаются по типу питания, составу и размерам кормовых организмов. Основной пищей хищникам-засадчикам служат рыбы и крабы, бентоихтиофагам – 2–3 группы донных и придонных ракообразных (*Cirripedia*, *Amphipoda* и *Decapoda*) и молодь рыб, нектобентоихтиофагам – различные бентосные организмы, молодь рыб и креветки сем. *Thoridae*. Большинство видов трофической группировки бентофагов потребляют преимущественно различных многощетинковых червей, бокоплавов и мелких десятиногих раков, хотя у некоторых представителей этой группировки (узколобый и нитчатый шлемоносцы) отмечается определенная пищевая специализация. Состав пищи нектобентофагов формируют как типично бентосные, так и обитающие в придонном слое воды организмы (мизиды, мелкие креветки, гидроидные медузы и гребневики), а бентомакропланктофагов, наряду с типично бентическими организмами, – планктонные ракообразные (главным образом *Thysanoessa raschii*), концентрирующиеся временно в придонном слое воды.

© Петрозаводский государственный университет

**Подписана к печати:** 07 октября 2019 года

## Введение

Рогатковые (Cottidae) – одно из наиболее характерных семейств рыб северной части Тихого океана, представители которого встречаются от приливно-отливной зоны до глубины свыше 2 км (Шмидт, 1950; Шейко, Федоров, 2000; Парин и др., 2014). Многие виды рогатковых в дальневосточных морях обладают достаточно высокой численностью и биомассой, в связи с чем играют существенную роль в донных ихтиоценах как хищники и потенциальные пищевые конкуренты промысловых рыб, а также могут быть объектами прибрежного рыболовства (Борец, 1995; Фадеев, 2005; Токранов, 2009, и др.). В прикамчатских водах Охотского, Берингова морей и Тихого океана в настоящее время достоверно зарегистрировано около 60 представителей этого семейства, 16 из которых относятся к категории многочисленных (Шейко, Федоров, 2000). Поскольку размеры и биотопы обитания разных видов рогатковых отличаются значительным разнообразием, состав их пищи и способы добывания кормовых организмов существенно различаются. Обобщение материалов по питанию 27 видов сем. Cottidae, собранных в 1978–2008 гг., дает возможность получить представление о трофических группировках рогатковых рыб в прикамчатских водах.

(Материалы статьи были представлены на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Морские биологические исследования: достижения и перспективы», приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции, 19–24 сентября 2016 г., Севастополь.)

## Материалы

В основу работы положены результаты анализа содержимого желудков 27 видов рогатковых рыб (многоиглый *Myoxocephalus polyacanthocephalus* и мраморный *M. stelleri* керчаки, керчак-яок *M. jaok,* северная дальневосточная широколобка *Megalocottus platycephalus*, пестрый *Hemilepidotus gilberti*, белобрюхий *H. jordani* и чешуехвостый *H. zapus* получешуйники, широколобый *Gymnacanthus detrisus*, узколобый *G. galeatus* и нитчатый *G. pistilliger* шлемоносцы, колючий *Icelus spiniger,* восточный двурогий *I. spatula,* черноносый *I. canaliculatus,* охотский *I. ochotensis* ицелы и ицел Перминова *I. perminovi*, губчатый бычок *Thyriscus anoplus*, тонкохвостый *Artediellus camchaticus*, охотский *A. ochotensis* и черноперый *Artediellichthys nigripinnis* крючкороги, двурогий *Enophrys diceraus,* седловидный *Microcottus sellaris* и жесткочешуйный *Rastrinus scutiger* бычки, бычок-бабочка *Melletes papilio*, бычок Штейнегера *Stelgistrum stejnegeri,* остроносый *Triglops pingeli,* вильчатохвостый *T. forficatus* и большеглазый *T. scepticus* триглопсы), собранных в различные сезоны 1978−2008 гг. в прикамчатских водах Охотского, Берингова морей и Тихого океана (рис. 1).

## Методы

В период исследований лов производили донными тралами, снюрреводами (донными неводами) и закидными неводами на глубинах от 0.5 до 850 м. Сбор и обработку желудков вели в соответствии с «Методическим пособием…» (1974). Всего количественно-весовым методом обработано более 8.5 тыс. желудков перечисленных видов рогатковых рыб. Дополнительно вскрыто и проанализировано в полевых условиях еще около 14 тыс. желудков наиболее массовых представителей этого семейства (соответственно 4 тыс. многоиглого керчака, 2 тыс. керчака-яока, 5 тыс. белобрюхого и 3 тыс. пестрого получешуйников), что позволило существенно расширить представление о качественном составе их пищи и размерах потребляемых ими организмов. Статистическую обработку производили по общепринятым методикам (Лакин, 1980).

## Результаты

Анализ пищевых спектров 27 исследованных видов рогатковых рыб позволяет выделить среди них 6 трофических группировок – хищники-засадчики, бентоихтиофаги, нектобентоихтиофаги, бентофаги, нектобентофаги и бентомакропланктофаги, представители каждой из которых отличаются по типу питания, составу и размерам кормовых организмов. Ниже приводится краткая характеристика состава пищи представителей этих трофических группировок. Более полная информация представлена в опубликованных нами ранее работах, посвященных изучению особенностей их питания (Токранов, 1995, 2009, 2018; Tokranov, Orlov, 2013 и др.).

**Хищники-засадчики.** По способу питания многоиглый, мраморный керчаки, керчак-яок и северная дальневосточная широколобка являются типичными хищниками-засадчиками, которые ведут сравнительно малоподвижный образ жизни, при добывании пищи маскируются на грунте и хватают

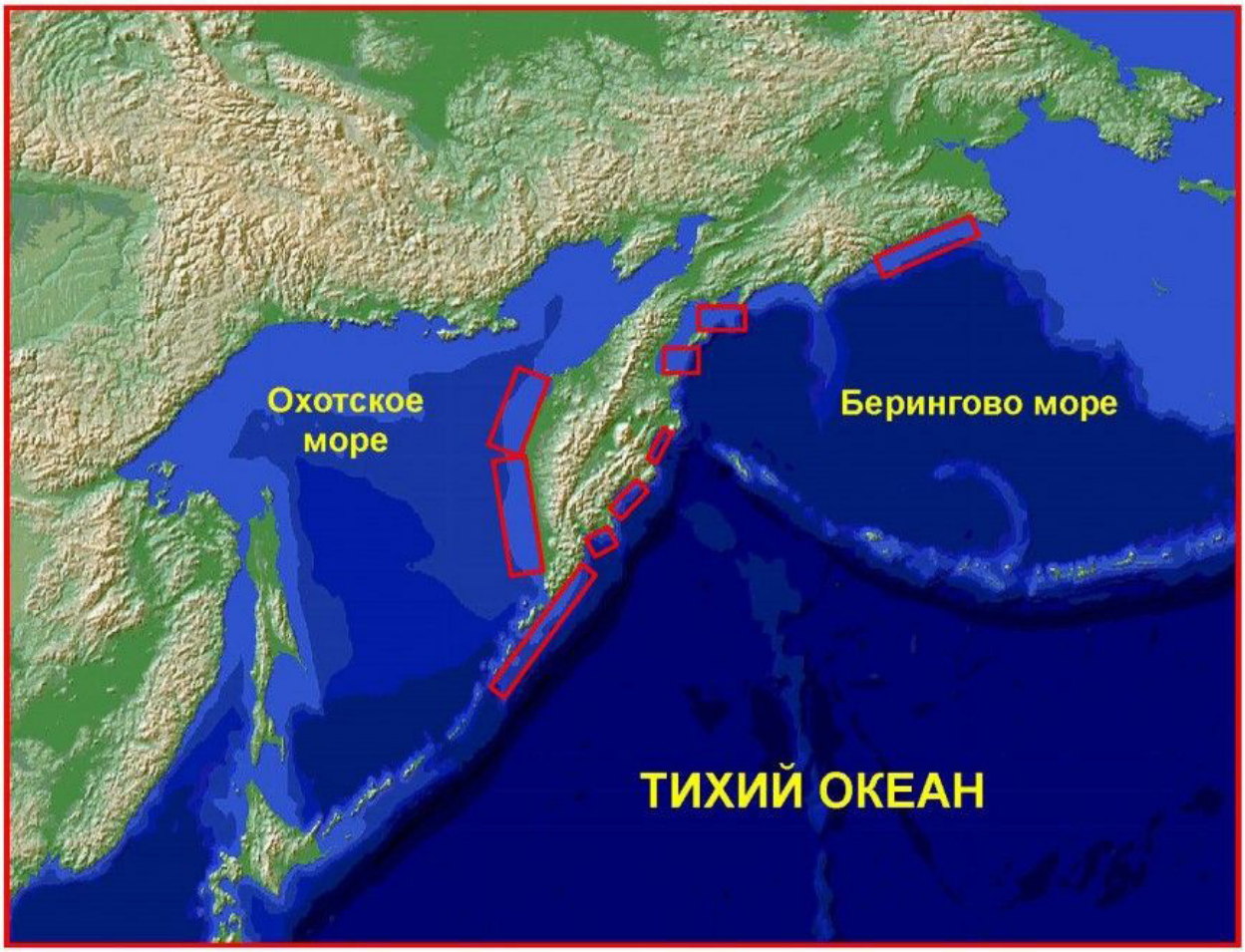



Рис. 1. Схема расположения мест сбора материалов по питанию рогатковых рыб (отмечены красными прямоугольниками) в прикамчатских водах в 1978–2008 гг.

Fig. 1. Scheme of sampling points on nutrition of sculpins (red rectangles) in near-Kamchatka waters in 1978–2008

добычу на расстоянии, не требующем значительного перемещения (Токранов, 2009, 2018; Tokranov, Orlov, 2013 и др.). Спектры питания керчаков, отличающихся значительными размерами, очень разнообразны и включают около 100 представителей из 18–22 крупных таксонов. Однако основа биомассы (свыше 80–90 %) каждого из них формируется за счет лишь двух групп организмов – рыб Pisces и десятиногих ракообразных Decapoda (табл. 1), представленных главным образом крабами семейств Majidae и Atelecyclidae. Правда, у многоиглого керчака заметную роль в рационе играют также рыбные отходы (13.1 %) и развивающаяся икра рыб (3.4 % массы пищи). У керчаков ярко выражены возрастные изменения состава пищи, в связи с чем по мере роста беспозвоночные в их рационах постепенно замещаются рыбами (Борец, 1997; Напазаков, Чучукало, 2003; Чучукало, 2006; Токранов, 2009; Напазаков, 2015), т. е. происходит переход от факультативной к облигатной ихтиофагии. Спектр питания обитающей в эстуариях и приустьевой зоне рек северной дальневосточной широколобки также довольно разнообразен и подвержен возрастным изменениям, однако основу ее пищи (76.6 %) формируют мелкие стайные рыбы (в первую очередь трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*) и рыбные отходы (11.5 % массы пищи). На третьем году жизни донные и придонные ракообразные в рационе этого вида рогатковых замещаются рыбами, т. е., как и керчаки, он переходит к факультативной ихтиофагии. Рассматриваемым хищникам-засадчикам свойственна высокая пластичность питания, дающая возможность использовать значительный набор потенциальных кормовых организмов, а также рыбные, пищевые отходы и развивающуюся икру рыб (Токранов, 2009, 2018; Tokranov, Orlov, 2013).

Таблица 1. Состав пищи (в % по массе) массовых видов рогатковых рыб трофической группировки хищников-засадчиков в прикамчатских водах

| Компонент | Многоиглый керчак | Керчак-яок | Дальневосточная широколобка |
|---|---|---|---|
| Decapoda | 20.0 | 32.2 | – |
| Pisces | 61.6 | 64.1 | 76.6 |
| Pisces, ova | 3.4 | 0.1 | – |
| Рыбные отходы | 13.1 | + | 11.5 |
| Прочие | 1.9 | 3.6 | 11.9 |
| Число исследованных рыб, экз. | 1567 | 975 | 650 |

Примечание. Знак «+» здесь и в табл. 2 и 5 означает < 0.1 % по массе.

**Бентоихтиофаги.** Всех трех получешуйников – белобрюхого, пестрого и чешуехвостого, согласно нашим данным, можно отнести к бентоихтиофагам с широким пищевым спектром, включающим представителей 16 различных групп беспозвоночных и рыб (Токранов, 1995, 2009 и др.), хотя, по мнению В. И. Чучукало (2006), они скорее нектобентофаги, т. к. рыбная составляющая в их рационе играет все-таки второстепенную роль. Несмотря на возможность использовать значительный набор кормовых организмов, основными объектами питания (свыше 60 % от массы пищи) этим рогатковым в течение года служат всего 2–3 группы донных и придонных ракообразных (у белобрюхого получешуйника – главным образом Decapoda, у пестрого – Amphipoda и Decapoda, у чешуехвостого – Cirripedia, Amphipoda и Decapoda) (табл. 2). Помимо них, существенное значение в рационах получешуйников играют мелкие рыбы, рыбные отходы и развивающаяся икра рыб, суммарная доля которых составляет соответственно 28.3, 12.0 и 21.6 % от массы пищи. Именно это, на наш взгляд, позволяет отнести получешуйников к группировке бентоихтиофагов. Колючий ицел по типу питания также является бентоихтиофагом с довольно разнообразным пищевым спектром (Токранов, 2009). Однако основа его биомассы в прикамчатских водах (около 81 %) формируется за счет десятиногих раков (главным образом каридных креветок сем. Crangonidae, Pandalidae и раков-отшельников сем. Paguridae) и молоди рыб (в основном камбал и минтая *Theragra chalcogramma*) длиной 32–110 мм (см. табл. 2).

Таблица 2. Состав пищи (в % по массе) рогатковых рыб трофической группировки бентоихтиофагов в прикамчатских водах

| Компонент | Получешуйники | | | Колючий ицел |
|---|---|---|---|---|
| | белобрюхий | пестрый | чешуехвостый | |
| Cirripedia | – | – | 43.7 | – |
| Amphipoda | 2.5 | 12.8 | 8.6 | 3.0 |
| Decapoda | 41.5 | 40.5 | 1.6 | 80.7 |
| Pisces | 11.0 | 9.8 | 4.6 | 9.5 |
| Pisces, ova | 17.3 | 2.2 | 3.8 | + |
| Рыбные отходы | – | – | 13.2 | – |
| Прочие | 27.7 | 34.7 | 24.5 | 6.8 |
| Число исследованных рыб, экз. | 1362 | 841 | 244 | 438 |

**Нектобентоихтиофаги.** К этой группировке из исследованных видов рогатковых в прикамчатских водах можно отнести лишь губчатого бычка и восточного двурогого ицела, поскольку, наряду с бентосными организмами, они потребляют молодь рыб и креветок, причем значение последних наиболее велико (табл. 3). Первый из них характеризуется сравнительно узким пищевым спектром, а основа его биомассы (около 89 %) формируется за счет трех групп кормовых организмов – Decapoda, Amphipoda и Pisces (Токранов, 2009). С увеличением размеров губчатого бычка потребление им различных групп кормовых организмов существенно изменяется: если главной пищей мелким особям служат бокоплавы и креветки сем. Thoridae (96 % по массе), то основу рациона наиболее крупных экземпляров составляют последние из них (29 %) и молодь рыб (43 %).

Таблица 3. Состав пищи (в % по массе) рогатковых рыб трофической группировки нектобентоихтиофагов в прикамчатских водах

| Компонент | Губчатый бычок | Восточный двурогий ицел |
|---|---|---|
| Amphipoda | 20.2 | 9.8 |
| Decapoda | 47.3 | 46.6 |
| Pisces | 21.2 | 40.9 |
| Прочие | 11.3 | 2.7 |
| Число исследованных рыб, экз. | 63 | 80 |

В рационе восточного двурогого ицела, наряду с креветками (представители родов *Nectocrangon, Lebbeus, Eualus, Spirontocaris*) и бокоплавами, существенную роль (около 41 % по массе) играют мелкие особи и молодь различных рыб (представители семейств Cottidae, Agonidae, Liparidae, Stichaeidae) длиной 12–55 мм (Токранов, 2009). Однако, в отличие от большинства других видов сем. Cottidae, у которых рыбная пища доминирует лишь в рационе крупных особей, относительное значение рыб наиболее велико (63.2 % по массе) в пище молоди восточного двурогого ицела длиной до 100 мм. С увеличением размеров ицела доля данного кормового объекта в его рационе заметно сокращается, составляя у самых крупных особей 39.9 %. Подобный характер возрастных изменений относительного значения рыб в пище восточного двурогого ицела, скорее всего, обусловлен тем, что потребляемая им молодь рыб мала и по своим размерам сопоставима с остальными кормовыми организмами, тогда как ее весовые показатели существенно превышают таковые у ракообразных. По мере роста восточного двурогого ицела размеры используемых им в пищу креветок резко возрастают, тогда как длина потребляемой молоди рыб изменяется не столь значительно.

**Бентофаги.** Все три исследованных вида крючкорогов (охотский, тонкохвостый и черноперый) по типу питания являются типичными бентофагами (табл. 4). Хотя их пищевые спектры довольно разнообразны, основные кормовые объекты первого (96.4 % по массе) – многощетинковые черви Polychaeta, бокоплавы Amphipoda и мелкие десятиногие раки Decapoda, второго (около 90 %) – многощетинковые черви Polychaeta и бокоплавы Amphipoda, а третьего (84.7 %) – только бокоплавы Amphipoda (Токранов, 2009). Но по мере роста у охотского и тонкохвостого крючкорогов возрастает потребление многощетинковых червей. Узколобого, нитчатого шлемоносцев и бычка-бабочку можно охарактеризовать как бентофагов с широкими пищевыми спектрами (Чучукало, 2006; Токранов, 2009). Однако, по нашим данным, в прикамчатских водах основными объектами питания первому из них (51 %) служат актинии рода Metridium, второму (около 70 % по массе) – различные многощетинковые черви Polychaeta и эхиурус *Echiurus echiurus*. Бычок-бабочка, по нашим данным, потребляет преимущественно десятиногих раков и бокоплавов, тогда как седловидный и двурогий бычки питаются главным образом бентическими организмами, среди которых доминируют бокоплавы Amphipoda и многощетинковые черви Polychaeta. Сходные доминирующие группы кормовых организмов для двурогого бычка в прикамчатских водах указаны В. Н. Чучукало (2006).

Таблица 4. Состав пищи (в % по массе) некоторых видов рогатковых рыб трофической группировки бентофагов в прикамчатских водах

| Компонент | Крючкороги | | | Шлемоносцы | |
|---|---|---|---|---|---|
| | охотский | тонкохвостый | черноперый | узколобый | нитчатый |
| Anthozoa | – | – | – | 51.0 | 0.2 |
| Echiuruda | – | – | – | 16.8 | 20.9 |
| Polychaeta | 42.1 | 50.0 | 9.7 | 1.1 | 36.3 |
| Amphipoda | 31.0 | 39.3 | 84.7 | 1.2 | 3.0 |
| Decapoda | 23.3 | 3.3 | 4.3 | 7.3 | 12.2 |
| Прочие | 3.6 | 7.4 | 1.3 | 22.6 | 27.4 |
| Число исследованных рыб, экз. | 62 | 621 | 100 | 125 | 50 |

**Нектобентофаги.** К группировке нектобентофагов можно отнести семь из исследованных нами видов рогатковых, кормовыми объектами которым служат как типично бентосные, так и обитающие в придонном слое воды организмы (табл. 5). Основная пища широколобого шлемоносца (более 50 % по массе) – различные гребневики и медузы (Напазаков, Чучукало, 2003; Токранов, 2009), остроносого триглопса (93.7 %) – мизиды Mysidacea и каридные креветки, бычка Штейнегера (около 100 %) – мизиды Mysidacea, креветки и бокоплавы Amphipoda, а четырех остальных (черноносого, охотского ицелов, ицела Перминова и жесткочешуйного бычка) – креветки и бокоплавы Amphipoda (соответственно 93.4, 95.8, 91.8 и 71.5 % по массе) (Токранов, 2009).

Таблица 5. Состав пищи (в % по массе) некоторых видов рогатковых рыб трофической группировки нектобентофагов в прикамчатских водах

| Компонент | Широколобый шлемоносец | Остроносый триглопс | Бычок Штейнегера | Ицелы | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | черноносый | Перминова |
| Hydrozoa, Ctenophora | 50.2 | – | – | – | – |
| Echiuruda | 18.7 | – | – | | – |
| Polychaeta | 11.0 | 0.3 | – | 2.3 | 8.2 |
| Amphipoda | 2.1 | 2.3 | 18.1 | 24.0 | 53.9 |
| Mysidacea | – | 49.2 | 36.3 | – | – |
| Decapoda | 2.0 | 44.5 | 45.6 | 69.4 | 37.9 |
| Прочие | 16.0 | 3.7 | + | 4.3 | + |
| Число исследованных рыб, экз. | 210 | 336 | 22 | 110 | 105 |

**Бентомакропланктофаги.** К этой группировке из исследованных рогатковых относятся лишь вильчатохвостый и большеглазый триглопсы, использующие в пищу, наряду с типично бентическими организмами, планктонных ракообразных, находящихся временно в придонном слое воды (Токранов, 2009). Основным объектом питания (около 97–98 % по массе) в течение года им служат две группы ракообразных – Euphausiacea и Amphipoda (табл. 6). Среди первых наибольшее значение в пище обоих триглопсов имеет *Thysanoessa raschii*, тогда как вторые у вильчатохвостого триглопса представлены главным образом бокоплавами (*Anonyx nugax, Ampelisca eschrichti, A. macrocephala*), а у большеглазого – бокоплавами (*Anonyx nugax, Ampelisca eschrichti*) и гипериидами (*Parathemisto libellula, P. japonica*).

Таблица 6. Состав пищи (в % по массе) рогатковых рыб трофической группировки бентомакропланктофагов в прикамчатских водах

| Компонент | Триглопсы | |
|---|---|---|
| | вильчатохвостый | большеглазый |
| Amphipoda | 19.3 | 24.7 |
| Euphausiacea | 77.5 | 73.2 |
| Прочие | 3.2 | 2.1 |
| Число исследованных рыб, экз. | 248 | 256 |

## Заключение

Полученные нами результаты анализа данных по питанию 27 исследованных видов рогатковых рыб позволили выделить среди них 6 трофических группировок (хищники-засадчики, бентоихтиофаги, нектобентоихтиофаги, бентофаги, нектобентофаги и бентомакропланктофаги), представители каждой из которых отличаются по типу питания, составу и размерам потребляемых в пищу кормовых организмов. Для хищников-засадчиков характерны крупные размеры и высокая пластичность питания, дающая им возможность использовать значительный набор потенциальных кормовых организмов, а также рыбные, пищевые отходы и развивающуюся икру рыб. У всех представителей этой трофической группировки ярко выражены возрастные изменения состава пищи, в связи с чем по мере роста беспозвоночные в их рационах постепенно замещаются рыбами, т. е. происходит переход от факультативной к облигатной ихтиофагии.

Хотя спектры питания бентоихтиофагов еще более разнообразны, чем хищников-засадчиков, несмотря на возможность использовать значительный набор кормовых организмов, основными объектами питания получешуйникам в течение года служат всего 2–3 группы донных и придонных ракообразных (у белобрюхого получешуйника – главным образом Decapoda, у пестрого – Amphipoda и Decapoda, у чешуехвостого – Cirripedia, Amphipoda и Decapoda). В отличие от них колючий ицел потребляет преимущественно каридных креветок сем. Crangonidae и Pandalidae, раков-отшельников и молодь рыб. Несколько отличаются от бентоихтиофагов представители трофической группировки нектобентоихтиофагов, которые характеризуются довольно небольшими размерами и сравнительно узкими спектрами питания, а также тем, что наряду с бентосными организмами потребляют молодь рыб семейств Cottidae, Agonidae, Liparidae, Stichaeidae и креветок сем. Thoridae, причем значение последних наиболее велико.

Основными кормовыми объектами большинства представителей трофической группировки бентофагов служат различные многощетинковые черви, бокоплавы и мелкие десятиногие раки. Однако у некоторых видов рогатковых, входящих в состав этой трофической группировки, отмечается определенная специализация. Например, главную роль в рационе узколобого шлемоносца играют актинии рода *Metridium* и эхиурус *Echiurus echiurus*., значение которого еще более велико в пище нитчатого шлемоносца.

Состав пищи нектобентофагов формируют как типично бентосные, так и обитающие в придонном слое воды организмы, такие как мизиды (остроносый триглопс и бычок Штейнегера), мелкие каридные креветки, гидроидные медузы и гребневики (широколобый шлемоносец). И наконец, представители трофической группировки бентомакропланктофагов (вильчатохвостый и большеглазый триглопсы), наряду с такими типично бентическими организмами, как бокоплавы,

в значительных количествах используют в пищу планктонных ракообразных (главным образом эвфаузииду *Thysanoessa raschii*), концентрирующихся временно в придонном слое воды.

## Библиография

Борец Л. А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение . Владивосток: ТИНРО-центр, 1997. 217 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия . М.: Высш. шк., 1980. 292 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях . М.: Наука, 1974. 254 с.

Напазаков В. В. Трофический статус и пищевые отношения массовых хищных рыб западнокамчатского шельфа // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 1. С. 63–73. DOI: 10.7868/S0042875215010154.

Напазаков В. В., Чучукало В. И. Пищевые рационы и трофический статус массовых видов рогатковых (Cottidae) в западной части Берингова моря в осенний период // Вопросы ихтиологии. 2003. Т. 43. № 2. С. 200–208.

Парин Н. В., Евсеенко С. А., Васильева Е. Д. Рыбы морей России: Аннотированный каталог . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 733 с.

Токранов А. М. Особенности питания рогатковых рыб рода *Hemilepidotus* (Cottidae) и их место в трофической системе прибрежных вод Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. № 5. С. 642–650.

Токранов А. М. Особенности биологии донных и придонных рыб различных семейств в прикамчатских водах : Дис. … д-ра биол. наук. Владивосток, 2009. 83 с.

Токранов А. М. Особенности питания керчака-яока *Myoxocephalus jaok* (Cuvier, 1829) (Cottidae) и его место в трофической системе прикамчатских вод // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3. № 3. С. 43–56. DOI: 10.21072/mbj-2018.03.3.05.

Фадеев Н. С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана . Владивосток: ТИНРО-центр, 2005. 336 с.

Чучукало В. И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях . Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. 484 с.

Шейко Б. А., Федоров В. В. Класс Cephalaspidomorphi – Миноги. Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы. Класс Holocephali – Цельноголовые. Класс Osteichthyes – Костные рыбы // Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор, 2000. С. 7–69.

Шмидт П. Ю. Рыбы Охотского моря . М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 370 с.

Tokranov A. M., Orlov A. M. Feeding Pattern of the Great Sculpin *Myoxocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) and Its Position in the Trophic System of Near-Kamchatka Waters // Journal of Ichthyology. 2013. Vol. 53. № 11. P. 969–981.

## Благодарности

Автор выражает благодарность всем сотрудникам Камчатского филиала Тихоокеанского института географии (КФ ТИГ) ДВО РАН, Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (ТИНРО-Центра) и Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), принимавшим в 1978–2008 гг. участие в сборе и обработке материалов по питанию рогатковых рыб в прикамчатских водах.

