



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://ecopri.ru>

<http://petrsu.ru>

Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 4 (42). Декабрь, 2021

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
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. Gugolek B.
J. B. Jakovlev
R. Krasnov
J. P. Kurhinen

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

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

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





Содержание № 4. 2021

От редакции

Конец 2021

3

Аналитический обзор

- Розенберг Г. С. *Теоретическая экология и теория информации: некоторые объединяющие принципы* 4 – 25

Оригинальные исследования

- Валдаева Е. В.,
Лябзина С. Н. *Раковинные амёбы (Rhizopoda, Testacea) в биогеоценозах заповедника «Кивач»* 26 – 37
- Зиновьев В. В.,
Пестов С. В. *Биоповреждения листьев деревьев в зеленых насаждениях г. Кирова* 38 – 48
- Иоффе А. О.,
Гаврилова О. И. *Исследование уровня шума на территории города Петрозаводска* 49 – 56
- Окштейн И. Л.,
Черлин В. А. *Необычная вечерняя активность ушастых круглголовок (Phrynoscephalus mystaceus) на бархане Сарыкум (республика Дагестан, Российская Федерация)* 57 – 79
- Пристова Т. А. *Элементный состав растений в лиственных лесах послерубочного происхождения средней тайги республики Коми* 80 – 88
- Просеков А. Ю. *Оценка влияния строительства крупных гидрологических объектов на примере крапивинского гидроузла на состояние охотничьего хозяйства на прилегающей территории* 89 – 97

Синописис

- Шитиков В. К. *Модели распределения видов* 98 – 100
- Якимов В. Н. *Ядовитые животные и растения* 101 – 103



Выпуск № 4

От редакции

КОНЕЦ 2021

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Несмотря на сложности прошедшего года, журнал живет. Огромную роль в его работе играют наши добровольные помощники – научные рецензенты. В конечном итоге их суждения являются решающими при определении судьбы поступающих рукописей. Важно отметить, что обычно рецензенты не дают простые оценки: «отклонить» или «принять». Во многих случаях они не только отмечают слабые стороны текстов, но предлагают пути их оптимизации, конкретно подсказывают способы исправлений, что соответствует и нашему стремлению поднимать уровень публикаций. Такие рецензии дорогого стоят, они многое дают авторам и позволяют редакции лучше разобраться в содержании работ и точности их оценки.

Мы глубоко признательны рецензентам за их труд, считаем своим приятным долгом поблагодарить их, поздравить с наступающим Новым годом и пожелать дальнейших успехов, в том числе и на поприще рецензирования.

Ниже приведен список рецензентов 2021 г., а также тех специалистов, которых мы не упомянули в два предыдущих года, поскольку они в борьбе за достойный уровень публикаций написали отрицательные рецензии и не были учтены как рецензенты опубликованных работ. Мы приносим им свои извинения и исправляем ошибку.

Наши рецензенты 2021+: Акатов В. В., Ананьева Н. Н., Анисимова Т. Ю., Бакиев А. Г., Барановский А. В., Белова Ю. Н., Берман Д. И., Богомолова И. Н., Винарский М. В., Горбач В. В., Гранович А. А., Гулин М. Б., Давыдова И. И., Ермолаева Н. И., Залесов С. В., Зарубина Е. Е., Зубченко А. А., Иванов Е. С., Иванова Н. С., Ильмаст Н. В., Интересова Е. А., Ковальчук Л. Л., Колтунов Е. Е., Коновалов А. Ф., Корб С. К., Кулаков Д. В., Куранова В. Н., Кутявина Т. И., Лада Г. А., Лапшин Н. Н., Лебедева Н. В., Лепская Е. В., Литвинова Н. А., Лотиев К. К., Лыков Е. Е., Любин П. А., Ляпков С. М., Мазанаева Л. Ф., МаксUTOва Н. К., Минеева О. В., Минин А. А., Митрофанова Е. Ю., Оленев Г. В., Омаров К. З., Паевский В. А., Поздняков А. В., Полева А. О., Равкин Ю. С., Ракутько С. А., Родионов А. В., Румянцев Д. Е., Русакова И. В., Сидоров Д. А., Синкевич О. В., Смолина Н. В., Соколов С. Г., Соловьева В. В., Спиридонов С. Н., Стойко Т. Г., Сторчак Т. В., Сярки М. Т., Тамахина А. Я., Токранов А. М., Туниев Б. С., Фаминская М. В., **Халиков С. С.**, Хасанова Р. Ф., Холопов Ю. А., Цаценко Л. В., Шапошников М. В., Шурганова Г. В., Юшкова Е. А., Яковлева М. В.