# TROPHIC GROUPS OF THE SCULPINS (*COTTIDAE*) IN THE WATERS NEAR KAMCHATKA

**TOKRANOV Alexey Mikhailovich** *D.Sc., Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch of RAS, tok_50@mail.ru*

**Key words:**
sculpins
feeding spectra
trophic groups
waters near Kamchatka

**Summary:** Sculpins (*Cottidae*) is one of the most characteristic families of fish of the North Pacific ocean, many species of which in the far Eastern seas have a fairly high number and biomass. They play a significant role in bottom ichthyocene as predators and potential food competitors of commercial fish. Such numerous species as great sculpin *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, plain sculpin *M. jaok*, yellow Irish lord *Hemilepidotus jordani*, purplegray sculpin *Gymnacanthus detrisus* and armorhead sculpin *G. galeatus* are objects of coastal fishery. Based on the comparison of feeding spectra of 27 species of sculpins (*Cottidae*), six trophic groups of these fishes – ambuscade predators (4 species), benthoichthyophages (4 species), nektobenthoichthyophages (2 species), benthophages (8 species), nektobenthophages (7 species) and benthomacroplanktophages (2 species) are identified in the waters near Kamchatka. Representatives of each of these groups differ in the type of food, composition and size of food organisms. The main food of ambush predators is fish and crabs, basic forage objects of the species of benthoichthyophages trophic group are 2–3 groups of bottom and near bottom crustaceous (*Cirripedia*, *Amphipoda* и *Decapoda*) and juveniles of fishes. Species of nektobenthoichthyophages trophic group feed on different benthic organisms, juveniles of fishes and shrimps of *Thoridae* family. Most species of benthophages trophic group consume mainly different Polychaeta, Amphipoda and small Decapoda, while in some species of this group (armorhead and threaded sculpins), certain food specialization is observed. Forage objects of nektobenthophages are both typical benthic organisms and invertebrates inhabiting near- bottom layer of water (Mysidacea, small shrimps, hydroid jelly-fish and Ctenophora), and benthomacroplanktophages, together with typical benthic organisms, consume plankton crustaceous (mainly, *Thysanoessa raschii*) concentrating in near- bottom layer of water.

**Published on:** 07 October 2019

## References

A manual on the study of nutrition and nutritional relationships of fish in natural conditions. M.: Nauka, 1974. 254 p.

Borec L. A. Bottom ichthyocenoses of the Russian shelf of the Far Eastern seas: composition, structure, functioning elements and commercial value. Vladivostok: TINRO-centr, 1997. 217 p.

Chuchukalo V. I. Nutrition and nutritional relationships of nekton and nectobenthos in the Far Eastern seas. Vladivostok: TINRO-centr, 2006. 484 p.

Fadeev N. S. Handbook of Biology and fisheries of the North Pacific. Vladivostok: TINRO-centr, 2005. 336 p.

Lakin G. F. Biometrics. M.: Vyssh. shk., 1980. 292 p.

Napazakov V. V. Chuchukalo V. I. Dietary rations and trophic status of mass species of slingshot (Cottidae) in the western part of the Bering Sea in autumn, Voprosy ihtiologii. 2003. T. 43. No. 2. P. 200–208.

Napazakov V. V. Trophic status and nutritional relationships of mass predatory fish of the West Kamchatka shelf, Voprosy ihtiologii. 2015. T. 55. No. 1. P. 63–73. DOI: 10.7868/S0042875215010154.

Parin N. V. Evseenko S. A. Vasil'eva E. D. Fish of the seas of Russia: annotated catalog. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2014. 733 p.

Sheyko B. A. Fedorov V. V. Class Cephalaspidomorphi – Lampreys. Class Chondrichthyes – Cartilaginous fish. Class Holocephali – Full Heads. Osteichthyes Class – Bone Fish, Katalog pozvonochnyh zhivotnyh Kamchatki i sopredel'nyh morskih akvatoriy. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Kamch. pechatnyy dvor, 2000. P. 7–69.

Shmidt P. Yu. Fishes of the Sea of Okhotsk. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1950. 370 p.

Tokranov A. M. Biological features of bottom and near-bottom fish of various families in the Kamchatka

waters: Dip. … d-ra biol. nauk. Vladivostok, 2009. 83 p.
Tokranov A. M. Nutritional features of slingshot fish of the genus Hemilepidotus (Cottidae) and their place in the trophic system of coastal waters of Kamchatka, Voprosy ihtiologii. 1995. T. 35. No. 5. P. 642−650.
Tokranov A. M. Nutritional features of the Kerchak-yaok Myoxocephalus jaok (Cuvier, 1829) (Cottidae) and its place in the trophic system of the Kamchatka waters, Morskoy biologicheskiy zhurnal. 2018. T. 3. No. 3. P. 43−56. DOI: 10.21072/mbj-2018.03.3.05.
Tokranov A. M., Orlov A. M. Feeding Pattern of the Great Sculpin Myoxocephalus polyacanthocephalus (Cottidae) and Its Position in the Trophic System of Near-Kamchatka Waters, Journal of Ichthyology. 2013. Vol. 53. No. 11. P. 969−981.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 579.69; 579.222; 57.044

# ВЛИЯНИЕ ЦИАНОБАКТЕРИИ *NOSTOC PALUDOSUM* И ЕЕ ЭКЗОМЕТАБОЛИТОВ НА РОСТ ЯЧМЕНЯ

**ФОКИНА Анна Ивановна** — *кандидат биологических наук, Вятский государственный университет, annushka-fokina@mail.ru*

**ДОМРАЧЕВА Людмила Ивановна** — *Вятская государственная сельскохозяйственная академия, dli-alga@mail.ru*

**ОГОРОДНИКОВА Светлана Юрьевна** — *Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, svetao_05@mail.ru*

**Ключевые слова:** цианобактерии *Nostoc paludosum* экзометаболиты борофицин ячмень

**Аннотация:** Изучен химический состав и влияние экзометаболитов почвенной цианобактерии *Nostoc paludosum* 18 на растения ячменя сорта Изумруд. Экзометаболиты из культуральной жидкости экстрагировали гексаном и четыреххлористым углеродом. Определение состава органических веществ в изучаемых субстратах проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на хроматографе Shimadzu LC-20, серия Prominence с диодноматричным детектором и газовой хроматографии на хроматографе GC-2014 Shimadzu с детектором TCD-2014 (Япония). Интенсивность перекисного окисления липидов в клетках ячменя оценивали по накоплению малонового диальдегида с использованием спектрофотометра SPEKOL 1300 (Analytik Jena, Германия). Цианобактериальная суспензия, культуральная жидкость и вытяжки из нее были близки по составу и количеству органических веществ и содержали такие соединения, как фитоин, фитофлуин, N-ацетилглюкозамин, пептидогликан муреин, ликопин, лютеин, каурен (предшественник гиббереллина), витамин А, провитамины, цианопептид борофицин. Стимулирующее действие экзометаболитов *N. paludosum* на линейный рост надземных органов и корней ячменя в основном проявляется в первые трое суток его роста. Цианобактериальные экзометаболиты снижают интенсивность перекисного окисления липидов в клетках растения, что свидетельствует об их антиоксидантной активности. Экзометаболиты цианобактериальной суспензии и гексановой вытяжки оказывают протекторное действие на растения, нивелируя ростингибирующий эффект ионов меди(II) на высоту проростков. Концентрация ионов меди(II) составляла 3 мг/кг субстрата для выращивания пшеницы. Выращивание ячменя на цианобактериальной суспензии и вытяжке экзометаболитов четыреххлористым углеродом приводит к накоплению цианопептида борофицина в тканях ячменя в количестве 0.0008–0.001 мкг/г сухой массы.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 20 июня 2019 года **Подписана к печати:** 06 октября 2019 года

## Введение

К числу свойств цианобактерий (ЦБ), которые можно использовать в биотехнологическом аспекте, относится их способность синтезировать биологически активные вещества, выделяемые в окружающую среду в виде экзометаболитов. ЦБ выделяют свои метаболиты не только после отмирания клеток, но и в процессе нормальной физиологической деятельности. Выделение метаболитов ЦБ является для них одним из приспособлений к изменениям внешних условий (Сакевич, 1985). Первые детальные обзоры о химической природе подобных веществ в русскоязычной литературе обобщены в монографиях (Сиренко, Козицкая, 1988; Андреюк и др., 1990). Однако в данных обзорах, как и в более поздних исследованиях, в основном приводятся сведения о структуре и свойствах, в том числе токсиногенной агрессивности, веществ, образуемых преимущественно водными формами ЦБ (Румянцев, Крюков, 2012; Белых и др., 2015; Voloshko et al., 2008; Wejnerowski et al., 2018; Rott et al., 2018). Данных же об экзогенных метаболитах почвенных ЦБ не так много. При этом почвенные ЦБ в течение многих лет используются в качестве агентов становления супрессивности химически и биологически загрязненных почв, а также для инокуляции семян различных сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур (Домрачева, 2005; Домрачева и др., 2009). Полученные результаты о положительном влиянии интродукции ЦБ на повышение урожайности растений, подавлении активности фитопатогенов, их ремедиационной активности в почвах, загрязненных ионами тяжелых металлов, пестицидами, нефтепродуктами, требуют дальнейшего глубокого изучения химического состава экзометаболитов ЦБ. В частности, высокая метаболитическая активность и экологический потенциал отмечен у ЦБ рода *Nostoc* (Огородникова и др., 2010; Фокина и др., 2015; Řezanka, Dembitsky, 2006).

Цель данной работы – выявить состав и влияние экзометаболитов почвенной цианобактерии *Nostoc paludosum* Kütz 18 на рост и развитие растений ячменя сорта Изумруд в присутствии сульфата меди(II) и без него.

## Материалы

В работе использовали:

– двухмесячную культуру ЦБ *N. paludosum* 18 с титром $3{\cdot}10^7$ кл./см$^3$, выращенную на жидкой среде Громова № 6 без азота;– культуральную жидкость (КЖ) *N. paludosum* 18; – ячмень яровой сорта Изумруд. Выведен при обработке семян ячменя сорта Биос-1 биологическим препаратом «Агат 25 К».

Для эксперимента культуру ЦБ гомогенизировали в течение 2 минут с помощью гомогенизатора марки HG-15A-Set-A (DAIHAN Scientific, Ю. Корея) при 30 тыс. об./мин. Далее использовали суспензию ЦБ, ее КЖ (отделяли от микроорганизмов центрифугированием) и вытяжки из КЖ, приготовленные экстрагированием веществ из КЖ в гексан ($C_6H_{14}$) и четыреххлористый углерод (ЧХУ, $CCl_4$). Экстракция гексаном – один из самых распространенных способов выделения биологически активных веществ (каротина, каротиноидов, токоферолов, флавоноидов и т. д.) из образцов растительного происхождения химически индифферентным нейтральным органическим растворителем (Ивкова, Петрова, 2012). Четыреххлористый углерод – зарекомендовавший себя неселективный экстрагент, способный растворять многие не только мономеры, но и соединения – полимеры (Химическая энциклопедия..., 2012). Экстракция проведена в соотношении КЖ : экстрагент, равном 1 : 1, порциями с последующим их соединением.

*Определение состава органических веществ в КЖ, вытяжках из нее и растительных тканях.* Определение состава органических веществ в изучаемых субстратах проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на хроматографе Shimadzu LC-20, серия Prominence с диодноматричным детектором и газовой хроматографии на хроматографе GC-2014 Shimadzu с детектором TCD-2014 (Япония).

## Методы

### Исследование влияния экзометаболитов почвенной цианобактерии *N. paludosum* на рост и развитие проростков ячменя

Фильтровальную бумагу пропитывали исследуемыми субстанциями (суспензия ЦБ, КЖ, вытяжки $C_6H_{14}$ и $CCl_4$ из КЖ), высушивали в термостате до постоянной массы при 37 °С, помещали в стерильные чашки Петри и увлажняли дистиллированной водой таким образом, чтобы фильтр был увлажнен настолько, что последующая капля воды не впитывается в бумагу. Таким образом поддерживали влажность фильтра на максимально возможном уровне, ежедневно добавляя необходимое до полной влагоемкости количество воды с помощью пипетки Пастера. На увлажненные фильтры раскла-

дывали по 20 зерновок в каждую чашку Петри. Опыт проведен в трехкратной повторности для каждого варианта. На третьи и пятые сутки определяли высоту проростков и длину самого длинного корня. Для оценки влияния субстанций на развитие проростков ячменя сорта Изумруд использовали индекс роста (I) (Андреева, Кожевин, 2014):

$I = (R + P) \cdot D$,

где $I$ – индекс роста;

$R + P$ – суммарные значения длин корней и проростков соответственно, см;

$D$ – доля проросших семян, %.

**Исследование влияния экзометаболитов почвенной цианобактерии *N. paludosum* на рост и развитие 7-суточных растений ячменя без зерновок**

Фильтровальную бумагу помещали в чашки Петри и увлажняли стерильной дистиллированной водой до полной влагоемкости фильтра. Влажность фильтра поддерживали ежедневным внесением воды на фильтр пипеткой Пастера. На увлажненные фильтры раскладывали заранее обработанные в течение пяти минут 75 %-ным этиловым спиртом зерновки ячменя. На 7-е сутки проращивания отделяли зерновки от проростков пинцетом, чтобы исключить питание растений веществами, содержащимися в эндосперме зерновок.

Проростки без зерновок помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу (предварительно пропитанную раствором $CuSO_4$; суспензией ЦБ; суспензией ЦБ + $CuSO_4$; КЖ; КЖ + $CuSO_4$; $C_6H_{14}$; $C_6H_{14}$ + $CuSO_4$; $CCl_4$; $CCl_4$ + $CuSO_4$, высушенную до постоянной массы и перед раскладкой растений увлажненную стерильной водой). В контрольном варианте фильтры смачивали дистиллированной водой. В вариантах с сульфатом меди(II) была создана концентрация $Cu^{2+}$ 3 мг/кг субстрата, что соответствует предельно допустимой концентрации подвижных форм меди в почве. В каждом варианте было по 30 растений (n = 3). На 3-и сутки экспозиции проростков без зерновок определяли высоту проростков и длину самого длинного корня. Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) в ячмене оценивали по накоплению малонового диальдегида (МДА), который образуется в растительных тканях в процессе ПОЛ при реакции с тиобарбитуровой кислотой (Лукаткин, 2002). Содержание МДА оценивали фотометрически с использованием спектрофотометра SPEKOL 1300 (Analytik Jena, Германия). Определяли содержание борофицина (Merken, Beecher, 2000) и меди в проростках (Сборник методик..., 2004). На протяжении всего эксперимента чашки с растениями находились в климатостате с температурой в ночное время +12–13 °С, в дневное – +21–23 °С.

Статистическая обработка и построение графиков выполнено в программе Excel 2002 for Windows. На рисунках приведены средние арифметические величины и стандартная ошибка. Достоверность различий между двумя средними оценивали с использованием t-критерия Стьюдента.

## Результаты

***Экзометаболитный состав культуральной жидкости цианобактерии N. paludosum.*** В процессе жизнедеятельности ЦБ образуется ряд биологически активных веществ, которые выделяются в окружающую среду. В условиях водной культуры экзометаболиты ЦБ накапливаются в КЖ. Установлено, что вытяжки из КЖ и, соответственно, сама КЖ содержат такие вещества, как фитоин (0.5–0.8 мкг/дм$^3$), фитофлуин (0.6–0.8 мкг/дм$^3$), N-ацетилглюкозамин (порядка 2.5 мкг/дм$^3$), пептидогликан муреин, антиоксиданты: ликопин (190–195 мкг/дм$^3$ – органические вытяжки и КЖ, 240–250 мкг/дм$^3$ – в суспензии ЦБ) и лютеин (20–25 мкг/дм$^3$). Обнаружены гормоны, предшественники гиббереллинов (каурен), витамин А и провитамины. Следует отметить, что в основном составы цианобактериальной суспензии, КЖ и вытяжки из нее по количеству определенных органических веществ существенно не отличаются. Единственной отличительной особенностью является высокое содержание ликопина в суспензии ЦБ. Теоретически большинство из этих веществ могут оказывать положительное влияние на развитие растений. Ранее было установлено, что *N. muscorum* вырабатывает цианопептид борофицин, обладающий антимикробной активностью (Banker, Carmeli, 1998; Swain et al., 2017). Вероятно, именно он может определять антифунгальную активность исследуемых субстанций. В нашем эксперименте концентрация данного цианопептида при его экстракции в соотношении субстанция:экстрагент, равном 1:1, во всех типах субстанций находилась в пределах 0.05–0.06 мкг/дм$^3$. Наличие борофицина у ЦБ рода *Nostoc*, в частности у *Nostoc linkia* и *N. spongiaeforme,* было отмечено в 1994 г. (Hemscheidt et al., 1994). Данный цианопептид биологически активен, поэтому необхо-

димо исследовать возможность его миграции в растения.

***Влияние экзометаболитов цианобактерии N. paludosum на развитие проростков ячменя.*** Экзометаболиты ЦБ являются биологически активными соединениями, которые оказывают влияние на процессы прорастания семян, роста и развития проростков. На третьи сутки экспозиции ячменя на фильтрах, обработанных исследуемыми субстанциями, наибольшую энергию прорастания семян наблюдали в вариантах, выращиваемых на вытяжках $C_6H_{14}$ (95 %), $CCl_4$ (90 %) и ЦБ (85 %) (рис. 1А). Достоверный ризогенный эффект, по сравнению с контролем, установлен во всех вариантах, проростков – в вариантах с ЦБ и КЖ. Максимальное стимулирующее действие на рост ячменя по обоим показателям оказала суспензия ЦБ. В этом варианте отличие от контроля составило почти 100 % как по длине корней, так и по высоте проростков.

К пятым суткам нивелируется стимулирующий эффект КЖ, хотя в остальных вариантах по-прежнему показатели высоты проростка и длины корня превышают данные показатели в контроле на 10–15 % и 33–37 % соответственно (рис. 1Б).

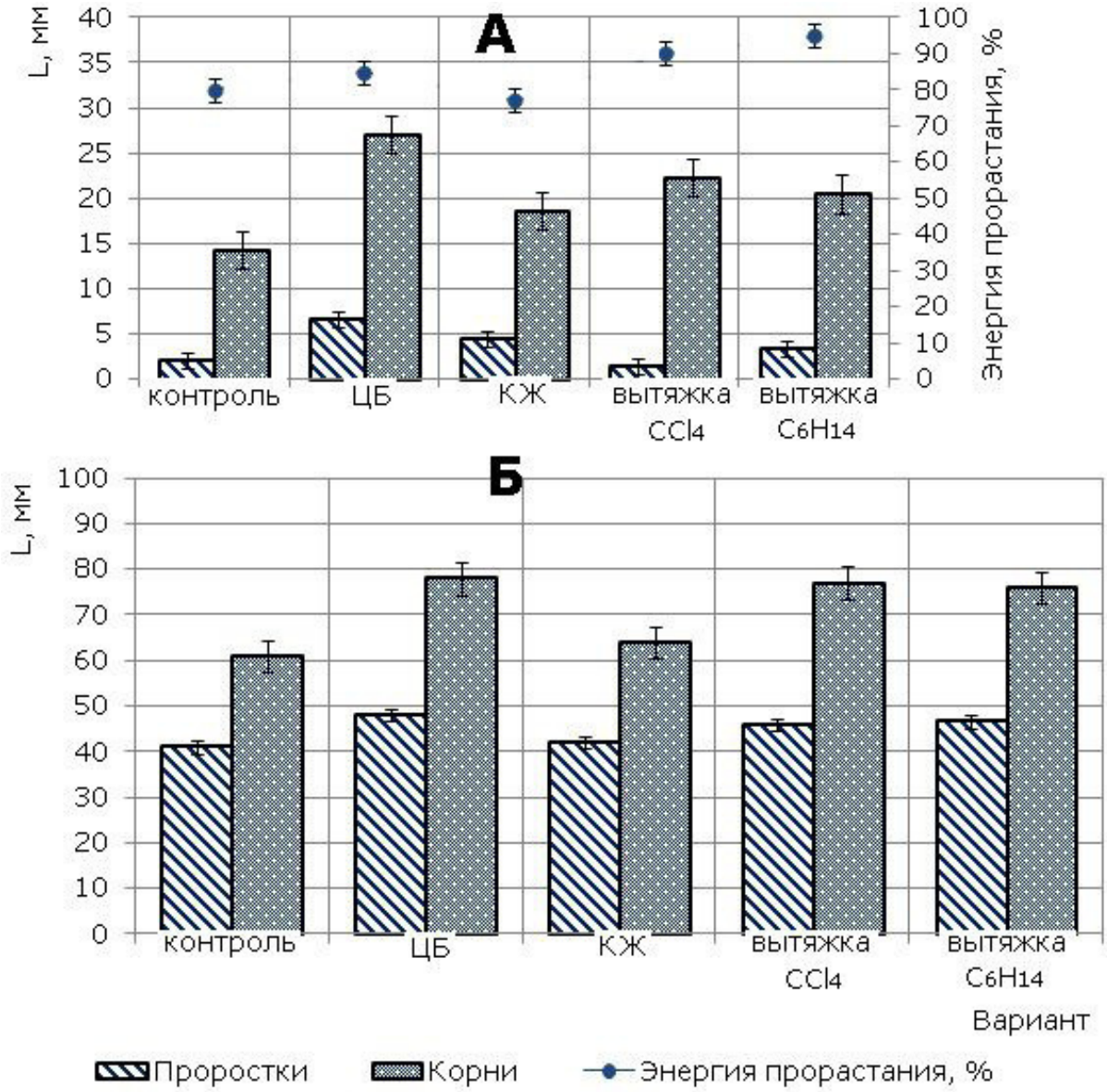



Рис. 1. Влияние цианобактрии *N. paludosum* и ее экзометаболитов на морфометрические параметры ячменя сорта Изумруд (А – 3-е сутки, Б – 5-е сутки). «*» – результаты достоверно отличаются от контроля при $P > 0.95$

Fig.1. The influence of cyanobacterium *N.Paludosum* and its exometabolites on morphometric parameters of barley of Izumrud variety (A - the 3rd day, B - the 5th day), "*" - results are reliably different from the controls at $P>0.95$

Использование показателя индекса роста (рис. 2) для иллюстрации наблюдаемых эффектов позволило выявить интегральную характеристику влияния исследуемых субстанций на рост и развитие растений ячменя. Использование цианобактериальной суспензии, вытяжек $C_6H_{14}$ и $CCl_4$ в целом оказывает ростстимулирующий эффект, что выявлено на 3-суточных проростках. К пятым суткам опыта данная тенденция сохраняется, однако достоверно судить о стимуляции роста уже не удается.

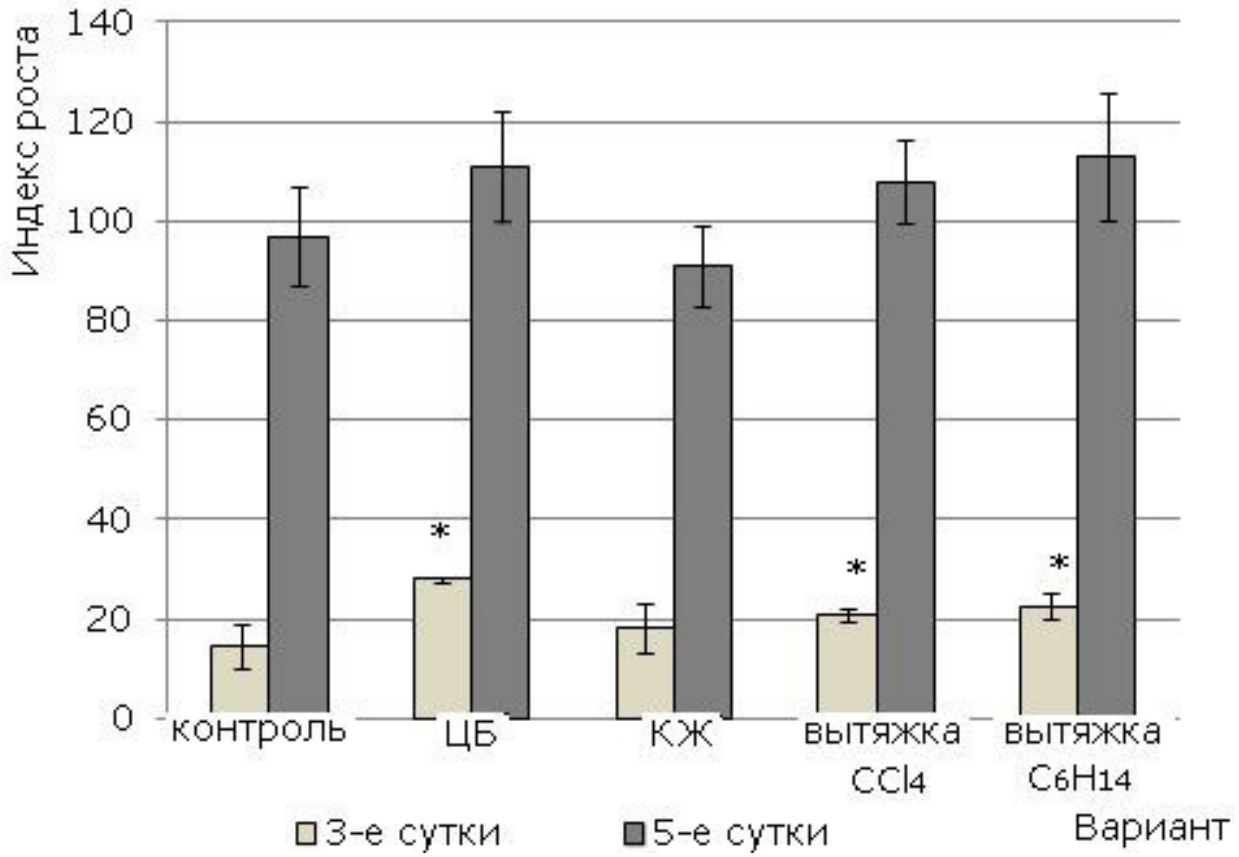



Рис. 2. Влияние цианобактерии *N. paludosum* и ее экзометаболитов на индекс роста растений ячменя сорта Изумруд. «*» – результаты достоверно отличаются от контроля при $P > 0.95$ ($n = 60$)

Fig. 2. The effect of cyanobacterium *N. paludosum* and its exometabolites on the plant growth index of barley Izumrud variety. "*" - results are reliably different from controls at $P>95$ (n=60)

Таким образом, установлено, что комплекс веществ всех субстанций стимулирует рост корней на ранних стадиях развития ячменя. При этом цианобактериальная суспензия обладает наибольшим ростстимулирующим действием.

***Оценка влияния исследуемых веществ на рост и развитие растений ячменя, освобожденных от зерновок.*** Действие цианобактериальных метаболитов на рост ячменя изучали в опыте с 7-суточными проростками с удаленными зерновками. 7-суточные растения без зерновок переносили в чашки Петри на фильтровальную бумагу, предварительно обработанную изучаемыми субстанциями. После 3-суточной экспозиции определяли морфометрические показатели, содержание борофицина в проростках, меди – в проростках и корнях.

*Высота проростков.* Наибольший ростстимулирующий эффект по отношению к высоте проростков установлен в вариантах с вытяжкой $C_6H_{14}$ (95 ± 3 мм) и суспензией ЦБ (94 ± 5 мм) против 90 ± 4 мм в контроле. Однако достоверного отличия между величинами данного параметра у всех вариантов без добавления сульфата меди(II) не обнаружено (рис. 3).

*Длина корней*. Выращивание 7-суточных растений ячменя без зерновок на средах, содержащих ЦБ и их метаболиты, привело к торможению роста корневой системы (см. рис. 3). Данное явление можно рассматривать как реакцию на стресс, направленную на адаптацию растений к условиям среды выращивания, или отсутствие необходимости к увеличению линейных размеров корней, обеспечивающему полноценное пита-

ние растения. В варианте, где метаболиты отсутствовали, ионы меди(II) в количестве, равном 3 мг/кг субстрата, вызвали достоверное отставание роста корней по сравнению с контролем

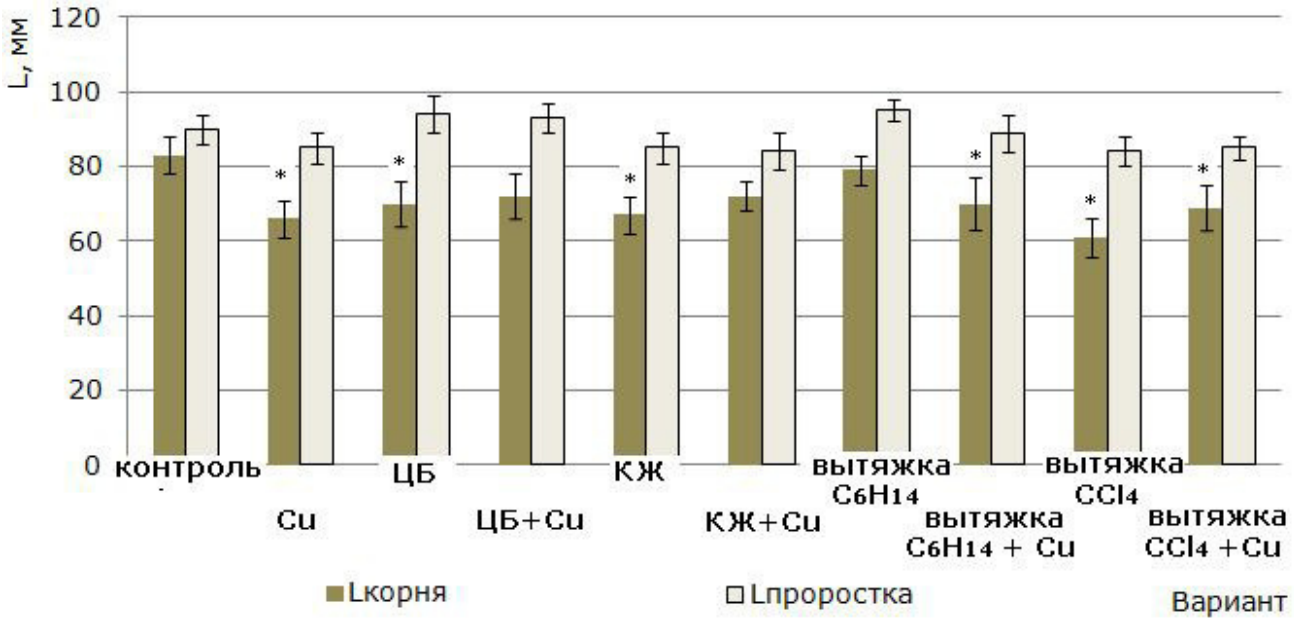



Рис. 3. *Влияние N. paludosum,* ее экзометаболитов и меди на рост проростков ячменя после удаления зерновок. «*» – результаты достоверно отличаются от контроля при $P > 0.95$ ($n = 30$)

Fig. 3. The effect of *N. paludosum*, its exometabolites and copper on the growth of barley seedlings after the removal of grains. "*" - results are reliably different from controls at $P>0.95$ (n=30)

***Влияние компонентов культуральной жидкости цианобактерии на накопление меди корнями и проростками ячменя.*** Обнаружение меди в растениях вариантов без добавления соли металла является следствием того, что Cu – микроэлемент, входящий в состав зерновок в естественном состоянии. Среднее содержание меди в растениях, по Виноградову, составляет 2 мкг/г (Ягодин и др., 2002), допустимое остаточное количество – 10 мкг/г (Найштейн и др., 1987). В данные параметры вполне вписывается значение содержания меди не только контрольного варианта, но и вариантов с КЖ, вытяжками $C_6H_{14}$, $CCl_4$ (рис. 4). В остальных вариантах при благополучии с содержанием меди в проростках несколько повышено количество меди в корнях. При этом добавление сульфата меди(II) приводит к тенденции увеличения накопления металла.

***Влияние компонентов культуральной жидкости на накопление борофицина в проростках ячменя.*** С одной стороны, цианопептид борофицин может вызывать отравления у млекопитающих, играя, таким образом, отрицательную роль, с другой – обладает антимикробными свойствами по отношению к фитопатогенам. Интерес, проявляемый к пептидам в последние годы, связан как с возможностью использования генов микроорганизмов, отвечающих за выработку вещества, для создания устойчивых форм сельскохозяйственных растений, так и с перспективностью их применения для разработки лекарственных препаратов нового поколения (Кокшарова, 2010; Одинцова и др., 2012).

Установлено, что борофицин накапливается в проростках при выращивании ячменя на суспензии ЦБ и вытяжке $CCl_4$ из КЖ в количестве, равном 0.0008–0.001 мкг/г сухой массы. В проростках остальных вариантов его не обнаружено. При этом борофицин присутствует практически в одинаковом количестве (0.04 мкг/дм$^3$) во всех субстанциях. Логично, что такая особенность связана с комплексом факторов как со стороны растения, так и силой действия комплекса веществ субстанций, на которых растения выращивали. Однозначного ответа пока нет.

***Влияние экзометаболитов на перекисное окисление липидов в листьях ячменя.*** Перекисное окисление липидов – окислительная деградация липидов в растениях происходит в основном под действием свободных радикалов и является одним из симптомов окислительного стресса в растительных клетках (Apel, Hirt, 2004). В норме ПОЛ поддерживается на определенном уровне за счет эффективной работы систем анти-

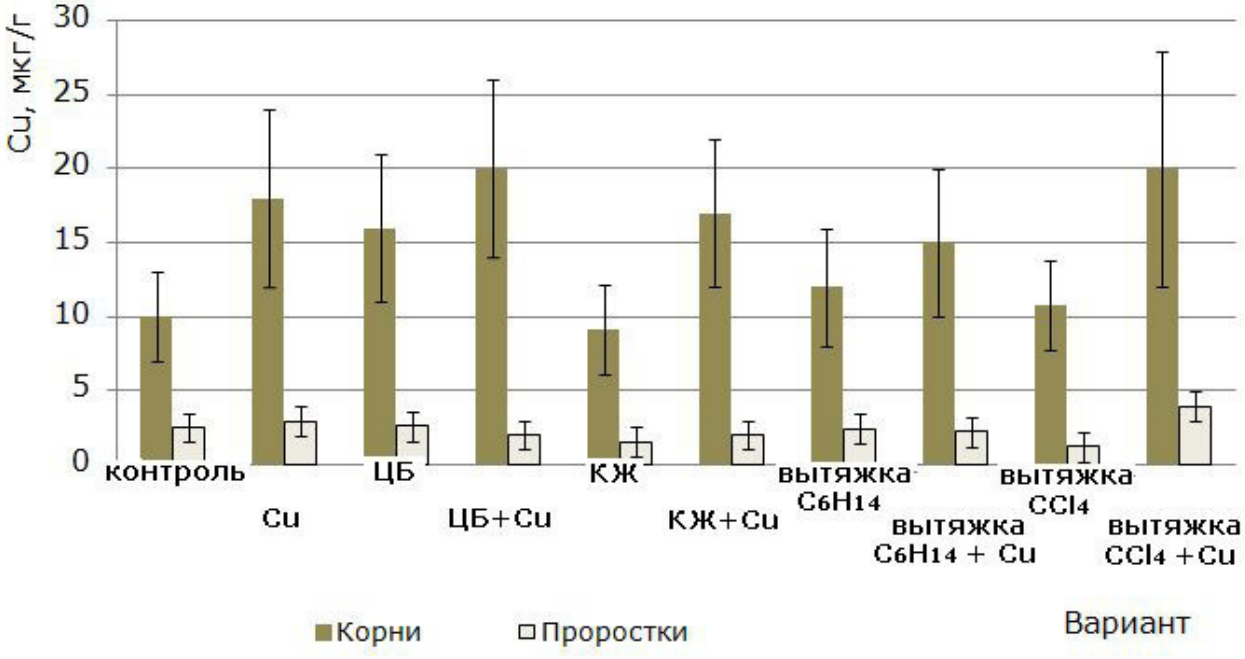



Рис. 4. Содержание меди в проростках и корнях 10-суточных растений ячменя сорта Изумруд, освобожденных от зерновок (*n* = 30; *P* = 0.95)

Fig. 4. The content of copper in the seedlings and roots of 10-day-old barley of Izumrud variety, after the removal of grains (n=30; *P*=0.95)

оксидантной защиты (антиокислительные ферменты, вещества с антиоксидантными свойствами) (Blokhina et al., 2003). В стрессовых условиях изменение интенсивности процессов ПОЛ может свидетельствовать как о патологических состояниях (Лелевич, 2009), так и о процессах адаптации.

Выращивание проростков ячменя на испытуемых субстратах приводило к достоверному, по сравнению с контролем (вода), снижению накопления продукта ПОЛ – малонового диальдегида (МДА) в клетках листьев (рис. 5). Низкая интенсивность процессов ПОЛ отмечалась в варианте с действием солей меди, что, возможно, связано с ходом адаптационных перестроек в клетках. Известно, что сразу после действия стресс-фактора в клетках происходит значительная активация антиоксидантных ферментов и накопление веществ с антиоксидантными свойствами. Все это приводит к снижению уровня активных форм кислорода, что сказывается на скорости протекания процессов ПОЛ в клетках. Известно, что фосфорорганический ксенобиотик – метилфосфоновая кислота и ЦБ – *N. muscorum* вызывают снижение уровня МДА в клетках листьев ячменя (Коваль, Огородникова, 2014), низкие температуры, также могут приводить к уменьшению уровня МДА в клетках листьев табака (Попов и др., 2010). Снижение интенсивности ПОЛ в клетках ячменя, выращенных на испытуемых субстратах, возможно, обусловлено действием на них экзометаболитов ЦБ, в составе которых присутствуют вещества с выраженными антиоксидантными свойствами – ликопин, лютеин, витамин А и др.

## Заключение

В культуральной жидкости цианобактерии *N. paludosum* методом ВЭЖХ обнаружены вещества, которые могут обладать биологической активностью (ликопин, лютеин – антиоксиданты, витамин А и провитамины, предшественники гиббереллинов), способствующей росту ячменя. Также в составе культуральной жидкости обнаружен цианопептид борофицин. Цианобактерия *N. paludosum* 18 и ее экзометаболиты в большей степени влияют на развитие ячменя сорта Изумруд в первые трое суток его роста, оказывая стимулирующее действие, на линейный рост надземных органов и корней. Исследование показало, что присутствие цианобактерии *N. paludosum* и ее экзометаболитов приводит не только к ростстимулирующему эффекту, но и снижению интенсивности процессов перекисного окисления липидов в растительных клетках.

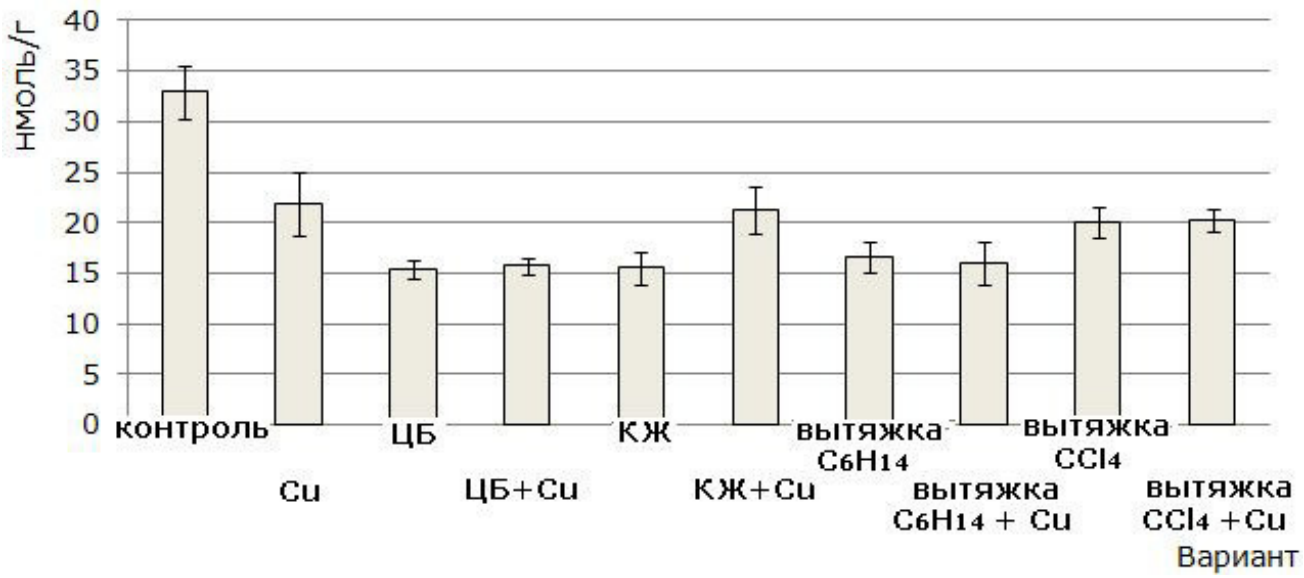



Рис. 5. Содержание малонового диальдегида в клетках листьев 10-суточных проростков ячменя сорта Изумруд, освобожденных от зерновок (пересчет на сырую биомассу)

Fig.5. The content of malonic dialdehyde in the leaf cells of 10-days-old seedlings of barley of Izumrud variety after the removal of grains (raw biomass equivalent)

## Библиография

Андреева О. А., Кожевин П. А. Оптимизация естественного сообщества микроорганизмов почвы как способ создания микробных удобрений // Вестник Московского университета. Сер. 17: Почвоведение. 2014. № 4. С. 42–45.

Андреюк Е. И., Коптева Ж. П., Занина В. А. Цианобактерии . Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.

Белых О. И., Гладких А. С., Сороковикова Е. Г., Тихонова И. В., Потапов С. А., Бутина Т. В. Сакситоксин-продуцирующие цианобактерии в озере Байкал // Сибирский экологический журнал. 2015. № 2. С. 229–237.

Домрачева Л. И. «Цветение» почвы и закономерности его развития . Сыктывкар, 2005. 336 с.

Домрачева Л. И., Кондакова Л. В., Попов Л. Б., Зыкова Ю. Н. Биоремедиационные возможности почвенных цианобактерий (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 1. С. 8–17.

Ивкова А. В., Петрова С. Н. Качественный анализ гексановых экстрактов листьев шиповника // Известия вузов. Прикладная биохимия и биотехнология. 2012. № 2 (3). С. 158–159.

Коваль Е. В., Огородникова С. Ю. Влияние цианобактерии *Nostoc muscorum* на устойчивость растений ячменя к действию метилфосфоновой кислоты // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 2. С. 61–66.

Кокшарова О. А. Применение методов молекулярной генетики и микробиологии в экологии и биотехнологии цианобактерий // Микробиология. 2010. Т. 79. № 6. С. 734–747.

Лелевич В. В. Биологическая химия . Гродно: ГрГМУ, 2009. 275 с.

Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс . Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002. 208 с.

Найштейн С. Я., Меренюк Г. В., Чегринец Г. Я. Гигиена окружающей среды и применение удобрений . Кишинев: Штиинца, 1987. 143 с.

Огородникова С. Ю., Зыкова Ю. Н., Березин Г. И., Домрачева Л. И., Калинин А. А. Комплексная оценка состояния цианобактерии при воздействии различных поллютантов // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 3. С. 47–51.

Одинцова Т. И., Коростылева Т. В., Уткина Л. Л., Андреев Я. А., Славохотова А. А., Истомина Е. А., Пухальский В. А., Егоров Ц. А. Антимикробные пептиды пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 1. С. 107–115.

Попов В. Н., Антипина О. В., Трунова Т. И. Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 1. С. 153–156.

Румянцев В. А., Крюков Л. Н. Особенности природы цианобактерий // Здоровье населения и среда обитания. 2012. № 2. С. 221–227.

Сакевич А. И. Экзометаболиты пресноводных водорослей . Киев: Наукова думка, 1985. 199 с.

Сборник методик измерений концентрации ионов меди, кадмия, цинка, висмута, марганца и ни-

келя методом вольтамперометрии на вольтамперометрическом анализаторе «Экотест-ВА» . М.: ООО «Эконикс-Эксперт», 2004. 61 с.

Сиренко Л. А., Козицкая В. Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды . Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.

Фокина А. И., Горностаева Е. А., Огородникова С. Ю., Зыкова Ю. Н., Домрачева Л. И., Кондакова Л. В. Адаптационные резервы почвенных природных биопленок с доминированием цианобактерий рода *Phormidium* // Сибирский экологический журнал. 2015. № 2. С. 842–851. DOI: 10.15372/SEJ20150604

Химическая энциклопедия / Под ред. Н. С. Зефирова М.: Большая Российская энциклопедия, 1998. Т. 5. 783 с.

Ягодин Б. А., Жуков Ю. П., Кобзаренко В. И. Агрохимия / Под ред. Б. А. Ягодина. М.: Колос, 2002. 584 с.

Apel K., Hirt H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 373–399. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Banker R., Carmeli S. Tenuecyclamides A-D, cyclic hexapeptides from the cyanobacterium Nostoc spongiaeforme var. tenue // Journal of Natural Products. 1998. Vol. 61. Issue 10. P. 1248–1251. DOI: 10.1021/np980138j

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, Oxidative Damage and Oxygen Deprivation Stress: a Review // Annals of Botany. 2003. Vol. 91. P. 179–194. DOI: 10.1093/aob/mcf118

Hemscheidt T., Puglisi M. P., Larsen L. K., Patterson G. M. L., Moore R. E., Rios J. L., Clardy J. Structure and biosynthesis of borophycin, a new boeseken complex of boric acid from a marine strain of the blue-green alga Nostoc linckia // J. Org. Chem. 1994. Vol. 59. P. 3467–3471.

Merken H. M., Beecher G. R. Liquid chromatographic method for the separation and quantification of prominent flavonoid aglycones // Journal of Chromatography A. 2000. Vol. 897. Issues 1–2. P. 177–184. DOI: 10.1016/s0021-9673(00)00826-8

Řezanka T., Dembitsky V. M. Metabolites produced by cyanobacteria belonging to several species of the family Nostocaceae // Folia Microbiologica. 2006. Vol. 51. Issue 3. P. 159–182. DOI: 10.1007/BF02932119

Rott E., Pentecost A., Mareš J. Introduction: Recent developments in cyanobacterial research with special reference to aquatic habitats, molecular ecology and phylogenetic taxonomy // Hydrobiologia. 2018. Vol. 811. Issue 1. P. 1–6. DOI: 10.1007/s10750-017-3468-9

Swain S. S., Paidesetty S. K., Padhy N. R. Antibacterial, antifungal and antimycobacterial compounds from cyanobacteria // Biomedicine & Pharmacotherapy. 2017. June. Vol. 90. P. 760–776. DOI: 10.1016 / j. biopha.2017.04.030

Voloshko L., Safronova T., Pljusch A., Titova N., Kopecky J., Hrouzek P., Drabkova V. Toxins and other bioactive compounds produced by cyanobacteria in Lake Ladoga // Estonian Journal of Ecology. 2008. No 2. P. 100–110. DOI: 10.3176/eco.2008.2.02

Wejnerowski Ł., Rzymski P., Kokociński M., Meriluoto J. The structure and toxicity of winter cyanobacterial bloom in a eutrophic lake of the temperate zone // Ecotoxicology. 2018. Vol. 27. Issue 6. P. 752–760. DOI: 10.1007 / s10646-018-1957-X.

# INFLUENCE OF CYANOBACTERIUM *NOSTOC PALUDOSUM* AND ITS EXOMETABOLITES ON BARLEY GROWTH

**FOKINA Anna Ivanovna** *PhD, Vyatka State University, annushka-fokina@mail.ru*

**DOMRACHEVA Lyudmila Ivanovna** *Vyatka State Agricultural Academy, dli-alga@mail.ru*

**OGORODNIKOVA Svetlana Yuryevna** *Komi Science Center, Institute of Biology, UB RAS, svetao_05@mail.ru*

**Key words:**
cyanobacteria
*Nostoc paludosum*
exometabolites
borofitsin
barley

**Summary:** The chemical composition and influence of exometabolites of the soil cyanobacterium *Nostoc paludosum* 18 on the barley plants of Izumrud variety were studied. Exometabolites from the culture liquid were extracted with hexane and carbon tetrachloride. Organic substances in the studied substrates were determined by high-performance liquid chromatography on the Shimadzu LC-20 chromatograph, Prominence series with a diode-matrix detector and gas chromatography on the GC-2014 Shimadzu chromatograph with a TCD-2014 detector (Japan). The intensity of lipid peroxidation in barley cells was studied by the accumulation of malondialdehyde using SPEKOL 1300 spectrophotometer (Analytik Jena, Germany). Cyanobacterial suspension, culture liquid and extracts from it were similar in composition and quantity of organic substances and contained such compounds as phytoene, phytofluin, N-acetylglucosamine, peptidoglycan murein, lycopene, lutein, kauren (a precursor of gibberellin), vitamin A, provitamins, peptide borofitsin. The stimulating effect of *N. paludosum* exometabolites on linear growth of barley aboveground organs and roots mainly manifests itself in the first three days of their growth. Cyanobacterial exometabolites reduce the intensity of lipid peroxidation in plant cells, which indicates their antioxidant activity. Exometabolites of cyanobacterial suspension and hexane extract have a protective effect on plants, leveling the growth-inhibitory effect of copper (II) ions on the height of seedlings. The concentration of copper (II) ions was 3 mg / kg of the substrate for growing wheat. Cultivation of barley on cyanobacterial suspension and extraction of exometabolites with carbon tetrachloride results in the accumulation of peptide borofitsin in barley tissues in the amount of 0,0008–0,001 µg / g of dry weight.

**Received on:** 20 Jule 2019 **Published on:** 06 October 2019

## References

Andreeva O. A. Kozhevin P. A. Optimization of the natural community of soil microorganisms as a way to create microbial fertilizers, Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 17: Pochvovedenie. 2014. No. 4. P. 42–45.

Andreyuk E. I. Kopteva Zh. P. Zanina V. A. Cyanobacteria. Kiev: Naukova dumka, 1990. 200 p.

Apel K., Hirt H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction, Annu. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 373–399. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Banker R., Carmeli S. Tenuecyclamides A-D, cyclic hexapeptides from the cyanobacterium Nostoc spongiaeforme var. tenue, Journal of Natural Products. 1998. Vol. 61. Issue 10. P. 1248–1251. DOI: 10.1021/np980138j

Belyh O. I. Gladkih A. S. Sorokovikova E. G. Tihonova I. V. Potapov S. A. Butina T. V. Saxitoxin-producing cyanobacteria in Lake Baikal, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2015. No. 2. P. 229–237.

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, Oxidative Damage and Oxygen Deprivation Stress: a Review, Annals of Botany. 2003. Vol. 91. R. 179–194. DOI: 10.1093/aob/mcf118

Chemical encyclopedia, Pod red. N. P. Zefirova M.: Bol'shaya Rossiyskaya enciklopediya, 1998. T. 5. 783 p.

Collection of methods for measuring the concentration of copper, cadmium, zinc, bismuth, manganese and nickel ions using voltammetry using the Ecotest-VA volt-ampere analyzer. M.: OOO «Ekoniks-

Ekspert», 2004. 61 p.
Domracheva L. I. Kondakova L. V. Popov L. B. Zykova Yu. N. Bioremediation capabilities of soil cyanobacteria (review), Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2009. No. 1. P. 8–17.
Domracheva L. I. «Flowering» of the soil and the patterns of its development. Syktyvkar, 2005. 336 p.
Fokina A. I. Gornostaeva E. A. Ogorodnikova S. Yu. Zykova Yu. N. Domracheva L. I. Kondakova L. V. Adaptation potential of naturally occurring cynaobacterial biofilms dominated by phormidium, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2015. No. 2. P. 842–851. DOI: 10.15372/SEJ20150604
Hemscheidt T., Puglisi M. P., Larsen L. K., Patterson G. M. L., Moore R. E., Rios J. L., Clardy J. Structure and biosynthesis of borophycin, a new boeseken complex of boric acid from a marine strain of the blue-green alga Nostoc linckia, J. Org. Chem. 1994. Vol. 59. P. 3467–3471.
Ivkova A. V. Petrova S. N. Qualitative analysis of hexane extracts of wild rose leaves, Izvestiya vuzov. Prikladnaya biohimiya i biotehnologiya. 2012. No. 2 (3). P. 158–159.
Koksharova O. A. Application of molecular genetics and microbiology in ecology and biotechnology of cyanobacteria, Mikrobiologiya. 2010. T. 79. No. 6. P. 734–747.
Koval' E. V. Ogorodnikova S. Yu. The effect of cyanobacterium Nostoc muscorum on the resistance of barley plants to the action of methylphosphonic acid, Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2014. No. 2. P. 61–66.
Lelevich V. V. Biological Chemistry. Grodno: GrGMU, 2009. 275 p.
Lukatkin A. S. Cold damage to heat-loving plants and oxidative stress. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2002. 208 p.
Merken H. M., Beecher G. R. Liquid chromatographic method for the separation and quantification of prominent flavonoid aglycones, Journal of Chromatography A. 2000. Vol. 897. Issues 1–2. R. 177–184. DOI: 10.1016/s0021-9673(00)00826-8
Nayshteyn S. Ya. Merenyuk G. V. Chegrinec G. Ya. Environmental health and fertilizer use. Kishinev: Shtiinca, 1987. 143 p.
Odincova T. I. Korostyleva T. V. Utkina L. L. Andreev Ya. A. Slavohotova A. A. Istomina E. A. Puhal'skiy V. A. Egorov C. A. Wheat antimicrobial peptides, Vavilovskiy zhurnal genetiki i selekcii. 2012. T. 16. No. 1. P. 107–115.
Ogorodnikova S. Yu. Zykova Yu. N. Berezin G. I. Domracheva L. I. Kalinin A. A. Comprehensive assessment of cyanobacteria under the influence of various pollutants, Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2010. No. 3. P. 47–51.
Popov V. N. Antipina O. V. Trunova T. I. Lipid peroxidation during low-temperature adaptation of the leaves and roots of thermophilic tobacco plants, Fiziologiya rasteniy. 2010. T. 57. No. 1. P. 153–156.
Rott E., Pentecost A., Mareš J. Introduction: Recent developments in cyanobacterial research with special reference to aquatic habitats, molecular ecology and phylogenetic taxonomy, Hydrobiologia. 2018. Vol. 811. Issue 1. P. 1–6. DOI: 10.1007/s10750-017-3468-9
Rumyancev V. A. Kryukov L. N. Features of the nature of cyanobacteria, Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya. 2012. No. 2. P. 221–227.
Sakevich A. I. Freshwater Algae Exometabolites. Kiev: Naukova dumka, 1985. 199 p.
Sirenko L. A. Kozickaya V. N. Biologically active substances algae and water quality. Kiev: Naukova dumka, 1988. 256 p.
Swain S. S., Paidesetty S. K., Padhy N. R. Antibacterial, antifungal and antimycobacterial compounds from cyanobacteria, Biomedicine & Pharmacotherapy. 2017. June. Vol. 90. P. 760–776. DOI: 10.1016, j. biopha.2017.04.030
Voloshko L., Safronova T., Pljusch A., Titova N., Kopecky J., Hrouzek P., Drabkova V. Toxins and other bioactive compounds produced by cyanobacteria in Lake Ladoga, Estonian Journal of Ecology. 2008. No 2. P. 100–110. DOI: 10.3176/eco.2008.2.02
Wejnerowski Ł., Rzymski P., Kokociński M., Meriluoto J. The structure and toxicity of winter cyanobacterial bloom in a eutrophic lake of the temperate zone, Ecotoxicology. 2018. Vol. 27. Issue 6. P. 752–760. DOI: 10.1007, s10646-018-1957-X.
Yagodin B. A. Zhukov Yu. P. Kobzarenko V. I. Agrochemistry, Pod red. B. A. Yagodina. M.: Kolos, 2002. 584 p.
Řezanka T., Dembitsky V. M. Metabolites produced by cyanobacteria belonging to several species of the family Nostocaceae, Folia Microbiologica. 2006. Vol. 51. Issue 3. P. 159–182. DOI: 10.1007/BF02932119

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 574.583(282.247.211)

# ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РАЧКА *THERMOCYCLOPS OITHONOIDES* (SARS, 1863) В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ

**ФОМИНА Юлия Юрьевна** — *Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, rambler7780@rambler.ru*

**СЯРКИ Мария Тагевна** — *кандидат биологических наук, Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, msyarki@yandex.ru*

**Ключевые слова:** зоопланктон популяции возрастная структура сезонная динамика лимническая гетерогенность модели сглаживания

**Аннотация:** В условиях климатических изменений и антропогенной нагрузки особую актуальность приобретает исследование годовой цикличности планктона и его основных компонентов. Веслоногий рачок *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) является массовым видом пелагического зоопланктона Онежского озера и важным кормовым объектом для рыб-планктофагов. На основе многолетних наблюдений был выполнен анализ жизненного цикла популяций рачка в центральном олиготрофном районе озера и в крупном Петрозаводском заливе в течение всего года. *T. oithonoides* в планктоне встречается круглогодично. Зимой отмечены только копеподиты IV–V стадии, которые зимуют в придонном слое. В подледный период численность рачка составляет 25.3 ± 4.8 экз./м3, биомасса – 0.286 ± 0.055 мг/м3. Показано, что в центральной части водоема популяционная динамика *T. oithonoides* имеет дициклический характер. В заливе из-за благоприятного температурного режима у рачка возможна ди- и трицикличность. Среднемноголетние максимумы популяций в центре озера по численности достигают 1.31 тыс. экз./м3, биомасса – 0.009 г/м3. Величины для популяции в Петрозаводской губе сходные, по численности – 1.36 тыс. экз./м3, по биомассе – 0.013 г/ м3 соответственно. В июне неблагоприятные гидрохимические условия в заливе угнетают развитие рачка и вызывают задержку его количественного развития. Сравнение с данными прошлого века показало, что, несмотря на колебания антропогенной нагрузки и климатические изменения, наблюдаемые в последние десятилетия, заметных изменений в характере годовой цикличности *T. oithonoides* не произошло.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 29 мая 2019 года **Подписана к печати:** 06 октября 2019 года

## Введение

Онежское озеро – это крупнейший после Ладожского озера пресноводный водоем Европы и европейского северо-запада России. Его экосистема испытывает влияние климатических факторов и антропогенной нагрузки. Основными источниками точечного загрязнения являются промцентры – Петрозаводск, Кондопога, Медвежьегорск. В целом на большей части акватории планктонные системы находятся в естественном состоянии, имеют олиготрофный статус. Онежское озеро отличается высоким качеством воды и малой продуктивностью (Онежское озеро…, 2010). В последние десятилетия на территории Карелии наблюдаются климатические колебания, повышение среднегодовой температуры воздуха и количества осадков (Назарова, 2015). В результате этого увеличиваются сроки безледоставного периода и продолжительности периода «биологического лета» (Филатов и др., 2014). В некоторых районах озера отмечается увеличение

содержания в воде органического вещества, взвешенных веществ, цветности, общего фосфора, железа (Калинкина и др., 2019). Подобные изменения вызывают реакцию как всего планктона в целом, так и отдельных популяций. Жизненные циклы веслоногих копепод синхронизированы с закономерными сезонными колебаниями в окружающей среде (Nilssen, Wærvågen, 2000). Например, в озере Мюггельзе в Берлине в связи с потеплением климата для рачков *Thermocyclops oithonoides* и *Mesocyclops leuckarti* отмечено увеличение продолжительности активной планктонной фазы (сдвиг на более ранние сроки весной и на более поздние осенью), а также увеличение годового пика численности (Gerten, Adrian, 2002).