Традиционно по решению редколлегии одна рецензия отмечена премией (фамилия выделена).

В поисках разных мнений мы обращаемся к специалистам из различных уголков России и радуемся их широкой географии.

За указанный период нам прислали рецензии коллеги из следующих городов: Барнаул, Быково, Владивосток, Водопад Кивач, Вологда, Вятка, Вяткино, Екатеринбург, Казань, Краснодар, Магадан, Майкоп, Махачкала, Москва, Мурманск, Мытищи, Нальчик, Нижневартовск, Нижний Новгород, Новосибирск, Пенза, Петрозаводск, Петропавловск-Камчатский, Рязань, Самара, Санкт-Петербург, Саранск, Севастополь, Сибай, Сочи, Сыктывкар, Тамбов, Тольятти, Томск, Тюмень, Уфа.

К нашему огорчению, от нас уходит А. А. Зорина, многие годы успешно выполнявшая обязанности секретаря. От имени редколлегии выражаем ей искреннюю признательность за эффективную работу и пожелание успехов на новом поприще!

С новым, 2022 годом!

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



УДК УДК 519.722 + 573.22 + 574.3

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ И ТЕОРИЯ ИНФОРМАЦИИ: НЕКОТОРЫЕ ОБЪЕДИНЯ- ЮЩИЕ ПРИНЦИПЫ

РОЗЕНБЕРГ
Геннадий Самуилович

д. б. н., Институт экологии Волжского бассейна РАН - филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН,
genarozenberg@yandex.ru

Ключевые слова:

экология
биосемиотика
синтаксическая
и семиотическая
информации
информационно-
знаковое поле

Аннотация: В статье рассматривается ряд понятий, величин и законов, пришедших в экологию из физики и информатики и получивших широкое распространение благодаря их глубокому смысловому содержанию. Хотя важность информационных процессов для реализации экологических функций сегодня широко признана, фундаментальные принципы теории информации недостаточно отражены в теоретической экологии. Обзор построен вокруг ряда вопросов о роли, которую информация может играть в экологических системах. При этом обсуждается два аспекта информации, которые отражают ее двойную роль: синтаксическая информация (процессы, которые кодируют, фильтруют и обрабатывают информацию, хранящуюся в экологической структуре) и семиотическая информация (связана со структурами и их контекстом). В итоге экологические объекты представляются как открытые термодинамические системы, получающие извне информационную и негэнтропийную «подпитку» для упорядочивания собственной структуры.

Рецензент: В. Н. Якимов

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 ноября 2021 года

Подписана к печати: 16 декабря 2021 года

Введение

Очень редко удастся открыть одновременно несколько тайн природы одним и тем же ключом. Здание нашего несколько искусственно созданного благополучия слишком легко может рухнуть, как только в один прекрасный день окажется, что при помощи нескольких магических слов, таких, как «информация», «энтропия», «избыточность», нельзя решить всех нерешенных проблем.

Клод Шеннон (1963, с. 667–668).

В будущем наука будет концентрироваться больше вокруг проблем организации, структуры, языка, информации программирования и управления и меньше – вокруг проблем силы, движения, вещества, реакции, работы и энергии.

Джон фон Нейман
(цит. по: Флейшман, 1982, с. 6).