Вид *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) относится к типу членистоногие (Arthropoda), классу ракообразные (Crustacea), подклассу Copepoda, отряду Cyclopiformes, семейству Cyclopidae (подсемейство Cyclopinae), роду *Thermocyclops* Kiefer, 1927 (Определитель…, 2010).

*T. oithonoides* – палеарктический, эвриотопный вид, относится к холодноводному комплексу умеренных широт 50–60º с. ш. (Пидгайко, 1984; Куликова, 2017). Рачок расселился из Понто-Каспийского региона после последнего ледникового периода (Nilssen, Wærvågen, 2000).

Оптимальные условия рачок находит при высоких содержаниях растворенного кислорода. Он обитает при pH = 6.4–7.6. В дистрофных водоемах отсутствует, обитая главным образом в эвтрофных (мезотрофных) и олиготрофных озерах (Рылов, 1948). *T. oithonoides* относится к видам со средней толерантностью к нарушению ионного состава воды (Калинкина, Куликова, 2009). Вид отмечен в Норвегии (Nilssen, Wærvågen, 2000), Эстонии (Haberman, Virro, 2004), Германии (Adrian et al., 2006), Финляндии (Lehtovaara et al., 2014), в Псковско-Чудском озере на границе между Эстонией и Россией (Хаберман и др., 2012). Массовый вид в Ладожском озере (Родионова, 2013). *T. oithonoides* встречается в озерах Воже и Лача (Смирнова, 1978), в Куйбышевском (Тимохина, 2000), Горьковском (Гусаков, 2005) и Рыбинском водохранилищах (Лазарева, 2010), в озере Неро (Лазарева, Смирнова, 2008) и др. Самый характерный компонент карельских озер, по данным Т. П. Куликовой (2004, 2007, 2010, 2012), вид отмечен в 409 водоемах из 556 исследованных. Рачок распространен повсеместно от литорали до пелагиали.

*T. oithonoides* является важным элементом трофической цепи. Это факультативный хищник. Питается простейшими и молодью ракообразных. Науплиальные стадии используют в пищу водоросли, простейших и детрит (Монаков, 1976). Рачок обеспечивает рыбопродуктивность в озерах тайги и подтайги, составляет основу питания ряпушки и корюшки (Пидгайко, 1984). В уловах Онежского озера рыбы-планктофаги составляют 50–85 % (Онежское озеро…, 2010).

Цель работы – изучение жизненного цикла веслоногого рачка *T. oithonoides* в пелагиали различных районов Онежского озера.

## Материалы

В основу работы положен материал комплексных съемок лаборатории гидробиологии ИВПС КарНЦ РАН с 1988 по 2017 г. в период вегетации (июнь – октябрь) (Сярки, Куликова, 2012; Сярки и др., 2015). Пробы зоопланктона центральной части озера были отобраны в пелагиали районов, сходных по термическим и трофическим свойствам (всего 5 станций, 826 проб). Зоопланктон заливов изучался на примере Петрозаводской губы (2 станции, 641 проба) (рис. 1).

Зимнее состояние описано по материалам, полученным в рамках российско-швейцарского мультидисциплинарного проекта «Lake Ladoga: life under ice interplay of under-ice processes by global change» в марте 2015–2017 гг. (в одни и те же даты) на станции в центральной части Петрозаводской губы.

Термический режим в центральной части озера и заливе различается из-за высокой пространственной гетерогенности озера. Так, термобар в Петрозаводской губе проходит в третьей декаде мая, а в центральном районе – в середине июня (рис. 2). Сезонная динамика температуры Петрозаводской губы имеет свои особенности, связанные с активной гидродинамикой залива.

Центральный район озера в настоящее время имеет олиготрофный статус планктонной системы, что подтверждается низким уровнем общего фосфора (10 мкг/л) и Chl *a* (2.7 мкг/л).

Химический состав вод Петрозаводской губы формируется в основном за счет речного стока (95 % – река Шуя), обогащенного биогенами, железом и гумусом. Зимой и весной водные массы Петрозаводской губы представлены на 52–62 % шуйскими водами. Особенно велико влияние речных вод на залив в период прохождения термобара

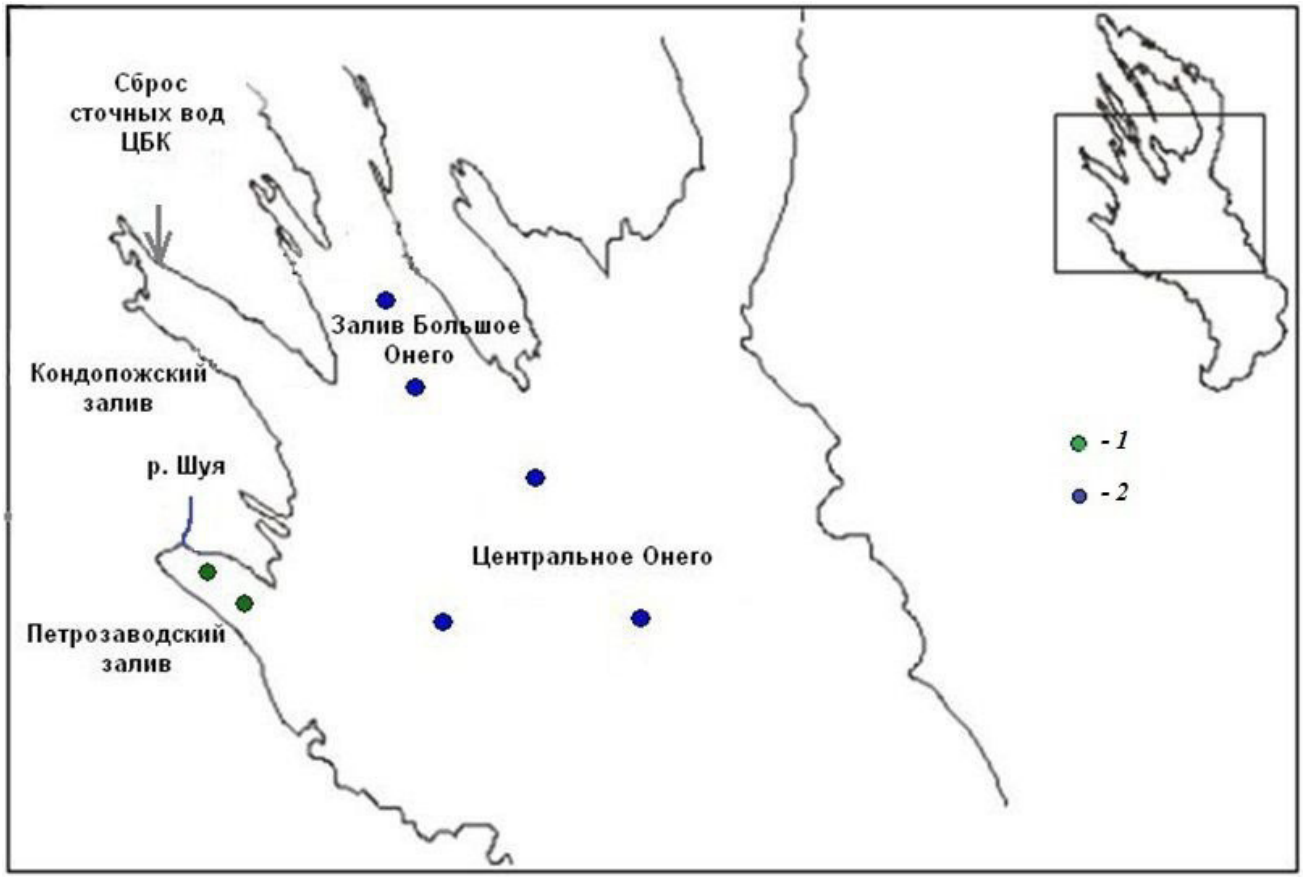



Рис. 1. Схема расположения станций на Онежском озере: 1 – станции в Петрозаводской губе; 2 – станции в центральном районе озера

Fig. 1. Location of stations on Lake Onega: 1 – stations in Petrozavodsk Bay; 2 – stations in the central part

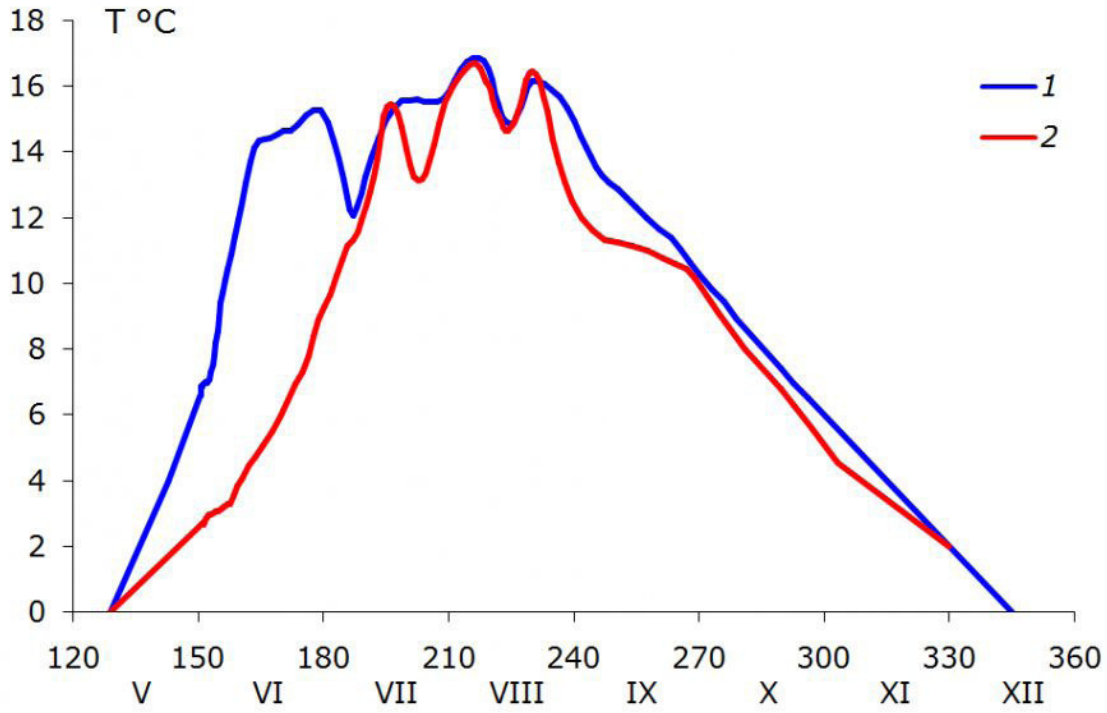



Рис. 2. Средняя температура воды (скользящие средние): 1 – Петрозаводская губа; 2 – центральный район

Fig. 2. Average water temperature (variable averages): 1 – Petrozavodsk Bay; 2 – central part

и после него, когда водообмен с центральным плесом озера ограничен, формируются неблагоприятные для зоопланктона гидрохимические условия. После прохождения термобара показатели химического состава воды в заливе близки к озерным. Летом и осенью доля озерных вод достигает 82–86 %. Петрозаводская губа испытывает значительную антропогенную нагрузку (промышленно-бытовые стоки, дренажные, ливневые воды города, водный транспорт). Концентрация общего фосфора составляет 18 мкг/л, содержание Chl *a* 3.3 мкг/л, по этим показателям залив имеет мезотрофный статус (Крупнейшие…, 2015; Лозовик и др., 2019).

## Методы

Пробы зоопланктона отбирали планктонной сетью Джеди (с диаметром отверстий 100 мкм) фракционно по слоям (0–5, 5–10, 10–25, 25–50, 50–75, 75–100 м) и фиксировали 4 % формалином. Сбор и обработку материала проводили по стандартной методике (Методические рекомендации…, 1984).

Численность *T. oithonoides* просчитывали по размерно-возрастным группам: младшие копеподиты (I–III стадии), старшие копеподиты (IV–V стадии), самцы, самки, самки с яйцами. Науплии не идентифицировались до вида и не учитывались.

При вычислении биомассы зоопланктона использовались размеры и индивидуальные веса, рассчитанные для Онежского озера (Куликова, Сярки, 1994).

Для сопоставимости данных из районов с различными глубинами анализировались величины численности в столбе воды под квадратным метром.

Плавные кривые сезонной динамики показателей получены сглаживанием временных рядов (с 1988 по 2017 г.) методом скользящего среднего с шагом в 7 элементов. Для этого ряды данных ранжировались по показателю сезонности (сутки с начала года). Ввиду нерегулярности рядов применялся метод скользящего среднего в модификации двойного сглаживания (Сярки, 2013).

## Результаты

*T. oithonoides* в планктоне встречается круглогодично. Зимой отмечены только копеподиты IV–V стадии, которые зимуют в придонном слое. В подледный период численность рачка составляет 673.5 ± 125.7 экз./м$^2$ (25.3 ± 4.8 экз./м$^3$), биомасса 7.61 ± 1.42 мг/ м$^2$ (0.286 ± 0.055 мг/м$^3$). Доля *T. oithonoides* в планктоне по численности в среднем 3.5 %, по биомассе – 1.5 %.

В первой декаде июня в центральном районе озера наблюдается численность рачка в среднем 4.2 тыс. экз./м$^2$ (0.06 тыс. экз./м$^3$), биомасса 0.05 г/м$^2$ (0.001 г/м$^3$). Основную роль в популяции в это время играют старшие копеподиты, доля которых составляет около 90 %. В Петрозаводской губе отмечены близкие значения численности 4.3 тыс. экз./м$^2$ (0.16 тыс. экз./м$^3$) и биомассы – 0.07 г/м$^2$ (0.003 г/м$^3$), в первую очередь за счет взрослых рачков и младших копеподитных стадий (около 40 % каждая возрастная группа) (рис. 3, 4).

В конце июня – начале июля в центре озера увеличивается количество самцов и самок, и в первой декаде июля отмечается их максимальное количество по численности – 5.8 тыс. экз./м$^2$ (0.08 тыс. экз./м$^3$), по биомассе – 0.09 г/м$^2$ (0.001 г/м$^3$). В первой декаде августа наблюдается второй максимум взрослых рачков, который почти в два раза больше первого (численность 10.6 тыс. экз./м$^2$, или 0.26 тыс. экз./м$^2$, биомасса 0.15 г/м$^2$, или 0.004 г/м$^3$). Для младших и старших копеподитов волны генераций тоже хорошо выражены.

В Петрозаводской губе активное развитие популяции *T. oithonoides* начинается с первой декады июля. Подобная задержка летнего развития в заливе была отмечена ранее для веслоного рачка *Eudiaptomus gracilis* (Фомина, Сярки, 2018). Задержка в развитии в июне здесь может быть связана с неблагоприятными гидрохимическими условиями в период термобара и после его прохождения. Активное развитие популяции в начале июля может быть связано с гидродинамикой вод в заливе и с переносом рачков течениями из центрального плеса озера. Волны генерации слабо выражены для старших копеподитов, для младших копеподитов и взрослых рачков сливаются.

Максимум развития популяции *T. oithonoides* в центральном районе и Петрозаводском заливе приходится на начало августа. В центре озера численность рачка может достигать 46.4 тыс. экз./м$^2$ (1.31 тыс. экз./м$^3$), биомасса – 0.39 г/м$^2$ (0.009 г/м$^3$), в популяции *T. oithonoides* в Петрозаводской губе отмечены близкие значения – 35.6 тыс. экз./м$^2$ (1.36 тыс. экз./м$^3$) и 0.34 г/м$^2$ (0.013 г/ м$^3$) соответственно.

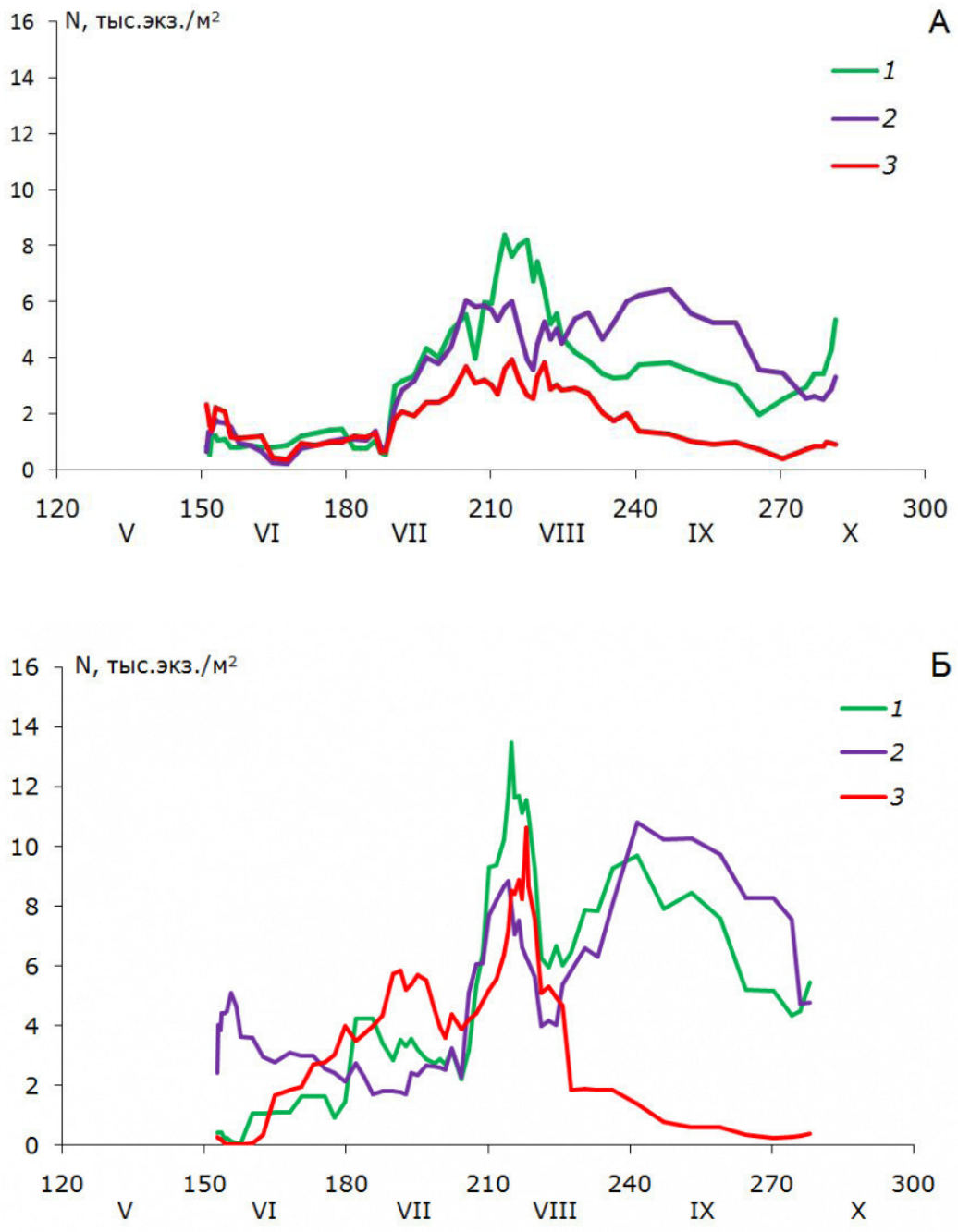
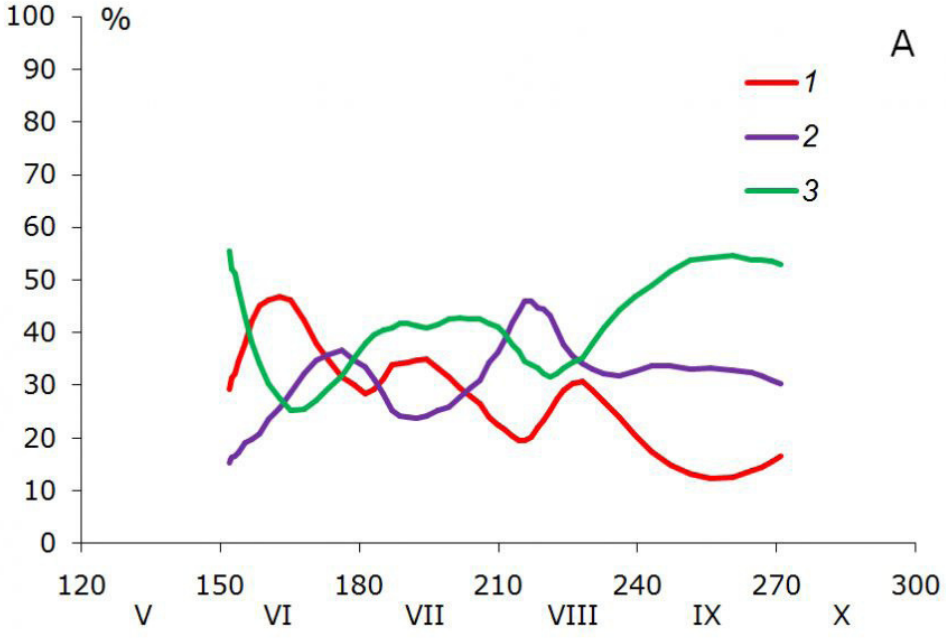



Рис. 3. Динамика численности (N, тыс. экз./м²) возрастных групп *T. oithonoides* в Петрозаводской губе (А) и центральном районе (Б): 1 – взрослые рачки; 2 – старшие копеподиты; 3 – младшие копеподиты

Fig. 3. Abundance dynamics (N, th. ind./m²) of *Thermocyclops oithonoides* age groups in Petrozavodskaya Bay (A) and in the central part of Lake Onega (Б): 1 – adults; 2 – senior copepodites; 3 – young copepodites

Осенью доля взрослых рачков снижается, доля копеподитов, наоборот, увеличивается (рис. 4). Старшие копеподиты уходят в диапаузу и мигрируют в придонный слой. В это время в структуре популяции рачка в Петрозаводской губе доля младших копеподитов больше, чем в центральном районе озера. Возможно, это связано с более благоприятными термическими условиями в заливе, когда рачок в теплые годы может давать не две генерации, как в центре озера, а три. По данным В. М. Рылова (1948), *T. oithonoides* дицикличен, в некоторых озерах он моноцикличен. В карельских озерах вид может быть полицикличен (Филимонова, 1965). Nilssen и Wærvågen (2000) отмечают, что в озерах Норвегии в жизненном цикле *T. oithonoides* может быть две или три генерации в год в зависимости от ежегодных колебаний температуры воды.



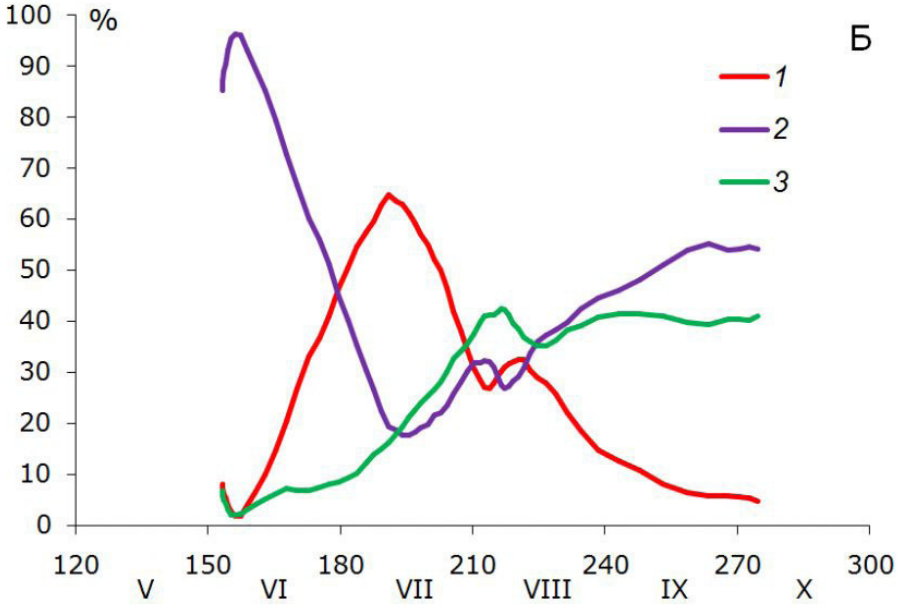




Рис. 4. Структура популяции (%) *T. oithonoides* в Петрозаводской губе (А) и центральном районе (Б): 1 – взрослые рачки; 2 – старшие копеподиты; 3 – младшие копеподиты

Fig. 4. Population structure (%) of *Thermocyclops oithonoides* in Petrozavodskaya Bays (A) and in the central part o Lake Onegoa (Б): 1 – adults; 2 – senior copepodites; 3 – young copepodites

Петрозаводский залив прогревается примерно на месяц раньше, чем центральный район, поскольку скорость развития *T. oithonoides* зависит от температуры, размножение рачка в губе начинается уже в мае. Доля яйценосных самок в заливе в начале июня и до конца августа составляет около 50 % от общего количества самок. В центре озера в начале июня доля яйценосных самок составляет в среднем 5 %, но в июле их число резко возрастает. Короткий вегетационный период вызывает синхронизацию размножения самок (рис. 5).

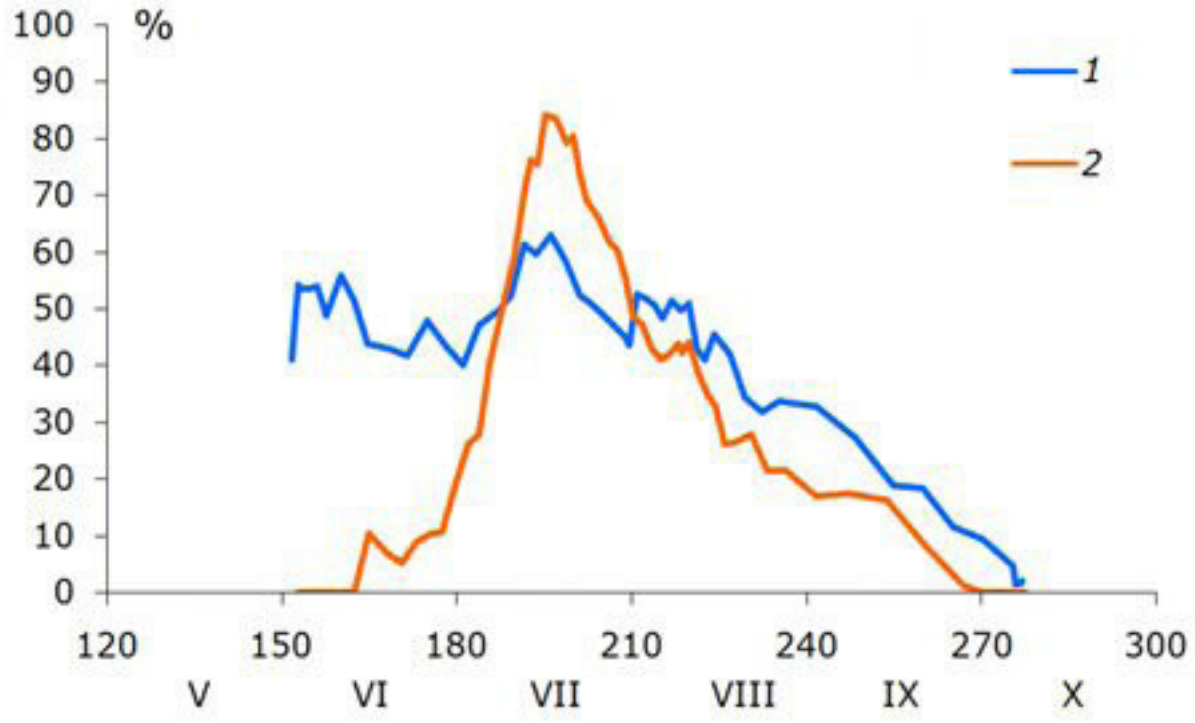



Рис. 5. Доля яйценосных самок *T. oithonoides:* 1 – Петрозаводская губа; 2 – Центральный и глубоководный районы

Fig. 5. Proportion of oviparous females of *Thermocyclops oithonoides:* 1 – Petrozavodskaya Bays; 2 – the central parts of Lake Onega

Значение *T. oithonoides* в зоопланктоне меняется в течение вегетационного периода. Наименьшую роль в сообществе Петрозаводской губы и в центральной части озера рачок играет в конце июня – начале июля. Наибольшее значение *T. oithonoides* в заливе наблюдается в первой декаде августа и в начале октября (по численности до 24 %, по биомассе до 8 %), в центральном районе – в начале июня и в начале сентября (по численности до 26 %, по биомассе до 11 %). В связи с небольшими размерами рачка (средний вес взрослых рачков 0.015 мкг) по биомассе он играет меньшую роль.

## Обсуждение

Полученные результаты показали, что в последние годы (2014–2017) сезонная динамика рачка *T. oithonoides* находится в пределах ее межгодовой изменчивости. Определенных трендов в изменении численности и биомассы вследствие изменения климата и сдвигов сезонных сроков, а также колебаний антропогенной нагрузки отмечено не было. В сезонной динамике *T. oithonoides* из центрального района озера и Петрозаводского залива обнаружены различия. Так, в холодноводном центральном районе жизненный цикл рачка имеет дициклический характер, а в заливе с благоприятными температурными условиями зафиксирована его ди- и трицикличность. Настоящая работа является начальным этапом подробного исследования годовой цикличности планктонных рачков и в перспективе позволит использовать современные модели жизненных циклов (регрессионные, стохастические или имитационные), позволяющие делать прогноз сезонного развития популяции при различных температурных режимах и трофических условиях.

## Заключение

Веслоногий рачок *T. oithonoides* является основным компонентом зоопланктона Онежского озера и важным кормовым объектом для рыб-планктофагов. Жизненный цикл рачка в холодноводном олиготрофном районе озера имеет дициклический характер, в крупном Петрозаводском заливе из-за благоприятного температурного режима возможна ди- и трицикличность.

Среднемноголетние максимумы популяций в центре озера по численности достигают 1.31 тыс. экз./м$^3$, биомассе – 0.009 г/м$^3$. Величины для популяции в Петрозаводской

губе сходные, по численности – 1.36 тыс. экз./м$^3$, по биомассе – 0.013 г/м$^3$ соответственно. В июне неблагоприятные гидрохимические условия в заливе угнетают развитие рачка и вызывают задержку его количественного развития. Колебания антропогенной нагрузки и климатические изменения пока не оказывают влияния на характер годовой цикличности рачка в Онежском озере.

## Библиография


Гусаков В. А. Мейобентос Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 98–141.

Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Сабылина А. В., Рыжаков А. В. Изменения гидрохимического режима Онежского озера с начала 1990-х годов // Известия РАН. Сер. географическая. 2019. № 1. С. 62–72.

Калинкина Н. М., Куликова Т. П. Эволюционная обусловленность реакции гидробионтов на изменение ионного состава воды (на примере пресноводного планктона) // Известия РАН. Сер. биологическая. 2009. № 2. С. 243–248.

Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 375 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 325 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 223 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна реки Шуя . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 124 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов Республики Карелия (Россия): История изучения, основные направления исследований, видовой состав, библиография . LAP LAMBERT Academic Publishing, 2017. 125 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов северной части бассейна Ладожского озера . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 192 с.

Куликова Т. П., Сярки М. Т. Размерно-весовая характеристика массовых видов ракообразных и коловраток Онежского озера (справочно-информационный материал) . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1994. 16 с.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 183 с.

Лазарева В. И., Смирнова С. М. Ракообразные и коловратки // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 175–210.

Лозовик П. А., Зобков М. Б., Бородулина Г. С., Токарев И. В. Оценка внешнего водообмена заливов озер по химическим показателям воды // Водные ресурсы. 2019. Т. 46. № 1. С. 91–101.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов в гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция . Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.

Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод . Л.: Наука, 1976. 170 с.

Назарова Л. Е. Атмосферные осадки в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 9. С. 114–120.

Онежское озеро. Атлас . Петрозаводск: Карельский научный центр, 2010. 151 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР . М.: Наука, 1984. 208 с.

Родионова Н. В. Зоопланктон // Ладога. СПб.: Нестор-История, 2013. С. 298–306.

Рылов В. М. Фауна СССР. Ракообразные, Cyclopoida пресных вод . Т. III. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1948. 318 с.

Смирнова Т. С. Зоопланктон озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг. Л.: Наука, 1978. С. 102–130.

Сярки М. Т. Изучение траектории сезонной динамики планктона с помощью метода двойного сглаживания // Принципы экологии. 2013. № 1 (5). С. 61–67.

Сярки М. Т., Куликова Т. П. «Зоопланктон Онежского озера» : Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2012621150. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU). Дата регистрации в реестре баз данных 9 ноября 2012 г.

Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. «Планктон пелагиали Онежского озера» : Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620274. Правообладатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН) (RU). Дата регистрации в реестре баз данных 13 февраля 2015 г.

Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища . Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 193 с.

Филатов Н. Н., Руховец Л. А., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Влияние изменения климата на экосистемы озер Севера Европейской территории России // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. 2014. № 34. С. 48–55.

Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М., Л.: Наука, 1965. С. 111–146.

Фомина Ю. Ю., Сярки М. Т. Жизненный цикл рачка *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) в Онежском озере // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 92–105. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7842.

Хаберман Ю., Вирро Т., Бланк К. Зоопланктон // Псковско-Чудское озеро. Тарту: Eesti Loodusfoto, 2012. С. 285–306.

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

Gerten D., Adrian R. Species-specific changes in the phenology and peak abunance of freshwater copepods in response to warm summers // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. P. 2163–2173.

Haberman J., Virro T. Zooplankton // Lake Võrtsjärv. Tallinn: Encyclopedia Publishers Ltd, 2004. P. 233–251.

Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake // Boreal environment research. 2014. 19 (suppl. A). P. 97–111.

Nilssen P., Wærvågen S. B. Superficial ecosystem similarities vs autecological stripping: the "twin species" *Mesocyclops leuckarti* (Claus) and *Thermocyclops oithonoides* (Sars) – seasonal habitat utilisation and life history traits // J. Limnol. 2000. Vol. 59 (2). P. 79–102.

## Благодарности

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

# THE LIFE CYCLE OF THE COPEPOD *THERMOCYCLOPS OITHONOIDES* (SARS, 1863) IN LAKE ONEGA

**FOMINA Yuliya Yur'evna** — *Northern Water Problems Institute Karelian Research Centre, rambler7780@rambler.ru*

**SYARKI Maria Tagevna** — *PhD, Northern Water Problems Institute Karelian Research Centre, msyarki@yandex.ru*

**Key words:**
zooplankton
population
age structure
seasonal dynamics
limnical heterogeneity
smoothing models

**Summary:** A study of the annual cycles of plankton community and its main elements is of particular relevance in the conditions of climate change and anthropogenic load. The copepod *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863) is the main component of the pelagic zooplankton of Lake Onega and a valuable component of planktivorous fish diet. The life cycle of the crustacean populations from the central oligotrophic region of the lake and the large Petrozavodsk Bay was analyzed on the basis of long-term observations. *T. oithonoides* is found in plankton all year round. In winter, only stage IV-V copepodites are marked, which overwinter in the bottom layer. During the subglacial period, the abandance of the crustaceans reaches 25,3±4,8 th.ind./m3, biomass - 0,286±0,055 mg/m3. It was shown that population dynamics of *T. oithonoides* in the central part of the reservoir is dicyclic. In the bay, because of the favorable temperature regime, the crustacean can have di-and three cycles. The average long-term population maximums in the center of the lake reach 1,31 th.ind./m3 (abundance) and 0,009 g/m3 (biomass). In the Petrozavodsk Bay the values of population abundance and biomass of *T. oithonoides* are similar (1,36 ind./m3 and 0,013 g/m3, respectively). In June, adverse hydrochemical conditions in the bay inhibit the development of the crustaceans and cause a delay in its quantitative development. Comparison with the data of the last century showed that, despite the fluctuations in anthropogenic load and climate changes observed in recent decades, no noticeable changes in the nature of the annual cycles of *Thermocyclops oithonoides* have occurred.

**Received on:** 29 May 2019 **Published on:** 06 October 2019

## References

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

Filatov N. N. Ruhovec L. A. Nazarova L. E. Georgiev A. P. Efremova T. V. Pal'shin N. I. Climate change impact on the lake ecosystems of the North of European Russia, Uchenye zapiski Rossiyskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta. 2014. No. 34. P. 48–55.

Filimonova Z. I. Lower crustaceans of the plankton in the lakes of Karelia, Fauna ozer Karelii. Bespozvonochnye. M., L.: Nauka, 1965. P. 111–146.

Fomina Yu. Yu. Syarki M. T. The life cycle of the copepod Eudiaptomus gracilis (Sars, 1863) in Lake Onego, Principy ekologii. 2018. No. 3. P. 92–105. DOI: 10.15393/j1.art.2018.7842.

Gerten D., Adrian R. Species-specific changes in the phenology and peak abundance of freshwater copepods in response to warm summers, Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. P. 2163–2173.

Guidelines for the collection and processing of materials in hydrobiological studies in freshwater. Zooplankton and its products.. L.: GosNIORH, 1984. 33 p.

Gusakov V. A. Meiobenthos of the Gorky Reservoir, Biologicheskie resursy presnyh vod: bespozvonochnye. Rybinsk: Izd-vo OAO «Rybinskiy dom pechati», 2005. P. 98–141.

Haberman J., Virro T. Zooplankton, Lake Võrtsjärv. Tallinn: Encyclopedia Publishers Ltd, 2004. P. 233–251.

Haberman Yu. Virro T. Blank K. Zooplancton, Pskovsko-Chudskoe ozero. Tartu: Eesti Loodusfoto, 2012. P. 285–306.

Kalinkina N. M. Kulikova T. P. Evolutionary conditioning of response to changes in ionic composition of water in hydrobionts: on the example of freshwater zooplankton, Izvestiya RAN. Ser. biologicheskaya.

2009. No. 2. P. 243–248.
Kalinkina N. M. Tekanova E. V. Sabylina A. V. Ryzhakov A. V. Changes in the hydrochemical regime of Lake Onega since the early 1990s, Izvestiya RAN. Ser. geograficheskaya. 2019. No. 1. P. 62–72.
Kulikova T. P. Syarki M. T. Size and weight characteristics of mass species of crustaceans and rotifers in Lake Onega (reference and information material). Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 1994. 16 p.
Kulikova T. P. Zooplankton of the water bodies in the northern part of the Ladoga Lake basin. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2012. 192 p.
Kulikova T. P. Zooplankton of the water bodies of the Lake Onega basin. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2007. 223 p.
Kulikova T. P. Zooplankton of the water bodies of the Republic of Karelia (Russia): History of research, main areas of research, species composition, bibliography. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2017. 125 p.
Kulikova T. P. Zooplankton of the water bodies of the White Sea basin. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2010. 325 p.
Kulikova T. P. Zooplankton of water bodies of the Shuya river basin. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2004. 124 p.
Lake Onega. Atlas. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr, 2010. 151 p.
Lazareva V. I. Smirnova S. M. Crustaceans and rotifers, Sostoyanie ekosistemy ozera Nero v nachale XXI veka. M.: Nauka, 2008. P. 175–210.
Lazareva V. I. Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk reservoir. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 183 p.
Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J., Olin M., Rask M., Salonen K., Sarvala J., Tulonen T., Vuorenmaa J. Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake, Boreal environment research. 2014. 19 (suppl. A). P. 97–111.
Lozovik P. A. Zobkov M. B. Borodulina G. S. Tokarev I. V. Effects of external water exchange between bays of lakes on chemical indicators of water, Vodnye resursy. 2019. T. 46. No. 1. C. 91–101.
Monakov A. V. Nutrition and nutritional relationships of freshwater copepods. L.: Nauka, 1976. 170 p.
Nazarova L. E. Precipitation in Karelia, Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN. 2015. No. 9. P. 114–120.
Nilssen P., Wærvågen S. B. Superficial ecosystem similarities vs autecological stripping: the «twin species» Mesocyclops leuckarti (Claus) and Thermocyclops oithonoides (Sars) – seasonal habitat utilisation and life history traits, J. Limnol. 2000. Vol. 59 (2). P. 79–102.
Pidgayko M. L. Zooplankton of the waterbodies in the European part of the USSR. M.: Nauka, 1984. 208 p.
Rodionova N. V. Zooplancton, Ladoga. SPb.: Nestor-Istoriya, 2013. P. 298–306.
Rylov V. M. SR. The fauna of the USSR. Crustaceans, freshwater cyclopoida. T. III. Vyp. 3. M.; L.: Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1948. 318 p.
Smirnova T. S. Zooplankton of Vozhe and Lacha lakes, Gidrobiologiya ozer Vozhe i Lacha v svyazi s prognozom kachestva vod, perebrasyvaemyh na yug. L.: Nauka, 1978. P. 102–130.
Syarki M. T. Kulikova T. P. Zooplankton of Lake Onega: Svidetel'stvo o gosudarstvennoy registracii bazy dannyh No. 2012621150. Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie nauki Institut vodnyh problem Severa Karel'skogo nauchnogo centra RAN (IVPS KarNC RAN) (RU). Data registracii v reestre baz dannyh 9 noyabrya 2012 g.
Syarki M. T. Tekanova E. V. Chekryzheva T. A. Pelagial plankton of Lake Onega: Svidetel'stvo o gosudarstvennoy registracii bazy dannyh No. 2015620274. Pravoobladatel': Federal'noe gosudarstvennoe byudzhetnoe uchrezhdenie nauki Institut vodnyh problem Severa Karel'skogo nauchnogo centra RAN (IVPS KarNC RAN) (RU). Data registracii v reestre baz dannyh 13 fevralya 2015 g.
Syarki M. T. The study of the seasonal dynamics traits of plankton using the duble-smoothing method, Principy ekologii. 2013. No. 1 (5). P. 61–67.
The identification key for freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. V. 1. Lower invertebrates. M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2010. 495 p.
The largest lakes-reservoirs of the North-West of the European part of Russia: current state and changes in ecosystems under climate variability and antropogenic impact. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2015. 375 c.
Timohina A. F. Zooplankton as a component of the Kuibyshev reservoir ecosystem. Tol'yatti: IEVB RAN, 2000. 193 p.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 504.4.054

# АДАПТАЦИЯ МЕТОДА ГРАНУЛОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОПЛАСТИКОВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОТЛОЖЕНИЙ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ МОРЯ

**АГАРКОВА-ЛЯХ Ирина Владимировна** — *кандидат географических наук, ФГБНУ Институт природно-технических систем, iva_crimea@mail.ru*

**СИБИРЦОВА Елена Николаевна** — *кандидат биологических наук, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», elenasibircova@yandex.ru*

**Ключевые слова:**
донные грунты
пляжные отложения
гранулометрический состав
микропластик
ситовой метод
проба

**Аннотация:** Предложен новый подход к оценке микропластикового загрязнения пляжных и донных отложений береговой зоны моря, основанный на изучении их гранулометрического состава. Описана процедура проведения полного гранулометрического анализа отложений в лабораторных условиях с применением ситового метода с промывкой и без промывки водой, адаптированного для условий их возможного загрязнения микропластиком. В настоящее время данный метод проходит апробацию, в ходе которой будут отработаны и усовершенствованы приемы обработки пляжных и донных отложений.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 21 февраля 2019 года **Подписана к печати:** 07 октября 2019 года

## Введение

В условиях отсутствия естественных механизмов разложения микропластика масштабы его накопления в окружающей среде приобретают ранг планетарной экологической проблемы. В настоящее время лидерство в изучении микропластикового загрязнения Мирового океана принадлежит зарубежным исследователям, чьи работы посвящены методике отбора и обработки проб (Hidalgo-Ruz et al., 2012; Imhof et al., 2012; Claessens et al., 2013; Laboratory…, 2015; Losh, 2015; Löder, Gerdts, 2015; Besley et al., 2016; Kedzierski et al., 2016; Mahat, 2017), оценке загрязнения микропластиком разных экологических зон и районов Мирового океана. Отечественные ученые только начинают исследования в данной области (Зобков, Есюкова, 2018 и др.). Первые наблюдения за распределением микропластика проведены на пляжах Балтийского и Черного морей, в акватории Японского моря (Блиновская, Якименко, 2018; Есюкова, Чубаренко, 2018; Зобков, Есюкова, 2018; Сибирцова, 2018; Sibirtsova, 2016; Esiukova, 2017).

Одним из слабо изученных аспектов микропластикового загрязнения береговой зоны моря как в зарубежных, так и отечественных работах является роль гранулометрического состава (грансостава) пляжных и донных отложений в накоплении, перемещении и пространственно-временном распределении микропластика. Так, выполненный в статье (Есюкова, Чубаренко, 2018) частичный анализ грансостава пляжей Балтийского моря не позволил установить какой-либо четкой его связи с содержанием микропластика. При этом авторы указанной работы отметили необходимость проведе-

ния развернутого анализа грансостава отложений в перспективе. Вместе с тем полевые исследования на пляжах Севастополя одного из авторов настоящей работы выявили качественные отличия частиц микропластика, обнаруженных в разных слоях пляжных отложений мощностью 5 см при их послойном отборе (Сибирцова, 2018; Sibirtsova, 2016). Таким образом, изучение особенностей поведения частиц микропластика в прибрежно-морских отложениях различного грансостава представляет определенный интерес.

Как известно, гидродинамические факторы (волновая и штормовая деятельность) оказывают определяющее воздействие на формирование толщи пляжно-донных отложений, а вместе с ними и перераспределение частиц микропластика в пределах надводной и подводной частей береговой зоны моря. Значительный вклад в поступление и дифференциацию микропластика в пределах береговой зоны также вносит деятельность человека. То есть процесс поступления и миграции микропластика в пляжных и донных отложениях можно рассматривать как результирующую гидродинамической активности и антропогенной нагрузки на береговую зону моря.

В этой связи авторы исходят из предположения, что распределение микропластика в толще пляжно-донных отложений и по профилю береговой зоны моря тесно связано с их грансоставом. Для проверки данной гипотезы предлагается метод сопряженного анализа грансостава отложений и их загрязнения микропластиком.

Цель работы – представить новый подход к оценке микропластикового загрязнения пляжных и донных отложений береговой зоны моря, основанный на проведении адаптированной процедуры их полного гранулометрического анализа.

## Материалы

Процедура проведения грананализа базируется на основных положениях действующих межгосударственных стандартов (ГОСТ, 2000, 2015), измененных с учетом возможного присутствия в прибрежно-морских отложениях микропластика. Отбор проб проводился в пяти районах береговой зоны Севастопольского региона (рис. 1), отличающихся по рекреационной нагрузке и местным условиям (гидродинамический режим, тип и ширина пляжа, профиль береговой зоны и др.). Точки отбора 2, 4, 5 находятся в бухтах с ослабленным волновым режимом, точка 1 – на открытом побережье, точка 3 – на приустьевом участке. Наибольшую ширину имеют пляжи на точках 1 и 5, наименьшую – 2, 3 и 4.

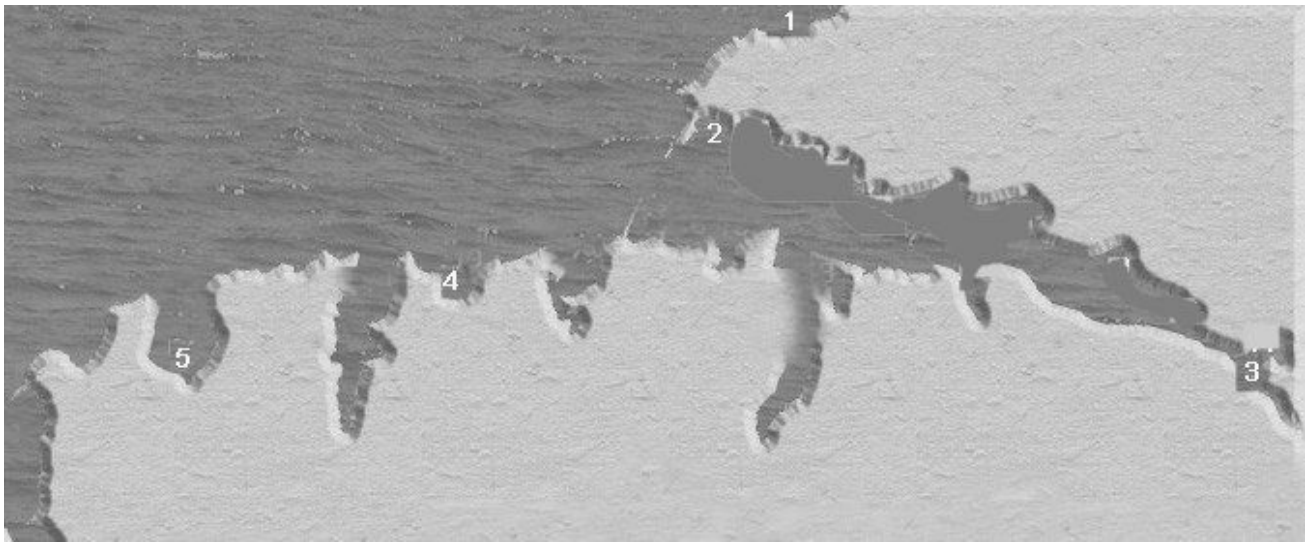



Рис. 1. Районы отбора проб. 1 – пляж «Учкуевка», 2 – пляж «Константиновский», 3 – устье р. Черной, 4 – пляж «Солнечный», 5 – пляж «Омега»

Fig. 1. Sampling areas. 1 – beach "Uchkuevka", 2 – beach "Konstantinovsky", 3 – mouth of the Black River, 4 – beach "Solnechny", 5 – beach "Omega"

## Оригинальные методы исследований

Проведение грананализа является одним из этапов методики комплексного изучения грансостава и микропластикового загрязнения пляжных и донных отложений береговой зоны моря, включающей отбор проб, их грананализ, оценку микропластикового загрязнения и подробно рассмотренной в работе (Сибирцова, Агаркова-Лях, 2019). Стандартная процедура грананализа отложений, проводимая на втором этапе, адаптирована для условий их возможного загрязнения микропластиком, вносящего корректировки в температуру сушки, интенсивность механического воздействия, использование очищенной (дистиллированной) воды и др. При проведении грананализа применяется ситовой метод с промывкой и без промывки водой. Данный метод позволяет выявлять видимые невооруженным глазом частицы микро- и мезопластика с размерами от 0.25–5 мм до 5–25 мм соответственно. Основные отличия адаптированной процедуры грананализа от стандартной (ГОСТ, 2015) представлены в табл. 1.

Таблица 1. Отличия стандартного грананализа от адаптированного для изучения микропластикового загрязнения

Table 1. Differences of standard grananalysis from adapted to study microplastics contamination

| Характеристики и процедуры | ГОСТ 12536-2014 | Адаптация метода для изучения микропластикового загрязнения |
|---|---|---|
| Квартование и отбор средней пробы | есть | нет |
| Минимальная масса пробы | от 50 до 2000 г | от 1500 до 4500 г |
| Растирка при подготовке и просеивании проб | есть | нет |
| Температура сушки | (105 ± 5) $^0$C (для минеральных проб) (70 ± 5) $^0$C (для органо-минеральных проб) | (50–60 ± 5) $^0$C (для любых проб) |
| Промывка пробы | водопроводная или профильтрованная дождевая (речная) вода | дистиллированная вода |
| Отмучивание частиц менее 0.1 мм | под струей воды | в емкости с водой |
| Процедура выпаривания на песчаной бане после промывки водой | есть | нет |

Ниже описана последовательность действий при проведении грананализа пляжных и донных отложений береговой зоны моря.

Необходимое оборудование: набор сит с размером ячеек 10.0; 5.0; 2.0; 1.0; 0.5; 0.25 и 0.1 мм, крышкой и поддоном; лабораторные электронные весы; сушильный шкаф; фарфоровые или металлические чашки; стеклянная емкость (например, стакан-цилиндр); стеклянная или деревянная палочка; резиновая груша; емкости для хранения проб и фракций; этикетки; карандаш. Во избежание риска внешнего загрязнения проб частицами микропластика, при проведении лабораторных работ исключается использование пластиковой посуды, инструментов и одежды из искусственных материалов.

При наличии ограничений у исследователя для минимизации усилий по доставке и обработке проб стандартная процедура грананализа предполагает их квартование и отбор средней пробы. На наш взгляд, желательно исключить процедуру квартования при изучении микропластикового загрязнения, т. к. сокращение массы пробы снижает вероятность получения объективной картины количественного содержания частиц микропластика в отложениях.

**Ситовой метод без промывки водой** применяют для грананализа проб с преобладающим размером частиц от 0.5 до 10.0 мм.

Отобранная проба может быть сухой или

влажной. Влажную пробу сначала высушивают, а затем взвешивают. Сухую пробу сразу взвешивают.

*Высушивание пробы.* Пробу помещают в предварительно взвешенную фарфоровую или металлическую чашку и высушивают в сушильном шкафу при температуре (50–60 ± 5) $^0$C (Hidalgo-Ruz et al., 2012; Laboratory…, 2015; Löder, Gerdts, 2015) до воздушно-сухого состояния.

*Взвешивание сухой пробы.* Сухую или высушенную пробу взвешивают вместе с фарфоровой или металлической чашкой. Из полученной величины отнимают массу чашки и получают вес сухой пробы. Результат записывают в таблицу расчетов.

*Просеивание пробы через набор сит.* Для разделения пробы на фракции применяют сита с размером ячеек 10.0; 5.0; 2.0; 1.0 и 0.5 мм. Сита монтируют в колонку, размещая от поддона в порядке увеличения размера ячеек от 0.5 до 10.0 мм. На верхнее сито в несколько приемов высыпают пробу и закрывают крышкой. Просеивают пробу ручным (путем легких ударов ладоней о бока сит) или механизированным способом. Для лучшей экстракции микропластика из органического материала (фрагментов водорослей, кусков дерева и пр.) последний тщательно промывают дистиллированной водой в отдельной емкости, затем воду из емкости сливают через сито с размером ячеек 0.5 мм. Задержавшийся на сите материал перемещают при помощи резиновой груши в предварительно взвешенную чашку, высушивают в сушильном шкафу, взвешивают и значение фиксируют в таблице, высыпают к остальной пробе на верхнее сито.

Полноту просеивания фракций сквозь каждое сито проверяют его встряхиванием над листом бумаги. Если при этом на лист выпадают частицы, то их высыпают на следующее сито. Просев продолжают до тех пор, когда на бумагу перестанут выпадать частицы либо пока количество песка, проходящее через каждое сито в течение 1 мин, не составит менее 0.1 % от всей массы пробы.

*Взвешивание фракций и расчет потери массы пробы.* Каждую фракцию, задержавшуюся после просеивания на сите, а также прошедшую в поддон, переносят начиная с верхнего сита в заранее взвешенные фарфоровые чашки и взвешивают по отдельности. Полученные значения заносят в таблицу расчетов.

После просеивания пробы суммируют веса всех фракций. Обычно в ходе просеивания происходит незначительная потеря массы пробы относительно ее исходного количества. Если же полученная сумма весов всех фракций более чем на 1 % превышает вес сухой пробы, взятой для анализа, то просеивание повторяют. Потерю пробы при ее просеивании ($п_{pr}$, г) разносят по всем выделенным фракциям пропорционально их массе (за исключением проб, в которых фракции более 2 мм представлены единичными включениями обломочного материала. В таком случае эти фракции не учитывают при расчетах потери массы пробы). Формула расчета по каждой фракции выглядит следующим образом:

$M_{fr} = m_{fr} + (п_{pr} \cdot m_{fr}) / m_{pr}$, [1]

где $M_{fr}$ – масса фракции с учетом потери массы пробы, г; $m_{fr}$ – масса фракции после просеивания, г; $m_{pr}$ – масса пробы после просеивания, г.

Итоги расчетов фиксируют в таблице.

*Расчет доли каждой фракции в пробе.* После корректировки массы каждой фракции рассчитывают ее долю ($Ф$, %) в пробе по формуле:

$Ф = (M_{fr} \cdot 100\%) / m_s$, [2]

где $m_s$ – масса сухой пробы, взятой для анализа, г.

Результаты вычисления грансостава отложений следует определять с погрешностью до 0.1 %. Итоги расчетов фиксируют в таблице.

*Расфасовка и упаковка фракций.* Просеянный по фракциям материал помещают в подготовленные сухие емкости, этикетируют, подписывают и оставляют в лаборатории до этапа анализа их микропластикового загрязнения.

**Ситовой метод с промывкой водой** применяют для гранулометрического анализа проб с высоким содержанием частиц размером менее 0.5 мм.

*Высушивание и взвешивание пробы* осуществляют аналогично процедурам, описанным выше для ситового метода без промывки водой.

*Промывка пробы.* Для промывки используют дистиллированную воду. Пробу помещают в предварительно взвешенную стеклянную емкость (например, стакан-цилиндр), смачивают ее, а затем заливают водой так, чтобы высота слоя воды была выше поверхности отложений приблизительно на 20 см. Пробу перемешивают стеклянной или деревянной палочкой, взмучивая суспензию, и дают ей отстояться 10–15

с. Промывание пробы посредством взмучивания частиц и сливания воды проводят до полного осветления воды над осадком. Далее сливают воду с неосевшими частицами (взвесью) через сито с размером ячеек 0.1 мм, а остаток частиц на нем смывают при помощи резиновой груши обратно в емкость. После промывки всей пробы воду из емкости аккуратно сливают, а материал промытой пробы помещают в предварительно взвешенную фарфоровую чашку и отправляют в сушильный шкаф.

*Высушивание и взвешивание промытой пробы* осуществляют аналогично процедурам, описанным выше для ситового метода без промывки водой.

Массу частиц размером менее 0.1 мм ($C_g$, г) определяют по разности между массой сухой пробы, взятой для анализа ($m_s$), и ее массой после промывки водой и высушивания ($m_l$). Содержание глинистой фракции вычисляют по формуле [3] с округлением до 0.1.

$C_g = m_s - m_l$ [3].

*Просеивание пробы через набор сит.* Для разделения пробы на фракции применяют сита с размером ячеек 10.0; 5.0; 2.0; 1.0; 0.5; 0.25 и 0.1 мм. Сита монтируют в колонку, размещая от поддона в порядке увеличения размера отверстий от 0.1 до 10.0 мм. Далее выполняют действия, описанные выше для ситового метода без промывки водой.

*Взвешивание* фракций и расчет потери массы пробы, расчет доли каждой фракции в пробе, расфасовку и упаковку фракций осуществляют аналогично описанным ранее манипуляциям для ситового метода без промывки водой.

## Заключение или выводы

Представлен новый подход к изучению поведения микропластика в пляжно-донных отложениях береговой зоны моря, основанный на анализе их грансостава. Для проведения полного грананализа отложений предложен ситовой метод с промывкой и без промывки водой, адаптированный для условий их возможного загрязнения микропластиком.

Проверка предлагаемой авторами методики сопряженного анализа грансостава отложений и их загрязнения микропластиком позволит подтвердить или опровергнуть связь между качественно-количественными характеристиками микропластикового загрязнения и гранулометрическим составом прибрежно-морских отложений.

В случае установления корреляционных зависимостей между грансоставом и содержанием микропластика станет возможным использование первого в качестве индикатора микропластикового загрязнения пляжно-донных отложений. В настоящее время данный метод проходит апробацию в лабораторных условиях, в ходе которой будут отработаны и усовершенствованы приемы обработки материала.

## Библиография

Блиновская Я. Ю., Якименко А. Л. Анализ загрязнения акватории залива Петра Великого (Японского моря) микропластиком // Успехи современного естествознания. 2018. № 1. С. 68–73.

ГОСТ 12071-2000. Грунты. Отбор, упаковка, транспортировка и хранение образцов . М.: МНТКС, 2000. 25 с.

ГОСТ 12536-2014. Грунты. Методы лабораторного определения зернового (гранулометрического) и микроагрегатного состава . М.: Стандартинформ, 2015. 22 с.

Есюкова Е. Е., Чубаренко И. П. Особенности распределения микропластика на песчаных пляжах Калининградской области (Балтийское море) // Региональная экология. 2018. № 1 (51). С. 108–121.

Зобков М. Б., Есюкова Е. Е. Микропластик в морской среде: обзор методов отбора, подготовки и анализа проб воды, донных отложений и береговых наносов // Океанология. 2018. Т. 58. № 1. С. 149–157.

Сибирцова Е. Н. Микропластиковое загрязнение грунтов пляжей г. Севастополя в летний период 2016–2017 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2018. № 1. С. 64–73.

Сибирцова Е. Н., Агаркова-Лях И. В. Методика изучения микропластикового загрязнения в пляжных и донных отложениях различного гранулометрического состава // Системы контроля окружающей среды. Севастополь: ИПТС, 2019. Вып. 1 (35). С. 136–145.

Besley A., Vijver M. G., Behrens P., Bosker T. Standardized method for sampling and extraction

methods for quantifying microplastics in beach sand // Mar. Pollut. Bull. 2016. Vol. 114 (1). P. 77–83.

Claessens M., Van Cauwenberghe L., Vandegehuchte M. B., Janssen C. R. New techniques for the detection of microplastics in sediments and field collected organisms // Mar. Pollut. Bull. 2013. Vol. 70. P. 227–233.

Esiukova E. Plastic pollution on the Baltic beaches of the Kaliningrad region, Russia // Mar. Pollut. Bull. 2017. Vol. 114 (2). P. 1072–1080.

Hidalgo-Ruz V., Gutow L., Thompson R. T., Thiel M. Microplastics in the marine environment: a review of the Methods used for identification and quantification // Environ. Sci. Technol. 2012. Vol. 46. P. 3060–3075.

Imhof H. K., Schmid J., Niessner R. et al. A novel, highly efficient method for the separation and quantification of plastic particles in sediments of aquatic environments // Limnol. Oceanogr. Methods. 2012. Vol. 10. P. 524–537.

Kedzierski M., Tilly V., Bourseau P., Bellegou H., Cesar G., Sire O., Bruzaud S. Microplastics elutriation from sandy sediments: a granulometric approach // Mar. Pollut. Bull. 2016. Vol. 107 (1). P. 315–323.

Masura J., Baker J., Foster G., Arthur C., Herring. C. Laboratory Methods for the Analysis of Microplastics in the Marine Environment. Recommendations for quantifying synthetic particles in waters and sediments. NOAA Marine Debris Program. Silver Spring. 2015. 31 p.

Losh S. A proposed method to analyze meso- and microplastic pollution on beaches in Oregon / Honors!Baccalaureate!of!Science in!Environmental!Science. Oregon, 2015. 45 p.

Löder M. G. J., Gerdts G. Methodology used for the detection and identification of microplastics – a critical appraisal // Bergmann M., Gutow L., Klages M. (eds.). Marine anthropogenic litter. Cham, 2015. P. 201–227.

Mahat S. Separation and quantification of Microplastics from Beach and Sediment samples using the Bauta microplastic – sediment separator. Oslo, 2017. 60 p. DOI: http://hdl.handle.net/11250/2459114.

Sibirtsova E. The Black Sea and microplastics: Sevastopol beaches monitoring // Conference Paper: EMECS 11 – SEA COASTS XXVI. JOINT CONFERENCE. Managing risks to coastal regions and communities in a changing world. St. Peterburg, 2016. URL: https://www.researchgate.net/publication/314105559_THE_BLACK_SEA_AND_MICROPLASTICS_SEVASTOPOL_BEACHES_MONITORING (дата обращения: 20.12.2018).

## Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и города Севастополя в рамках научного проекта № 18-44-920014 р_а, а также по госбюджетной теме ФГБУН ФИЦ ИнБЮМ РАН № 0828-2018-0005 и госбюджетной теме ИПТС №0012-2019-0007.

# ADAPTATION OF A METHOD OF THE GRANULOMETRIC ANALYSIS FOR STUDYING OF MICROPLASTIC POLLUTION OF DEPOSITS OF A COASTAL ZONE OF THE SEA

**AGARKOVA-LYAKH Irina Vladimirovna** *PhD, Institute of Natural and Technical Systems, iva_crimea@mail.ru*

**SIBIRTSOVA Elena Nikolaevna** *PhD, The A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS, elenasibircova@yandex.ru*

**Key words:**
bottom soilы
beach sediments
granulometric composition
microplastic
sieve method
sample

**Summary:** A new approach to the assessment of microplastic pollution of beach and bottom sediments of the coastal zone of the sea based on the study of their particle size distribution is proposed. A standard procedure for carrying out a complete granulometric analysis of the sediments in laboratory conditions is described. It uses the sieve method with and without washing with water adapted to the condition of their possible contamination with microplastics. Currently, this method is receiving practical approval during which the methods of processing beach and bottom sediments will be worked out and improved.

**Received on:** 21 February 2019 **Published on:** 06 October 2019

## References

Besley A., Vijver M. G., Behrens P., Bosker T. Standardized method for sampling and extraction methods for quantifying microplastics in beach sand, Mar. Pollut. Bull. 2016. Vol. 114 (1). P. 77–83.

Blinovskaya Ya. Yu. Yakimenko A. L. The analysis of microplastics pollution of the water area of Peter the Great Bay (Sea of Japan), Uspehi sovremennogo estestvoznaniya. 2018. No. 1. P. 68–73.

Claessens M., Van Cauwenberghe L., Vandegehuchte M. B., Janssen C. R. New techniques for the detection of microplastics in sediments and field collected organisms, Mar. Pollut. Bull. 2013. Vol. 70. P. 227–233.

Esiukova E. Plastic pollution on the Baltic beaches of the Kaliningrad region, Russia, Mar. Pollut. Bull. 2017. Vol. 114 (2). P. 1072–1080.

Esyukova E. E. Chubarenko I. P. Peculiarities of microplastic distribution on the sandy beaches of Kaliningrad region (Baltic Sea), Regional'naya ekologiya. 2018. No. 1 (51). P. 108–121.

GOST 12071-2000. Soils. Sampling, packaging, transportation and storage of samples. M.: MNTKS, 2000. 25 p.

GOST 12536-2014. Soils. Methods of laboratory determination of grain (particle size) and microaggregate composition. M.: Standartinform, 2015. 22 p.

Hidalgo-Ruz V., Gutow L., Thompson R. T., Thiel M. Microplastics in the marine environment: a review of the Methods used for identification and quantification, Environ. Sci. Technol. 2012. Vol. 46. P. 3060–3075.

Imhof H. K., Schmid J., Niessner R. et al. A novel, highly efficient method for the separation and quantification of plastic particles in sediments of aquatic environments, Limnol. Oceanogr. Methods. 2012. Vol. 10. P. 524–537.

Kedzierski M., Tilly V., Bourseau P., Bellegou H., Cesar G., Sire O., Bruzaud S. Microplastics elutriation from sandy sediments: a granulometric approach, Mar. Pollut. Bull. 2016. Vol. 107 (1). P. 315–323.

Löder M. G. J., Gerdts G. Methodology used for the detection and identification of microplastics – a critical appraisal, Bergmann M., Gutow L., Klages M. (eds.). Marine anthropogenic litter. Cham, 2015. P. 201–227.

Losh S. A proposed method to analyze meso- and microplastic pollution on beaches in Oregon, Honors!Baccalaureate!of!Science in!Environmental!Science. Oregon, 2015. 45 p.

Mahat S. Separation and quantification of Microplastics from Beach and Sediment samples using the Bauta

microplastic – sediment separator. Oslo, 2017. 60 p. DOI: http://hdl.handle.net/11250/2459114.

Masura J., Baker J., Foster G., Arthur C., Herring. C. Laboratory Methods for the Analysis of Microplastics in the Marine Environment. Recommendations for quantifying synthetic particles in waters and sediments. NOAA Marine Debris Program. Silver Spring. 2015. 31 p.

Sibircova E. N. Lyah I. V. The method of studying microplastics pollution in the beach and bottom sediments of different granulometric composition, Sistemy kontrolya okruzhayuschey sredy. Sevastopol': IPTS, 2019. Vyp. 1 (35). P. 136–145.

Sibircova E. N. Microplastics pollution of Sevastopol beaches sediment in summer 2016–2017, Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon morya. 2018. No. 1. P. 64–73.

Sibirtsova E. The Black Sea and microplastics: Sevastopol beaches monitoring, Conference Paper: EMECS 11 – SEA COASTS XXVI. JOINT CONFERENCE. Managing risks to coastal regions and communities in a changing world. St. Peterburg, 2016. URL: https://www.researchgate.net/publication/314105559_THE_BLACK_SEA_AND_MICROPLASTICS_SEVASTOPOL_BEACHES_MONITORING (data obrascheniya: 20.12.2018).

Zobkov M. B. Esyukova E. E. Microplastic in the marine environment: review of methods of selection, preparation and analysis of water samples, sediments and coastal sediments, Okeanologiya. 2018. T. 58. No. 1. P. 149–157.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ
http://ecopri.ru

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
http://petrsu.ru

УДК 929

# ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В МИРЕ И В СССР/РФ 1. ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В ЗАРУБЕЖНЫХ СТРАНАХ

**ЧЕРЛИН Владимир Александрович**

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

**Ключевые слова:**
термобиология рептилий
история исследований за рубежом

**Аннотация:** В статье описывается история и закономерности исследований по термобиологии рептилий за рубежом. Первые публикации на эту тему появились в 40-х годах XIX века. Дается их общий анализ вплоть до настоящего момента. Более чем за 180 лет изучения термобиологии рептилий был накоплен огромный фактический материал полевых и лабораторных наблюдений, специальных лабораторных опытов. Изучены экология, географическое распространение, биотопическое размещение, термобиология, особенности физиологии и физиологической экологии многих видов пресмыкающихся. Однако, к сожалению, из-за применяемых уже более 100 лет старых, недостаточно корректных методов сбора и обработки первичных данных получаемые материалы и выводы зачастую оказываются ошибочными. Кроме того, до сих пор нет общей концепции этого направления науки, разработанного, унифицированного понятийного аппарата и системы показателей.

© Петрозаводский государственный университет

**Получена:** 31 марта 2019 года **Подписана к печати:** 01 Октября 2019 года

## Материалы

Исследования по термобиологии рептилий начались за рубежом в первой половине XIX в. Змеи, ящерицы, черепахи и крокодилы обильно населяли (и сейчас, конечно, тоже населяют) тропические страны (в XIX в. это чаще всего были колонии), в которых эти исследования изначально и проводились учеными и просто интересующимися любителями (и те и другие в основном – представители митрополий). Кроме того, среди рептилий тропиков многие животные представляют реальную опасность для человека (множество ядовитых змей, опасных крупных удавов и питонов, крокодилы и т. п.). Поэтому, особенно раньше, они играли серьезную роль в жизни людей и на них было обращено большое внимание. Это внимание, активированное, наверное, изначально в значительной степени страхом, в дальнейшем перерастало в любопытство, а затем и в научный интерес.

### ИЗУЧЕНИЕ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В ЗАРУБЕЖНЫХ СТРАНАХ

Первая известная нам работа, касающаяся темы теплового баланса рептилий, была опубликована еще в первой половине XIX в. (Valensiennes, 1841). В ней говорилось о том, что насиживающие самки питонов заметно повышают температуру своего тела особенно в месте, где они покрывают кладку. Следующая публикация на эту же тему вышла уже через год (Lamarre-Pacquot, 1842). Но самое раннее устное сообщение этого автора Французской академии наук о том, что в Бенгалии насиживающие самки питонов повышают температуру тела на несколько градусов, состоялось еще в 1832 г.

Первое конкретное упоминание о температуре тела рептилий, которое нам известно, относится к середине XIX в. (Agassiz, Gould, 1856). В конце XIX в. для измерения температуры тела некоторые ученые стали применять термопары (Sutherlanad, 1896), что расширило возможности полевых и лабораторных исследований. Наблюдения за поведением, связанные с использованием тепла и с тепловой выносливостью рептилий, публиковались с конца XIX в. (Werner, 1891; Richet, 1889; Soetbeer, 1898).

Накопление первичного материала в том же направлении шло с самого начала XX в. (Gadow, 1901; Grinnell, 1908; Camp, 1916; Weese, 1917, 1919) и продолжалось вплоть до конца 30-х гг. (Buxton, 1923, 1924; Hall, 1922; Reese, 1923; Hesse, 1924; Parker, 1925; Kanitz, 1925; Baldwin, 1925a, b; Kammerer, 1926; Pearse, Hall, 1928; Krüger, 1924, 1929; Krüger, Kern, 1924; Weigmann, 1929; Franz, 1930; Pearse, 1931; Benedict, 1932; Blum, Spealman, 1933; Mosauer, Lazier, 1933; Mcilhenny, 1935; Parker, 1935; Mosauer, 1930, 1936; Lufti, 1936; Warden et al., 1936; Hesse et al., 1937; Atsatt, 1939; Bogert, 1939; Cowles, 1939; Klauber, 1939). При этом количество публикаций в 30-е гг. начало существенно возрастать. Если с середины XIX по конец 20-х гг. XX в. нам известна всего 31 публикация, то только за 30-е гг. – уже 39 (рисунок). В конце 30-х гг. в списке авторов появляются ученые, которые впоследствии станут классиками в области термобиологии, – это Р. Б. Коул (R. B. Cowles) и К. М. Богерт (C. M. Bogert).

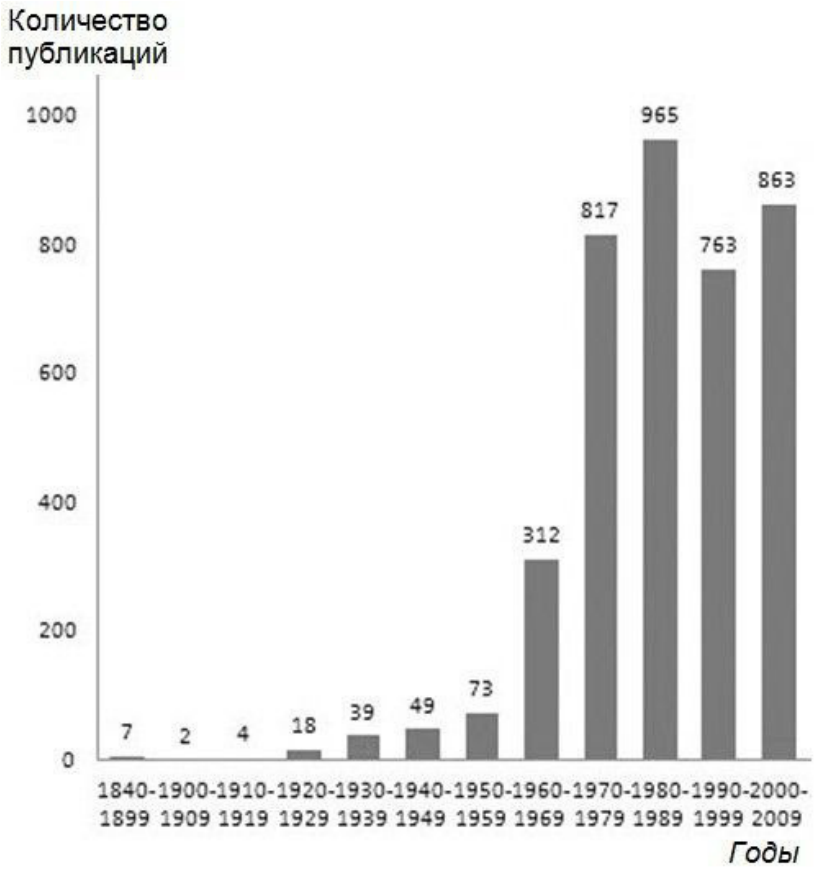
Публикации, в той или иной мере касающиеся термобиологии рептилий, были связаны с описанием экологии этих животных, условий их обитания, поведенческих реакций, направленных на избегание температурой смерти от перегрева, на выбор наиболее адекватных и безопасных микробиотопов, времени активности и т. п. Но большая часть материалов касалась темы температурной выносливости рептилий. Наверное, это было связано с тем, что многие первые наблюдения над биологией пресмыкающихся проводились в местах, где их было больше всего и где они были визуально доступнее – в пустынях. Исследователей весьма впечатляло, что они встречали прежде всего ящериц и иногда змей *а*) при очень высоких температурах среды и/или *б*) в местах, где такие температуры периодически присутствовали. При этом пункт *а* часто ошибочно отождествляли с пунктом *б*. Тем не менее это первое, что бросалось в глаза, вызывало порой недоумение и, следовательно, научный интерес, а опыты по изучению температурной выносливости изначально могли быть поставлены даже на самом примитивном уровне, не требующем серьезной экипировки и научной подготовки (например: за сколько минут погибает змея, помещенная на почву с температурой 40°, 42° и т. д.).

Правда, уже в этот начальный период изучения термобиологии рептилий появлялись статьи, представляющие собой попытки осмысления значения температуры в жизни животных, соотношения экто- и эндотермии (Pearse, Hall, 1928; Benedict, 1932; Warden et al., 1936 и др.), но они были единичными.

Таким образом, с середины XIX в. по конец 30-х гг. XX в. в зарубежных исследованиях термобиологии рептилий происходил период первичного накопления научного материала по наиболее ярким, обращающим на себя внимание особенностям биологии пресмыкающихся, связанным с температурой.

Публикации 1940-х гг. (нам известно их 49, см. рисунок) продемонстрировали желание исследователей глубже проникнуть в суть биологии рептилий. Кроме уже ставших обычными тем экологии (Lueth, 1941; Lowe, 1942; Cowles, 1944; Bogert, 1949a, b и др.) и термальной выносливости (Cowles, 1940, 1942, 1945; Cole, 1943; Cowles, Burleson, 1945; Colbert et al., 1946; Woodbury, Hardy, 1948 и др.), встречались работы, посвященные другим важным аспектам: зимовкам рептилий и термальной выносливости при низких температурах (Cowles, 1941; Bailey, 1948, 1949), влиянию температуры на развитие морфологических признаков у змей (Klauber, 1941; Fox, 1948), общим проблемам терморегуляции (Herter, 1941; Cowles, 1942; Bogert, 1949a, b).

Но особое значение, наверное, имеет статья, посвященная общим вопросам термобиологии рептилий (Cowles, Bogert, 1944). Большинством герпетологов она считается первой серьезной работой по термобиологии рептилий, с которой можно исчислять начало развития этого направления науки. В ней авторы приводят результаты достаточно подробных исследований термобиологии двенадцати видов дневных и семи видов ночных рептилий (ящериц и змей) юго-западной части США. Они четко указали (правда, к сожалению, лишь вскользь) на ряд важнейших положений, которые их научными последователями, к сожалению, не были замечены. Так, они выделяли у ящериц состояние «нормальной активности» (normal




Количество известных нам зарубежных научных публикаций, касающихся термобиологии рептилий и ближайших смежных областей, по годам

activity), хотя на этом важном методическом аспекте, к сожалению, не сконцентрировали внимания. По сути, это состояние полностью соответствует тому, которое оказалось впервые описано как «полная активность»[1] годом ранее С. С. Либерман и Н. В. Покровской (1943), хотя с последней статьей Р. Б. Коул и К. М. Богерт явно еще не были знакомы. Кроме того, в своей работе они ясно продемонстрировали (хотя также, увы, не акцентировали на этом внимание), что данные по температурам активности и тем более по предпочитаемым температурам должны выделяться только из выборок температур тела при нормальной активности. Это чрезвычайно важно, поскольку если не учитывать указанные выше обстоятельства, то исследователи получат некорректные, ошибочные первичные данные, а это, в свою очередь, повлечет за собой ошибки в анализе материала и в выводах, касающихся даже самых общих (физиологических, эволюционных) проблем (Черлин, 2013, 2014а; Cherlin, 2015а).

В результате приведенные Р. Б. Коулом и К. М. Богертом в 1944 г. термобиологические показатели активности и термального предпочтения рептилий оказались методически намного более корректно определенными (как по смыслу, так и в числовом выражении), чем у большинства последовавших за ними исследователей. Другими словами, публикация Р. Б. Коула и К. М. Богерта (Cowles, Bogert, 1944) имеет намного большее научное, но в первую очередь – методическое, значение, чем это сейчас принято считать. Однако при этом она не является первой важной статьей по термобиологии рептилий. Это первенство по праву должно принадлежать работам И. Д. Стрельникова (1934 и др.), а также С. С. Либерман и Н. В. Покровской (1943), но об этом немного позже.

1 Полная активность – животные находятся в физиологическом состоянии, в полной мере, без существенных физиологических ограничений, обеспечивающем эффективное протекание всех основных поведенческих актов (локомоция, терморегуляция, питание, сексуальность, территориальность, защита, коммуникации и т. п.). В этом состоянии движения рептилий активны, быстры (адекватно видовым особенностям) и точны (Либерман, Покровская, 1943; Dawson, 1975; Cowles, Bogert, 1944; Черлин, 2014б; Cherlin, 2015а).

Публикации 50-х гг. (нам известно их 73, см. рисунок) имели разную научную направленность: были исследования по экологии и терморегуляционному поведению рептилий (Carpenter, 1952; Norris, 1953; Pearson, 1954; Fitch, 1954; Cowles, 1956; Inger, 1959 и др.), по температуре их тела в природе и ее динамике (Bogert, 1953; Carpenter, 1956; Fitch, 1956), по термофизиологии и термальной выносливости (Lowe, Vance, 1955; Parker, 1956; Reichling, 1957; Cowles, 1958b; Evans, Cowles, 1959; Musacchia, 1959), по терморегуляции (Saint-Girons, Saint-Girons, 1956; Reichling, 1957; Cowles, 1958a; Bogert, 1959).

Таким образом, для 40-х и 50-х гг. XX в. в зарубежных странах характерно постепенное, медленное возрастание интереса и количества публикаций по термобиологии рептилий, усиление инструментальной составляющей в исследованиях, особенно в 50-е гг. В этот период также начали формироваться пока еще самые общие представления о связи физиологии и экологии рептилий с температурой. В зарубежной науке это было время заложения фундамента термобиологии рептилий как новой, развивающейся науки, в основном определился круг проблем, набор понятий, терминов, методических приемов работы, появились первые сводки и попытки обобщений.

С начала 1960-х, а особенно в 1970-х гг. количество публикаций по термобиологии рептилий стало увеличиваться лавинообразно (нам известно за 60-е годы 312, а за 70-е – 817 публикаций в зарубежной научной прессе, см. рисунок). Для этого времени характерно проявление максимального интереса к проблемам термофизиологии (метаболизм, энергетический обмен, иммунология, солевой и водный балансы, переваривание пищи, значение циркуляции крови в терморегуляции и т. п.) (Bennett, 1972; Bennett, Ruben, 1979; Bennett et al., 2000; Bligh, Johnson, 1973; Pearson, Brandford, 1976 и др.), а затем по убывающей – к терморегуляции (стали появляться первые серьезные работы, посвященные терморегуляции у рептилий, – Cowles, 1962; Brattstrom, 1965; McGinnis, Moore, 1969 и др., а также принципам организации терморегуляции, которые иногда описываются разными математическими моделями – Hardy, 1965; Heath, 1970; Berk, Heath, 1975; Barber, 1977, 1979; Barber, Crawford, 1977), и терморегуляционному поведению, температурам тела в природе и приспособительной экологии разных видов рептилий, размножению, температурной выносливости и методологии исследований. Именно на этот период пришелся пик научной активности замечательного американского ученого Пауля Лихта (Paul Licht). Он изучал влияние температуры на различные физиологические системы рептилий, ответы эндокринной системы на температуры при регуляции разных функций организма, взаимодействие разных внешних факторов на активность, переваривание корма, репродуктивные функции и т. д. и т. п. Пауль Лихт внес неоценимый вклад в развитие нашего знания и понимания экологической физиологии, физиологической экологии, экологии и других сторон жизнедеятельности рептилий, их адаптаций к среде обитания и т. п.

Таким образом, 1960-е и 1970-е гг. в зарубежных странах стали, в первую очередь, временем углубления знаний о связи внутренних и внешних, физиологических и экологических составляющих термобиологии рептилий.

В 1980–1990-е гг. у зарубежных ученых проявился очень высокий интерес к термобиологии рептилий (за 80-е гг. нам известно 965, за 90-е – 763 публикации в зарубежной научной прессе, см. рисунок). Во-первых, за это время было накоплено большое количество конкретных материалов полевых и лабораторных исследований в области термоэкологии отдельных видов. Скорее всего, это связано с тем, что у большого количества исследователей в западных странах появилась возможность совершать многочисленные экспедиции в тропические регионы. Кроме того, появилось много новых технических средств и электронных приборов, позволяющих более оперативно, просто и эффективно изучать температуру тела животных, использовать дистанционные методы регистрации активности и температуры тела и т. п. Это позволило увеличить скорость накопления первичных данных по термоэкологии и термофизиологии отдельных видов рептилий, быстрее собирать материалы для статей и диссертаций и стало привлекательным для герпетологов.

Во-вторых, были накоплены обширные материалы по термофизиологии, терморегуляции и термобиологическим показателям (Nelson et al., 1984 и др.). Большое и серьезное внимание было уделено метаболизму и энергетике, различным проблемам термофизиологии (влиянию температуры на разные физиологические функции и др.), термоэкологии и терморегуляции (начали активно использоваться электронные тех-

нические средства слежения и контроля), влиянию температуры инкубации на пол детенышей и т. п. Здесь также, наверное, большую роль сыграло появление нового, современного технического инструментария. Кроме того, в связи с накоплением большого количества результатов конкретных исследований, в данный период появилась возможность начать реальный анализ этих материалов: сравнения термобиологических показателей рептилий из разных природно-климатических регионов, термофизиологических характеристик, структур активности, термоэкологических особенностей, вариантов организации терморегуляции, обобщений уровня эволюции термобиологической сферы. За эти годы термобиология рептилий в целом сформировалась, укрепила свой научный базис, более или менее определилась с понятийным аппаратом и методическими подходами к исследованиям (к сожалению, лишь «более или менее», о чем подробнее – далее).

В нулевых годах XXI в. происходило продолжение накопления данных полевых исследований термоэкологии отдельных видов рептилий и их связей с условиями среды, изучение и сравнение термобиологических показателей, разных аспектов термофизиологии, а главное – появлялось все большее количество аналитических публикаций, иногда касающихся проблем и моделей терморегуляции, эволюции термобиологической сферы (за это время нам известно 863 публикации в зарубежной научной прессе, см. рисунок).

Однако эти аналитические статьи имели не всегда объективно высокую научную ценность из-за ряда стандартных методических некорректностей, а также недостаточной разработанности методологической базы – стандартизации понятийного аппарата и т. п. Создается впечатление, что основные достижения, соответствующие уровню развития науки, в этой области были получены еще в 1960–1990-х гг., а теперь требовалось их глубокое осмысление и развитие, появление «прорывных» идей и разработок, но с этим дело обстояло не так хорошо, как хотелось бы.

С начала 10-х гг. XXI в. количество публикаций по термобиологии рептилий в зарубежной прессе стало сокращаться. Интерес к этой области понемногу затухал. Скорее всего, это можно объяснить тем, что за все предыдущие годы был накоплен огромный материал по термобиологии отдельных видов рептилий, но адекватного общего взгляда, общей концепции этой области науки, выходящей на общебиологический уровень, так и не было предложено. В этих условиях дальнейшее накопление данных понемногу теряло свой смысл и свое значение.

Таким образом, 1980-е, 1990-е и нулевые годы XXI в. стали в зарубежных странах золотым веком термобиологии рептилий. Основные базы первичных данных по термобиологии рептилий и более или менее обобщающие идеи были накоплены именно в это время.

В исследования по термобиологии рептилий внесли свой огромный вклад многие зарубежные исследователи, изучавшие экологию, физиологию, экологическую физиологию, физиологическую экологию и другие направления термобиологии рептилий в разные годы. Об этих ученых здесь просто нельзя не упомянуть: S. C. Anderson, R. A. Anderson, R. A. Avery, R. M. Andrews, F. H. Pough, R. B. Cowles, C. M. Bogert, P. Licht, G. A. Bartholomew, A. F. Bennett, S. D. Bradshaw, B. H. Brattstrom, T. J. Case, J. L. Cloudsley-Thompson, D. Crews, P. M. C. Davies, W. R. Dawson, B. T. Firth, E. Frankenberg, C. Gans, B. Green, O. E. Greenwald, P. T. Gregory, G. C. Grigg, L. Gvozdik, A. Hailey, J. J. Harlow, J. E. Heath, H. Heatwole, P. E. Hertz, R. B. Huey, V. H. Hutchison, H. B. John-Alder, W. H. Karasov, D. King, C. B. De Witt, J. C. Lee, H. Lillywhite, W. W. Mayhew, S. M. McGinnis, R. Meek, K. A. Nagy, G. Naulleau, K. S. Norris, J. W. Patterson, E. R. Pianka, F. H. Pough, C. L. Prosser, P. J. Regal, H. Saint-Girons, K. Schmidt-Nielsen, F. Seebacher, R. Shine, V. H. Shoemaker, I. F. Spellerberg, R. D. Stevenson, J. R. Templeton, C. R. Tracy, H. Underwood, S. Waldschmidt, G. J. W.Webb, Y. L. Werner, J. M. Whittier и многие другие.

## СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ И ПРОБЛЕМЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ТЕРМОБИОЛОГИИ РЕПТИЛИЙ В ЗАРУБЕЖНЫХ СТРАНАХ

Более чем за 180 лет изучения термобиологии рептилий был накоплен гигантский фактический материал полевых и лабораторных наблюдений, специальных лабораторных опытов. Изучены экология, географическое распространение, биотопическое размещение, термобиология, особенности физиологии и физиологической экологии многих видов пресмыкающихся. На эти темы было опубликовано огромное количество статей и выпущено много книг. Очень многое в биологии рептилий стало более понятным и научно обоснованным. Описать все дости-

жения в этой области просто невозможно. Они очень разнообразны и многоплановы. Но с сожалением вынуждены отметить, что в работах зарубежных исследователей термобиологии рептилий за последнее время, несмотря на обилие публикаций, присутствуют некоторые негативные, на наш взгляд, аспекты.

Одна из серьезных проблем экологических, физиолого-экологических и других исследований заключается в широком применении стандартных, привычных еще с середины прошлого века методов исследований, которые, как показали недавние работы, содержат определенные методологические некорректности, о части которых мы упомянули в предыдущем разделе. Они, к сожалению, искажают результаты и приводят к ошибочным частным и общебиологическим выводам (Черлин, 2010, 2013, 2014а).

Объективность наличия этих проблем отчасти доказывается материалами подробных экологических, натуралистических наблюдений и исследований, отчасти тем, что именно и только при методически корректном варианте работы термобиологические показатели демонстрируют вполне определенные закономерности. Так, диапазоны температур тела при полной активности и температур термостабилизации[2] при методически корректно выполненной работе оказываются внутри вида стабильными, одинаковыми весной, летом и осенью, и даже в биотопах с различными климатическими условиями (прохладными и жаркими, если животные данного вида их населяют). По факту, во все сезоны года рептилии одного вида в периоды времени, когда они температуру тела реально избирают, стараются удерживать ее в одном и том же диапазоне (обзор у Черлин, 2014а).

Но чаще всего в работе герпетологов встречается другой вариант: данные собираются просто при «активности», т. е. когда животное обнаруживается исследователем в зоне активности и двигается: например, когда дневную ящерицу встречают в светлое время дня на поверхности, исследователь не выделяет у нее фазу полной активности и не учитывает то, как она ведет себя по отношению к теплу (старается как можно быстрее нагреться, избирает конкретный диапазон высоких температур тела, не избирает температуру, стремится избежать перегрева или максимально продлить время нахождения при высоких температурах тела и т. п.). Другими словами, в таком варианте работа выполняется методически некорректно. В этом случае диапазон температур тела при такой активности оказывается существенно шире диапазона температур тела при полной активности, а предпочитаемые температуры (средние арифметические из такой выборки) не несут никакой серьезной смысловой нагрузки и проявят изменчивость: будут выше в более теплых климатических и погодных условиях (например, летом, в низинах, в южных регионах) и ниже – в более прохладных (например, весной и осенью, в горах или на севере). При этом разница между одними и теми же показателями, полученными корректно или некорректно (например, температурами термостабилизации и предпочитаемыми температурами тела), может оказаться не в 1–2°, а в прохладные периоды может доходить до 10° (!). Так, для одного и того же вида разные исследователи могут, например, весной на основании своих полевых изысканий при некорректном и корректном вариантах сбора первичной информации показать предпочитаемую температуру тела 22 или 32° (не хочу ссылаться на первоисточник, дабы никого не обижать)! А это уже принципиальные, фатальные различия!

Таким образом, налицо путаница в понятиях, в методике исследований, в показателях активности и термальных предпочтений (оптимальные, предпочитаемые, добровольные, средние), в методах получения

2 Температуры (диапазон) термостабилизации – довольно узкий диапазон высоких температур тела, который рептилии, находясь в состоянии полной активности, направленно и оперативно поддерживают у себя в течение более или менее продолжительного времени. В цифровом выражении он почти соответствует тому, что ранее назвали в литературе «оптимальными» или «предпочитаемыми» температурами, определенным методически корректным способом (что встречалось, увы, нечасто), но по сути этот диапазон чаще всего не является ни оптимальным ни для каких физиологических процессов в организме, ни предпочитаемым, поскольку в основном это компромисс между желаемым и возможным уровнями температур. Просто рептилии по ряду причин (пока не до конца понимаемых) стабилизируют в нем температуру своего тела. Поэтому мы нашли разумным и адекватным изменить его название на «диапазон термостабилизации», убрав из него оценку причин этой стабилизации (Черлин, 2014а).

первичного материала и вариантах обработки данных и т. п. Эти факты являются вполне объективными показателями необходимости стандартизации понятийного аппарата, учета статусов активности в термобиологии рептилий, коррекции исследовательских методик и т. п. И, несмотря на утверждение многих известных исследователей о том, что «не нужно все усложнять, и так все понятно», ситуация совершенно очевидная: работа по приведению в порядок понятийного аппарата, методологической и методической частей термобиологических исследований первостепенно необходима!

Часть общих проблем термобиологических исследований рептилий связана также с тем, что до сих пор не принята унифицированная, научно обоснованная система термобиологических терминов и понятий. К сожалению, значительная часть герпетологов этого обстоятельства не признает, считая, что все и так понятно без специального обращения на это внимания. Но по факту же одинаковыми терминами разные авторы часто называют термобиологические показатели, полученные по различным методикам. В результате такие одинаковые термины несут разные смысловые нагрузки, т. е. они попросту отражают разные биологические феномены, хотя исследователи пытаются их при этом сравнивать и делают из этого анализа далекоидущие общебиологические выводы. Не нужно быть гением, чтобы понять, что в этом случае все получающиеся таким образом научные построения оказываются далекими от истины.

Несмотря на кажущуюся очевидность ситуации, подавляющая часть герпетологов, занимающихся исследованиями термобиологии рептилий, особенно в поле, не выделяют статусов и форм активности со всеми вытекающими из этого некорректностями и ошибками. Хуже того, если в какой-либо статье приведены таблицы, в которые сведено огромное количество измерений температуры тела разных видов рептилий, но не описана методика измерений, т. е. не указано, в какой фазе активности эти измерения произведены, или хотя бы словесно это подробно не описано. В результате все эти данные теряют свою научную ценность, поскольку невозможно понять, что и как было получено и обработано, были допущены методические ошибки или нет, и даже что вообще означают приведенные данные. Тем не менее получающиеся ошибочные выводы используются исследователями в частных и общебиологических построениях, которые в результате также закономерно получаются некорректными.

К сожалению, этой «болезнью» болеют и зарубежные, и отечественные исследователи, а наши попытки объяснить ситуацию воспринимаются чаще всего, мягко говоря, «без энтузиазма», с обидой или даже «в штыки», как «наглое посягательство» на «непререкаемые авторитеты» и «безусловные и уже сложившиеся аксиомы».

В связи с этим пока неописанными и неосознанными научной общественностью наверняка остаются важнейшие закономерности, связанные с организацией и регуляцией жизнедеятельности рептилий.

Так же неблагополучно обстоят дела и с пониманием такого важнейшего аспекта жизни рептилий, как их термальные адаптации. Им посвящено много научных публикаций, сравнительно недавно даже вышла отдельная книга по этой теме (Angilletta, 2009). Однако на деле получается, что в них рассматриваются отдельные стороны биологии рептилий (экологической физиологии, физиологии, экологии, общей термобиологии рептилий и т. п.), но к самим адаптациям они имеют очень мало отношения. Здесь, на наш взгляд, важно понять, что множество закономерностей, зависимостей и связей различных явлений и феноменов в биохимии, физиологии, экологии и других областях биологии рептилий с температурой реально существуют и не вызывают сомнений. Проблема не в том, что их нет и что мы их отвергаем. Проблема в том, что далеко не все эти зависимости и связи могут быть квалифицированы как термальные адаптации (Черлин, 2015). Скорее всего, исследуя термальные адаптации, нужно было бы заниматься, с одной стороны, биохимическими и физиологическими термальными компенсациями, а с другой – двумя важнейшими аспектами явления адаптации: 1) комплексом стабильных, неизменных, видоспецифичных характеристик термального гомеостаза и 2) набором и принципами поведенческих реакций, тонко «подстраивающих» пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности в направлении сохранения неизменности комплекса характеристик термального гомеостаза в разных условиях среды.

Было выполнено и опубликовано некоторое количество работ, посвященных принципам организации у рептилий механизмов терморегуляции, которые иногда описываются разными математическими моделями

(Brattstrom, 1965; Heath, 1970; Berk, Heath, 1975; Barber, 1977; Barber, Crawford, 1977; Barber, 1979; Huey, 1982; Adolph, 1990; Adolph, Porter, 1993 и др.). Эти и другие публикации действительно слегка приподнимают завесу над данной темой, описывают некоторые внешние проявления механизмов терморегуляции. Но, несмотря на всю их серьезность, к сожалению, они не вскрывают самих механизмов этого феномена. Мало того, вследствие отсутствия общей концепции термобиологии рептилий, у специалистов до сих пор не сложилось представления о том, какую, собственно, температуру рептилии регулируют, для чего, в каких случаях и т. п. Совершенно очевидно, что температуру тела эти животные регулируют не всегда. Да и само явление регуляции температуры тела на самом деле оказывается неоднородным: иногда рептилии поддерживают температуру тела в некотором диапазоне, ограниченном сверху и снизу опасными (или неблагоприятными, «отталкивающими») границами; иногда они поддерживают некоторый уровень температур (оптимальный, предпочитаемый, «eccritic» и т. п., а точнее – уровень температур термостабилизации (Черлин, 2014a; Cherlin, 2015b)), но этот тип регуляции проявляется не всегда; поддерживают они и определенную температуру тела в состояниях неактивности (в периоды сна, гибернации, эстивации). Но до сих пор неясно: одинаков ли уровень поддерживаемых животными температур в разных физиологических состояниях и других случаях? Нет даже единого, общепринятого списка тех термобиологических параметров, которые затронуты механизмами регуляции; не проясняется также и то, одними и теми же механизмами поддерживаются у рептилий разные термобиологические параметры или нет... Читая многие даже очень серьезные публикации, становится очевидно, что этими важнейшими вопросами ученые чаще всего даже не задаются и, следовательно, не пытаются на них ответить. А без этого не будет понята и вся система отношений жизнедеятельности рептилий с температурным фактором.

Также непросто обстоят дела и с проблемами эволюции термобиологической сферы. Такие важнейшие и вроде бы соответствующие современному пониманию эволюции утверждения, как, в частности, то, что изменение термальной среды влечет за собой соответствующий адаптивный сдвиг термобиологической нормы животных в популяции, на самом деле неочевидны, и, если оно действительно существует, то требует специальных, экспериментальных или других доказательств. Наши исследования как раз показывают спорность такого утверждения (Черлин, 2015). Совершенно очевидно, что в разных географических регионах и климатических условиях могут существовать рептилии с очень сходными или просто одинаковыми основными термофизиологическими характеристиками активности, а в одних и тех же географических регионах и климатических условиях – рептилии с сильно различающимися характеристиками. И это – благодаря использованию разных пространственно-временных структур суточной и сезонной активности. Кроме того, мы четко показали, как система поведенческой модификации пространственно-временной структуры активности чрезвычайно эффективно препятствует любым изменениям термофизиологической видовой нормы. Собственно, эти поведенческие реакции на то и направлены, чтобы сохранять неизменными характеристики термофизиологической видовой нормы. В такой ситуации сложно предположить возможность адаптивного изменения видовой термофизиологической нормы, неизменность которой так надежно защищена. Но изменение этой нормы все-таки происходит. На наш взгляд, это может быть следствием, например, каких-то неадаптивных чисто биохимических, физиологических, морфологических, генетических и пр. изменений в нервном механизме регуляции температур и т. п., о которых мы еще не знаем. Вместе с тем система поведенческих модификаций, изменяя время и место активности животных, «подгоняет», адаптирует новую физиологическую норму к конкретным климатическим условиям региона или заставляет животных с этой новой нормой сменить биотопическое распределение и/или даже географическое распространение (т. е. изменить временное и пространственное размещение). Тогда отбор способствует сохранению удачных сочетаний новой видоспецифичной нормы, комплекса поведенческих реакций и внешних условий. В таком случае новая видовая норма оказывается действительно хорошо адаптированной к климатическим условиям региона, который животное занимает, т. е. процесс адаптации происходит прежде всего за счет поведенческих реакций. Но при этом вряд ли можно утверждать, что новая видовая норма появилась в результате адаптации к данным климатическим условиям.

Кроме того, к сожалению, у исследователей, герпетологов, ослабевает здоровый и очень важный для зоологов натурализм, т. е. они перестают быть настоящими натуралистами. Порой неумеренное стремление завести полученные первичные данные в различные модели уводит обсуждение важнейших сторон жизнедеятельности животных в плоскость математических формул. Эти модели становятся часто самоцелью, а сравнение моделей превращается в «игры разума», слабо соприкасающиеся с реальной жизнедеятельностью рептилий. Обращаю внимание на то, что мы категорически не выступаем против математической обработки данных и применения математических моделей. Просто математическая обработка должна быть подспорьем, иногда – очень важным, но все-таки именно подспорьем для ученого на пути понимания того, как и почему животные живут именно так, а не иначе. Но порой бывает важнее и ценнее увидеть какой-то мелкий элемент поведения животного (что может заметить только хороший натуралист), открывающий целый пласт его бытия, чем, например, сравнивать теоретические модели регуляции каких-нибудь физиологических параметров, плохо представляя, по каким реальным законам организована физиологическая система и экология этих животных и в чем эти законы проявляются.

В качестве примера важности тонких натуралистических наблюдений можно привести описание слабо, неявно проявляющихся поведенческих особенностей, позволивших выявить у рептилий состояние полной активности и вскрывших, вслед за этим, целый пласт предельно важных термофизиологических процессов, феноменов, характеристик, закономерностей (Либерман, Покровская, 1943; Cowles, Bogert, 1944; Cherlin, 2015b; Черлин, 2016). А в качестве примера очень удачного применения математического моделирования, не оторванного от объекта исследования, можно привести работы А. В. Коросова (2008, 2010) по моделированию терморегуляции обыкновенной гадюки, *Pelias berus*.

***

Несмотря на то, что начиная с 1940-х гг. было опубликовано несколько книг и сводок по термобиологии рептилий или касающихся этой темы (Cowles, Bogert, 1944; Brattstrom, 1965; Tempelton, 1970; Cloudsley-Thompson, 1971; Comparative…, 1973; Schmidt-Nielsen, 1964, 1997 и др.) и на обилие более частных публикаций, к сожалению, общепринятого системного понимания этой области науки до сих пор не существует. Пока исследования, анализ материалов и выводы в значительной мере определяются давно установившимися методами и понятиями и идут по традиционной, накатанной колее (с использованием порой красивых и современных технических средств и методов обработки материала, «автоматически» обеспечивающих для многих исследователей безусловное принятие научной общественностью полученных данных и публикаций). Чтобы из этого положения, наконец, выйти, необходимо внести в исследования «свежую струю».

Таким образом, можно заключить, что само по себе обилие публикаций по термобиологии рептилий не обеспечивает наличия объективной картины этого научного направления. Необходимо сформулировать, наконец, общую концепцию в термобиологии рептилий, стандартизировать и научно обосновать систему понятий, терминов и показателей, методов сбора и обработки материалов и т. п., чему научное «термобиологическое сообщество» пока активно сопротивляется, явно ошибочно считая, что либо это все уже есть, либо что можно обойтись и без этого.

Нам кажется, что в данном случае именно описанные нами проблемы этой области науки лучше и четче характеризуют состояние изученности термобиологии рептилий, чем перечисление отдельных достижений, не связанных между собой и не объединенных пока единой идеей.

## Библиография

Коросов А. В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus L.*) // Современная герпетология. 2008. Т. 8. Вып. 2. С. 118–136.

Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки на Севере . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.

Либерман С. С., Покровская И. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоологический журнал. 1943. Т. 22. № 2. С. 247–256.

Стрельников И. Д. Свет как фактор в экологии животных. Действие солнечной радиации на темпе-

ратуру тела некоторых пойкилотермных животных . // Известия Научного института имени П. Ф. Лесгафта. 1934. Т. 17–18. С. 313–372.
Черлин В. А. Термобиология рептилий. Общие сведения и методы исследований (руководство) . СПб.: Русско-Балтийский информационный центр «БЛИЦ», 2010. 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 сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб., 2013. С. 32–39.
Черлин В. А. Рептилии: температура и экология . Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014а. 442 с.
Черлин В. А. О статье С. С. Либерман и Н. В. Покровской по термобиологии прыткой ящерицы (1943 г.) // Принципы экологии. 2014б. 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.
Adolph S. C. Influence of behavorial thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards // Ecology. 1990. No 71. P. 315–327.
Adolph S. C., Porter W. P. Temperature, activity, and life histories // The American Naturalist. 1993. Vol. 142. No 2. P. 273–295.
Agassiz L., Gould A. A. Principles of zoology: Touching the structure, development, distribution and natural arrangement of the races of animals, living and extinct. Part I. Comparative physiology. Sheldon, Blakeman and Co., New York, 1856. 250 p.
Angilletta M. J. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford: Oxford University Press, 2009. 289 p.
Atsatt S. R. Color changes as controlled by temperature and light in the lizards of the desert regions of southern California // Univ. Calif. Los Angeles Publ. Biol. Sci. 1939. No 1. P. 237–276.
Bailey R. M. Winter mortality in the snake *Storeria dekay* // Copeia. 1948. No 3.
Bailey R. M. Temperature toleration of garter snakes in hibernation // Ecology. 1949. Vol. 30. P. 238–242.
Baldwin F. M. Body temperature changes in turtles and their physiological interpretations (*Chrysemys marginata belli*, C. Gray and *Chelydra serpentina*, Lin.) // Amer. Jour. Physiol. 1925a. No 72. P. 210–211.
Baldwin F. M. The relation of body to environmental temperatures in turtles *Chrysemys marginata belli* (Gray) and *Chelydra serpentina* (Lin.) // Biol. Bull. 1925b. No 48. P. 432–445.
Barber B. J. A theoretical and experimental analysis of behavioral temperature regulation in the lizard, *Dipsosaurus dorsalis* // Dissertation Abst. Int. 37. 1977. P. 4330.
Barber B. J. Dual threshold control of peripheral temperature in the lizard *Dipsosaurus dorsalis* // Physiol. Zool. 1979. Vol. 52. P. 250–263.
Barber B. J., Crawford E. C. Jr. A stochastic dual-limit hypothesis for behavioral thermoregulation in lizards // Physiol. Zool. 1977. Vol. 50. No 1. P. 53–60.
**Benedict F. G. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. Washington: Carnegie Institution, 1932. No 425. P. 539.**
Bennett A. F. A comparison of activities of metabolic enzymes in lizards and rats // Comp Biochem. Physiol. 1972. 42B. P. 637–647.
Bennett A. F., Hicks J. W., Cullum A. J. An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy // Evolution. 2000. Vol. 54. No 5. P. 1768–1773.
Bennett A. F., Ruben J. A. Endothermy and activity in vertebrates // Science. 1979. Vol. 206. P. 649–654.
Berk M. L., Heath J. E. An analysis of behavioral thermoregulation in the lizard, *Dipsosaurus dorsalis* // J. Therm. Biology. 1975. No 1. P. 15–22.
Bligh J., Johnson K. G. Glossary of terms for thermal physiology // J. Appl. Physiol. 1973. No 35. P. 941–961.
Blum H. F., Spealman C. R. Note on the killing of rattlesnakes by "sunlight" // Copeia. 1933. P. 150–151.
Bogert C. M. Reptiles under the sun // Nat. Hist. 1939. Vol. 24. P. 26–37.
Bogert C. M. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution // Evolution. 1949a. No 3. P. 195–211.
Bogert C. M. Thermoregulation and eccritic body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus* // Ann. Inst. Biol. Mexico. 1949b. No 20. P. 415–426.
Bogert C. M. Body temperatures of the tuatara under natural conditions // Zoologica. 1953. No 38. P. 63–64.

Bogert C. M. How reptiles regulate their body temperature // Scientific American. 1959. No 200. P. 105–120.
Brattstrom B. H. Body temperatures of reptiles // Amer. Midl. Naturalist. 1965. Vol. 73. No 2. P. 376–492.
Buxton P. A. Animal life in deserts: A study of the fauna in relation to environment. London: Edward Arnold and Co., 1923. 176 p.
Buxton P. A. Heat, moisture and animal life in deserts // Proc. Roy. 1924. Soc. B 96. P. 123–131.
Camp C. L. Notes on the local distribution and habits of the amphibians and reptiles of southeastern California in the vicinity of the Turtle Mountains // Univ. Calif. Publ. Zool. 1916. Vol. 12. P. 503–544.
Carpenter C. C. Comparative ecology of the common garter snake *(Thamnophis s. sirtalis),* the ribbon snake *(Thamnophis s. sauritus),* and Butler's garter snake *(Thamnophis butleri)* in mixed populations // Ecol. Monogr. 1952. Vol. 22. P. 235–258.
Carpenter C. C. Body temperatures of three species of *Thamnophis* // Ecology. 1956. Vol. 37. P. 732–735.
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. 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.
Cloudsley-Thompson J. L. The Temperature and Water Relations of Reptiles. Merrow Publishing Co., Ltd., Watford, Herts., England, 1971. 159 p.
Colbert E. H., Cowles R. B., Bogert C. M. Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits, evolution and extinction of the dinosaurs // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1946. No 86. P. 329–373.
Comparative animal physiology. (L. Prosser, Ed.). Philadelphia, London, Toronto: W. B. Saunders Company, 1973. 888 p.
Cowles R. B. Possible implications of reptilian thermal tolerance // Science. 1939. Vol. 90. P. 465–466.
Cowles R. B. Additional implications of reptilian sensitivity to high temperature // Amer. Nat. 1940. Vol. 75. P. 542–561.
Cowles R. B. Winter activities of desert reptiles // Ecology. 1941. Vol. 22. P. 125–140.
Cowles R. B. Critical thermal levels and thermal regulation in desert reptiles // 25th Ann. Meeting Amer. Soc. Ichthyologists and Herpetologists, Amer. Mus. Nat. Hist. Abstr. 1942. No 10 (mimeographed).
Cowles R. B. Parturition in the yucca night-lizard, *Xantusia vigilis* // Copeia. 1944. No 1. P. 98–100.
Cowles R. B. Heat-induced sterility and its possible bearing on evolution // Ibid. 1945. Vol. 79. P. 160–175.
Cowles R. B. Sidewinding locomotion in snakes // Copeia. 1956. No 4. P. 211–214.
Cowles R. B. Possible origin of dermal temperature regulation // Evolution. 1958a. No 12. P. 347–357.
Cowles R. B. The effect of temperature on thyroid histology and survival in the lizard, *Sceloporus occidentalis* // Copeia. 1958b. P. 265–276.
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.
Cowles R. B., Burleson G. L. The sterilizing effect of high temperature on the male germ-plasm of the yucca night lizard, *Xantusia vigilis* // Am. Nat. 1945. Vol. 79. P. 417–435.
Dawson W. R. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles // Perspectives of biophysical ecology. Ecological studies. Vol. 12. (D. M. Gates and R. B. Schmerl, Eds.). New York, 1975. P. 443–473
Evans E. E., Cowles R. B. Effect of temperature on antibody synthesis in the reptile *Dipsosaurus dorsalis* // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1959. No 101. P. 482–483.
Fitch H. S. Life history and ecology of the five-lined skink, *Eumeces fasciatus* // Univ. Kansas. Publ. Mus. Nat. Hist. 1954. No 8. P. 1–156.
Fitch H. S. Temperature responses in free-living amphibians and reptiles of northeastern Kansas // Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 1956. No 8. P. 417–476.
Fox W. Effect of temperature on development of scutellation in gater snake, *Thamnophis elegans atratus* // Copeia. 1948. No 4. P. 252–262.
Franz H. Untersuchungen über den Wärmebaushalt der Poikilothermen // Biolog. Zentralblatt. 1930. Bd. 50. S. 158–181.
Gadow H. Amphibia and reptiles // The Cambridge Natural History (C. S. F. Harmer and A. E. Shipley, Eds.). London: Mc-Millan and Co, 1901. Vol. 8. P. 1–668.

Grinnell J. The biota of the San Bernardino Mountains // Univ. Calif. Publ. Zool. 1908. No 5. P. 1–170.
Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals // Biol. Bull. 1922. Vol. 42. P. 31–51.
Hardy J. D. The "set-point" concept in physiological temperature regulation // Physiological controls and regulations. Philadelphia, 1965. P. 98–116.
Heath J. E. Behavioral regulation of body temperature in poikilotherms // The Physiologist. 1970. Vol. 13. P. 339–410.
Herter K. Die Vorzungstemperaturen bel Landtieren // Naturwissenschaften. Berlin, 1941. Vol. 29. P. 155–164.
Hesse R. Tiergeographie auf oekologischer grundlage. Jena: Gustav Fischer, 1924. 613 p.
Hesse R., Allee W. C., Schmidt K. P. Ecological animal geography. New York: J. Wiley and Sons, 1937. 597 p.
Huey R. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles // Biology of the Reptilia. Physiology (C). Vol. 12. (C. Gans and F. H. Pough, Eds.). London: Academic Press, 1982. P. 25–91.
Inger R. F. Temperature responses and ecological relations of two Bornean lizards // Ecology. 1959. Vol. 40. No 1. P. 127–136.
Kammerer P. Der Artenwandel auf Inseln. Vienna; Leipzig: Franz Deuticke, 1926. 324 p.
Kanitz A. Temperatur und Lebens-Vorgange im Allgemeinen // Tabulae Biol. 1925. Vol. 2. P. 9–25.
Klauber L. M. Studies of reptile life in the and southwest // Bull. Zool. Soc. San Diego. 1939. Vol. 14. P. 1–100.
Klauber L. M. Four papers on the application of the statistical methods to herpetolo-gical problems. III. The correlation between scalation and life zones in San Diego County snakes // Bull. Zool. Soc. San Diego. 1941. Vol. 17. P. 73–79.
**Krüger P., Kern H. // Arch. Physiol. 1924. No 202. S. 119–138.**
Krüger P. Uber die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen // Biol. Zbl. 1929. Vol. 49. P. 65–82.
Lamarre-Picquot P. Troisieme memoirs sur l'incubation et qutre phenomenes observes ches les ophidiens // Comp. Rend., Acad. Sci. Paris, 1842. Vol. 14. P. 164.
Lowe C. Notes on the mating of desert rattlesnakes // Copeia. 1942. P. 261–262.
Lowe C. H., Vance V. J. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus* // Science. 1955. No 122. P. 73–75.
Lueth F. X. Effects of temperature on snakes // Copeia. 1941. P. 125–132.
Lufti M. Das termotaktische Verhalten einiger Reptilien: Inaugural-Diss. Munchen, 1936.
McGinnis S. M., Moore R. G. Thermoregulation in the *Boa constrictor* // Herpetologica. 1969. No 25. P. 38.
Mcilhenny E. A. The alligator's life history. Boston: The Cristopher Publishing House, 1935. 117 p.
Mosauer W. A note on the sidewinding locomotion of snakes // Amer. Nat. 1930. Vol. 64. P. 178-183.
Mosauer W. The toleration of solar heat in desert reptiles // Ecology. 1936. Vol. 17. P. 56–66.
Mosauer W., Lazier E. L. Death from insolation in desert snakes // Copeia. 1933. P. 149.
Musacchia X. J. The viability of Chrysemys picta submerged at various temperatures // Physiological Zoology. 1959. No 32. P. 47–50.
Nelson D. O., Heath J. E., Prosser C. L. Evolution of temperature regulatory mechanisms // Amer. Zool. 1984. No 24. P. 791–807.
Norris K. S. The ecology of the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis* // Ecology. 1953. No 34. P. 256–287.
Parker G. H. The time of submergence necessary to drown alligators and turtles // Occas. Papers Boston Soc. Nat. Hist. 1925. Vol. 5. P. 157–159.
Parker H. W. A new melanic lizard from Transjordania, and some speculations concerning melanism // Proc. Zool. Soc. London, 1935. P. 137–142.
Parker H. W. The lizard genus Aprasia; its taxonomic and temperature correlated variation // Bulletin of the British Museum of Natural History. 1956. No 3. P. 363–385
Pearse A. S. Animal ecology. New York: McGraw-Hill, 1931. 642 p.
Pearse A. S., Hall F. G. Homoiothermism: The origins of warm-blooded vertebrates. New York: J. Wiley and Sons, 1928. 119 p.
Pearson O. P. Habits of the lizard, *Liolaemus multiformis multiformis* at high altitudes in southern Peru // Copeia. 1954. No 2. P. 111–116.
Pearson O. P., Brandford D. F. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru // Copeia. 1976. No 1. P. 155–170.
Reese A. M. Some reactions of Alligator mississippiensis // Jour. Comp. Psychol. 1923. Vol. 3. No 1. P. 51–59.
Reichling H. Transpiration und Vorzugstemperatur mitteleuropiiischer Reptilien und Amphibien // Zool. Jb.

(Syst.). 1957. Vol. 67. P. 1–64.
Richet Ch. La chaleur animale. (F. Alcan, Ed.). Paris, 1889. 307 p.
Saint-Girons H., Saint-Girons M. C. Cycle d'activite et thermoregulation chez les reptiles (lezards et serpents) // Vie Milieu. 1956. No 7. P. 133–226.
Schmidt-Nielsen K. Desert animals: Physiological problems of heat and water. Oxford: Clarendon Press, 1964. 277 p.
Schmidt-Nielsen K. Animal physiology. New York: Cambridge University Press, 1997. 607 p.
Soetbeer F. Ueber die Korperwarme der poikilothermen Wirbelthiere // Arch. Exp. Pathol. Pharmakol. 1898. Vol. 40. P. 53–80.
Sutherlanad A. The temperature of reptiles, monotremes and marsupials // Proceedings of the Royal Society of Victoria. 1896. No 9. P. 57–67.
Templeton J. R. Reptiles // The Comparative Physiology of Thermoregulation. (G. C. Whittow, Ed.). New York; London: Academic Press, 1970. Vol. 1. P. 167–221.
Valensiennes A. Obsrevations faites pendant l'incubation d'une femelle du python a deux raies (*Pythin bivittatus*, Kuhl.) pendant les mois de mai et de juin 1841 // Comp. Rend., Acad. Sci. Paris, 1841. Vol. 13. P. 126–133.
Warden C. J., Jenkins T. N., Warner L. H. Comparative psychology. Vertebrates. New York: The Ronald Press, 1936. 560 p.
Weese A. O. An experimental study of the reactions of the horned lizard, *Phrynosoma modestum* Gir., a reptile of the semi-arid desert // Biol. Bull. 1917. No 32. P. 98–116.
Weese A. O. Environmental reactions of *Phrynosoma* // Amer. Naturalist. 1919. No 53. P. 33–54.
Weigmann R. Die wirkung starker abkuhlung auf amphibien und reptilian // Zeitschrift fiir Wissenschaffliche Zoologie. 1929. P. 1–692.
Werner F. Beiträge zur Kenntnis der Reptilien und Amphibien von Istrien und Dalmatien // Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 1891. No 41. S. 751–768.
Woodbury A. M., Hardy R. Studies of the desert tortoise *Gopherus agassizii* // Ecol. Monogr. 1948. Vol. 18. P. 145–200.

# THE STUDY OF THE THERMAL BIOLOGY OF REPTILES IN THE WORLD AND IN THE USSR/ RUSSIA 1. THE STUDY OF THE THERMAL BIOLOGY OF REPTILES IN FOREIGN COUNTRIES

**CHERLIN Vladimir Alexandrovich** *PhD, Dagestan state univeersity, cherlin51@mail.ru*

**Received on:** 31 March 2019 **Published on:** 01 October 2019

## References

Bligh J., Johnson K. G. Glossary of terms for thermal physiology, J. Appl. Physiol. 1973. No 35. P. 941–961.

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.

Adolph S. C. Influence of behavorial thermoregulation on microhabitat use by two Sceloporus lizards, Ecology. 1990. No 71. P. 315–327.

Adolph S. C., Porter W. P. Temperature, activity, and life histories, The American Naturalist. 1993. Vol. 142. No 2. P. 273–295.

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

Angilletta M. J. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford: Oxford University Press, 2009. 289 r.

Atsatt S. R. Color changes as controlled by temperature and light in the lizards of the desert regions of southern California, Univ. Calif. Los Angeles Publ. Biol. Sci. 1939. No 1. P. 237–276.

Bailey R. M. Temperature toleration of garter snakes in hibernation, Ecology. 1949. Vol. 30. P. 238–242.

Bailey R. M. Winter mortality in the snake Storeria dekay, Copeia. 1948. No 3.

Baldwin F. M. Body temperature changes in turtles and their physiological interpretations (Chrysemys marginata belli, C. Gray and Chelydra serpentina, Lin.), Amer. Jour. Physiol. 1925a. No 72. P. 210–211.

Baldwin F. M. The relation of body to environmental temperatures in turtles Chrysemys marginata belli (Gray) and Chelydra serpentina (Lin.), Biol. Bull. 1925b. No 48. P. 432–445.

Barber B. J. A theoretical and experimental analysis of behavioral temperature regulation in the lizard, Dipsosaurus dorsalis, Dissertation Abst. Int. 37. 1977. R. 4330.

Barber B. J. Dual threshold control of peripheral temperature in the lizard Dipsosaurus dorsalis, Physiol. Zool. 1979. Vol. 52. P. 250–263.

Barber B. J., Crawford E. C. Jr. A stochastic dual-limit hypothesis for behavioral thermoregulation in lizards, Physiol. Zool. 1977. Vol. 50. No 1. P. 53–60.

Benedict F. G. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. Washington: Carnegie Institution, 1932. No 425. P. 539.

Bennett A. F. A comparison of activities of metabolic enzymes in lizards and rats, Comp Biochem. Physiol. 1972. 42B. P. 637–647.

Bennett A. F., Hicks J. W., Cullum A. J. An experimental test of the thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy, Evolution. 2000. Vol. 54. No 5. P. 1768–1773.

Bennett A. F., Ruben J. A. Endothermy and activity in vertebrates, Science. 1979. Vol. 206. P. 649–654.

Berk M. L., Heath J. E. An analysis of behavioral thermoregulation in the lizard, Dipsosaurus dorsalis, J. Therm. Biology. 1975. No 1. P. 15–22.

Blum H. F., Spealman C. R. Note on the killing of rattlesnakes by «sunlight», Copeia. 1933. P. 150–151.

Bogert C. M. Body temperatures of the tuatara under natural conditions, Zoologica. 1953. No 38. P. 63–64.

Bogert C. M. How reptiles regulate their body temperature, Scientific American. 1959. No 200. P. 105–120.

Bogert C. M. Reptiles under the sun, Nat. Hist. 1939. Vol. 24. P. 26–37.
Bogert C. M. Thermoregulation and eccritic body temperatures in Mexican lizards of the genus Sceloporus, Ann. Inst. Biol. Mexico. 1949b. No 20. P. 415–426.
Bogert C. M. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution, Evolution. 1949a. No 3. P. 195–211.
Brattstrom V. N. Body temperatures of reptiles, Amer. Midl. Naturalist. 1965. Vol. 73. No 2. P. 376–492.
Buxton P. A. Animal life in deserts: A study of the fauna in relation to environment. London: Edward Arnold and Co., 1923. 176 p.
Buxton P. A. Heat, moisture and animal life in deserts, Proc. Roy. 1924. Soc. B 96. P. 123–131.
Camp C. L. Notes on the local distribution and habits of the amphibians and reptiles of southeastern California in the vicinity of the Turtle Mountains, Univ. Calif. Publ. Zool. 1916. Vol. 12. P. 503–544.
Carpenter C. C. Body temperatures of three species of Thamnophis, Ecology. 1956. Vol. 37. P. 732–735.
Carpenter C. C. Comparative ecology of the common garter snake (Thamnophis s. sirtalis), the ribbon snake (Thamnophis s. sauritus), and Butler's garter snake (Thamnophis butleri) in mixed populations, Ecol. Monogr. 1952. Vol. 22. P. 235–258.
Cherlin V. A. About the article of S.S.Lieberman and N.V.Pokrovskaya on the thermal biology of sand lizard, Principy ekologii. 2014b. T. 3. No. 3. P. 25–32.
Cherlin V. A. Difficulties and possible errors in field investigations on the thermal biology of reptiles, Sovremennaya gerpetologiya: problemy i puti ih resheniya: Stat'i po materialam dokladov Pervoy mezhdunarodnoy molodezhnoy konferencii gerpetologov Rossii i sopredel'nyh stran (Sankt-Peterburg, Rossiya, 25–27 noyabrya 2013 g.), Zoologicheskiy institut RAN. SPb., 2013. P. 32–39.
Cherlin V. A. Heat adaptation of reptiles and their forming mechanisms, Principy ekologii. 2015. T. 4. No. 1. P. 17–76.
Cherlin V. A. Modern view on thermal biology from the position of studying reptiles, Biosfera. 2016. T. 8. No. 1. P. 47–67.
Cherlin V. A. Reptiles: temperature and ecology. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014a. 442 p.
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. Thermal biology of reptiles. General information and experimental technique (manual). SPb.: Russko-Baltiyskiy informacionnyy centr «BLIC», 2010. 124 p.
Cloudsley-Thompson J. L. The Temperature and Water Relations of Reptiles. Merrow Publishing Co., Ltd., Watford, Herts., England, 1971. 159 p.
Colbert E. H., Cowles R. B., Bogert C. M. Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits, evolution and extinction of the dinosaurs, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1946. No 86. P. 329–373.
Comparative animal physiology. (L. Prosser, Ed.). Philadelphia, London, Toronto: W. B. Saunders Company, 1973. 888 p.
Cowles R. B. Additional implications of reptilian sensitivity to high temperature, Amer. Nat. 1940. Vol. 75. P. 542–561.
Cowles R. B. Critical thermal levels and thermal regulation in desert reptiles, 25th Ann. Meeting Amer. Soc. Ichthyologists and Herpetologists, Amer. Mus. Nat. Hist. Abstr. 1942. No 10 (mimeographed).
Cowles R. B. Heat-induced sterility and its possible bearing on evolution, Ibid. 1945. Vol. 79. P. 160–175.
Cowles R. B. Parturition in the yucca night-lizard, Xantusia vigilis, Copeia. 1944. No 1. P. 98–100.
Cowles R. B. Possible implications of reptilian thermal tolerance, Science. 1939. Vol. 90. P. 465–466.
Cowles R. B. Possible origin of dermal temperature regulation, Evolution. 1958a. No 12. P. 347–357.
Cowles R. B. Semantics in biothermal studies, Science. 1962. No 135. P. 670.
Cowles R. B. Sidewinding locomotion in snakes, Copeia. 1956. No 4. P. 211–214.
Cowles R. B. The effect of temperature on thyroid histology and survival in the lizard, Sceloporus occidentalis, Copeia. 1958b. P. 265–276.
Cowles R. B. Winter activities of desert reptiles, Ecology. 1941. Vol. 22. P. 125–140.
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.
Cowles R. B., Burleson G. L. The sterilizing effect of high temperature on the male germ-plasm of the yucca night lizard, Xantusia vigilis, Am. Nat. 1945. Vol. 79. P. 417–435.
Ctrel'nikov I. D. Light as a factor in the ecology of animals. The effect of solar radiation on the body temperature of some poikilothermic animals., Izvestiya Nauchnogo instituta imeni P. F. Lesgafta. 1934. T. 17–18. P. 313–372.
Dawson W. R. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles, Perspectives

of biophysical ecology. Ecological studies. Vol. 12. (D. M. Gates and R. B. Schmerl, Eds.). New York, 1975. P. 443–473
Evans E. E., Cowles R. B. Effect of temperature on antibody synthesis in the reptile Dipsosaurus dorsalis, Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1959. No 101. P. 482–483.
Fitch H. S. Life history and ecology of the five-lined skink, Eumeces fasciatus, Univ. Kansas. Publ. Mus. Nat. Hist. 1954. No 8. P. 1–156.
Fitch H. S. Temperature responses in free-living amphibians and reptiles of northeastern Kansas, Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 1956. No 8. P. 417–476.
Fox W. Effect of temperature on development of scutellation in gater snake, Thamnophis elegans atratus, Copeia. 1948. No 4. P. 252–262.
Franz N. Untersuchungen über den Wärmebaushalt der Poikilothermen, Biolog. Zentralblatt. 1930. Bd. 50. S. 158–181.
Gadow H. Amphibia and reptiles, The Cambridge Natural History (C. S. F. Harmer and A. E. Shipley, Eds.). London: Mc-Millan and Co, 1901. Vol. 8. P. 1–668.
Grinnell J. The biota of the San Bernardino Mountains, Univ. Calif. Publ. Zool. 1908. No 5. P. 1–170.
Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals, Biol. Bull. 1922. Vol. 42. P. 31–51.
Hardy J. D. The «set-point» concept in physiological temperature regulation, Physiological controls and regulations. Philadelphia, 1965. P. 98–116.
Heath J. E. Behavioral regulation of body temperature in poikilotherms, The Physiologist. 1970. Vol. 13. P. 339–410.
Herter K. Die Vorzungstemperaturen bel Landtieren, Naturwissenschaften. Berlin, 1941. Vol. 29. P. 155–164.
Hesse R. Tiergeographie auf oekologischer grundlage. Jena: Gustav Fischer, 1924. 613 p.
Hesse R., Allee W. C., Schmidt K. P. Ecological animal geography. New York: J. Wiley and Sons, 1937. 597 p.
Huey R. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles, Biology of the Reptilia. Physiology (C). Vol. 12. (C. Gans and F. H. Pough, Eds.). London: Academic Press, 1982. P. 25–91.
Inger R. F. Temperature responses and ecological relations of two Bornean lizards, Ecology. 1959. Vol. 40. No 1. P. 127–136.
Kammerer P. Der Artenwandel auf Inseln. Vienna; Leipzig: Franz Deuticke, 1926. 324 p.
Kanitz A. Temperatur und Lebens-Vorgange im Allgemeinen, Tabulae Biol. 1925. Vol. 2. P. 9–25.
Klauber L. M. Four papers on the application of the statistical methods to herpetolo-gical problems. III. The correlation between scalation and life zones in San Diego County snakes, Bull. Zool. Soc. San Diego. 1941. Vol. 17. P. 73–79.
Klauber L. M. Studies of reptile life in the and southwest, Bull. Zool. Soc. San Diego. 1939. Vol. 14. P. 1–100.
Korosov A. V. Ecology of common adder in the North. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 264 p.
Korosov A. V. Simple model of basking of common adder, Sovremennaya gerpetologiya. 2008. T. 8. Vyp. 2. P. 118–136.
Krüger P. Uber die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen, Biol. Zbl. 1929. Vol. 49. P. 65–82.
Krüger P., Kern H. , Arch. Physiol. 1924. No 202. S. 119–138.
Lamarre-Picquot P. Troisieme memoirs sur l'incubation et qutre phenomenes observes ches les ophidiens, Comp. Rend., Acad. Sci. Paris, 1842. Vol. 14. P. 164.
Liberman S. S. Pokrovskaya I. V. Materials on the ecology of sand lizard, Zoologicheskiy zhurnal. 1943. T. 22. No. 2. P. 247–256.
Lowe C. H., Vance V. J. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile Urosaurus ornatus, Science. 1955. No 122. P. 73–75.
Lowe C. Notes on the mating of desert rattlesnakes, Copeia. 1942. P. 261–262.
Lueth F. X. Effects of temperature on snakes, Copeia. 1941. P. 125–132.
Lufti M. Das termotaktische Verhalten einiger Reptilien: Inaugural-Diss. Munchen, 1936.
McGinnis S. M., Moore R. G. Thermoregulation in the Boa constrictor, Herpetologica. 1969. No 25. P. 38.
Mcilhenny E. A. The alligator's life history. Boston: The Cristopher Publishing House, 1935. 117 p.
Mosauer W. A note on the sidewinding locomotion of snakes, Amer. Nat. 1930. Vol. 64. P. 178-183.
Mosauer W. The toleration of solar heat in desert reptiles, Ecology. 1936. Vol. 17. P. 56–66.
Mosauer W., Lazier E. L. Death from insolation in desert snakes, Copeia. 1933. P. 149.
Musacchia X. J. The viability of Chrysemys picta submerged at various temperatures, Physiological Zoology. 1959. No 32. P. 47–50.
Nelson D. O., Heath J. E., Prosser C. L. Evolution of temperature regulatory mechanisms, Amer. Zool. 1984.

No 24. P. 791–807.
Norris K. S. The ecology of the desert iguana Dipsosaurus dorsalis, Ecology. 1953. No 34. P. 256–287.
Parker G. H. The time of submergence necessary to drown alligators and turtles, Occas. Papers Boston Soc. Nat. Hist. 1925. Vol. 5. P. 157–159.
Parker H. W. A new melanic lizard from Transjordania, and some speculations concerning melanism, Proc. Zool. Soc. London, 1935. P. 137–142.
Parker H. W. The lizard genus Aprasia; its taxonomic and temperature correlated variation, Bulletin of the British Museum of Natural History. 1956. No 3. P. 363–385
Pearse A. S. Animal ecology. New York: McGraw-Hill, 1931. 642 p.
Pearse A. S., Hall F. G. Homoiothermism: The origins of warm-blooded vertebrates. New York: J. Wiley and Sons, 1928. 119 p.
Pearson O. P. Habits of the lizard, Liolaemus multiformis multiformis at high altitudes in southern Peru, Copeia. 1954. No 2. P. 111–116.
Pearson O. P., Brandford D. F. Thermoregulation of lizards and toad at high altitudes in Peru, Copeia. 1976. No 1. P. 155–170.
Reese A. M. Some reactions of Alligator mississippiensis, Jour. Comp. Psychol. 1923. Vol. 3. No 1. P. 51–59.
Reichling H. Transpiration und Vorzugstemperatur mitteleuropiiischer Reptilien und Amphibien, Zool. Jb. (Syst.). 1957. Vol. 67. P. 1–64.
Richet Ch. La chaleur animale. (F. Alcan, Ed.). Paris, 1889. 307 p.
Saint-Girons H., Saint-Girons M. C. Cycle d'activite et thermoregulation chez les reptiles (lezards et serpents), Vie Milieu. 1956. No 7. P. 133–226.
Schmidt-Nielsen K. Animal physiology. New York: Cambridge University Press, 1997. 607 p.
Schmidt-Nielsen K. Desert animals: Physiological problems of heat and water. Oxford: Clarendon Press, 1964. 277 p.
Soetbeer F. Ueber die Korperwarme der poikilothermen Wirbelthiere, Arch. Exp. Pathol. Pharmakol. 1898. Vol. 40. P. 53–80.
Sutherlanad A. The temperature of reptiles, monotremes and marsupials, Proceedings of the Royal Society of Victoria. 1896. No 9. P. 57–67.
Templeton J. R. Reptiles, The Comparative Physiology of Thermoregulation. (G. C. Whittow, Ed.). New York; London: Academic Press, 1970. Vol. 1. P. 167–221.
Valensiennes A. Obsrevations faites pendant l'incubation d'une femelle du python a deux raies (Pythin bivittatus, Kuhl.) pendant les mois de mai et de juin 1841, Comp. Rend., Acad. Sci. Paris, 1841. Vol. 13. P. 126–133.
Warden C. J., Jenkins T. N., Warner L. H. Comparative psychology. Vertebrates. New York: The Ronald Press, 1936. 560 p.
Weese A. O. An experimental study of the reactions of the horned lizard, Phrynosoma modestum Gir., a reptile of the semi-arid desert, Biol. Bull. 1917. No 32. P. 98–116.
Weese A. O. Environmental reactions of Phrynosoma, Amer. Naturalist. 1919. No 53. P. 33–54.
Weigmann R. Die wirkung starker abkuhlung auf amphibien und reptilian, Zeitschrift fiir Wissenschaffliche Zoologie. 1929. P. 1–692.
Werner F. Beiträge zur Kenntnis der Reptilien und Amphibien von Istrien und Dalmatien, Verh. zool, bot. Ges. Wien. 1891. No 41. S. 751–768.
Woodbury A. M., Hardy R. Studies of the desert tortoise Gopherus agassizii, Ecol. Monogr. 1948. Vol. 18. P. 145–200.