Общепринято, что связь компонентов экосистемы (отдельных особей и популяций видов друг с другом и со средой) осуществляется через три взаимосвязанные, но качественно разные группы процессов (см., напр.: Розенберг и др., 1999, с. 102) – преобразование и перемещение вещества, расходование энергии в ходе совершения работы и ее накопление в связанной форме (второе начало термодинамики и закон сохранения энергии) и, наконец, упорядочение этих процессов, которое может рассматриваться как передача, накопление и перекодирование информации (закон убывания разнообразия и принцип обратной связи). Еще Винер в 1948 г. отмечал: «Информация есть информация, а не материя и не энергия. Тот материализм, который не признает этого, не может быть жизнеспособным в настоящее время» (Винер, 1958, с. 166). Хотя важность информационных процессов для реализа-

ции экологических функций (в контексте экосистемных услуг) сегодня широко признана (Margalef, 1968; Розенберг и др., 2002; Ulanowicz, 2002; Пузаченко, 2009; Ulanowicz et al., 2009; Ковалева, Яковлев, 2017; Walker, 2017 и др.), различные варианты теоретических конструкций в экологии явно недостаточно отражают центральную роль обработки информации в синтезе теоретической экологии.

Информация содержится в сложной организации и конфигурации потоков вещества и энергии, возникающих в результате взаимодействий совокупностей атомов, молекул, клеток или организмов (генетическая информация – программа свойств организма, получаемая от предков и заложенная в наследственных структурах в виде генетического кода; иными словами, «гены отличаются друг от друга чередованием пар нуклеотидов, и наследственная информация закодирована в виде последовательности нуклеотидов» (Инге-Вечтомов, 1989, с. 16)). Все эти структуры – их состав, форма и динамика – могут быть описаны с помощью некоторых информационных мер (это самый простой и очевидный способ использования ряда представлений теории информации в генетике, экологии и др.), но некоторые структуры, кроме того, представляют смысловой аспект информации, несут или кодируют семантическую информацию, которую можно интерпретировать и обрабатывать (Patten, 1959; Frey, 1966; Фрей, 1966; Гиляров, 1967; Пузаченко, 1982; Odum, 1988; Пузаченко Ю., Пузаченко А., 1996; Моничев, Гелашвили, 2001; Ulanowicz et al., 2006; Harte, 2011). «Обработка» информации в живых системах¹ влияет, в частности, на динамику популяции (Donaldson-Matasci et al., 2010; Fronhofer et al., 2017; Gil et al., 2018) и эволюционные процессы (Dall et al., 2005; Frank, 2008, 2012; Ulanowicz et al., 2009; Schmidt et al., 2010; Михайловский, 2013; Wagner, 2017) и является частью всех аспектов экологических изменений и взаимодействия человека с остальной биосферой (Commoner,

1 «Не существует такой единицы жизни, которую можно было бы назвать «живой» безотносительно к внешней среде. <...> Биологи должны подчеркивать еще и еще раз, что жизнь – это неизбежное свойство, присущее *экосистеме в целом*, а не свойство изолированного скопления макромолекул. Мне кажется, что центральный вопрос происхождения жизни – это не вопрос о том, что возникло прежде, ДНК или белки, а вопрос о том, какова простейшая экосистема?» (Патти, 1970, с. 178).

1971; Хефлинг, 1990; Воронцов, 1999; Моисеев, 2000; Павлов, Букварева, 2007 и мн. др.). Все это свидетельствует о том, что экологическая наука может даже выиграть, включив основы информационных теорий и обработки информации в строящееся «здание» теоретической экологии (Розенберг, 2013) для лучшего понимания и описания нашего изменяющегося мира (Wicken, 1987; Holt, 2007; Farnsworth, 2013; O'Connor et al., 2019).

Завершу это «Введение» словами отечественного специалиста по философским аспектам информатики Б. В. Бирюкова (1974, с. 243): «Информация налицо там, где имеется разнообразие, неоднородность (а биоразнообразие – основное свойство жизни. – Г. Р.). Информация "появляется" тогда, когда хотя бы два "элемента" в совокупности различаются, и она "исчезает", если объекты "склеиваются", "отождествляются"».

Аналитический обзор

Что такое информация?

Понятие «информация» происходит от лат. *informatio*, что в переводе обозначает *сведения, разъяснение, ознакомление*; «информация – сведения о лицах, предметах, фактах, событиях, явлениях и процессах независимо от формы их представления» (Глоссарий..., 2009, с. 66)². В современном мире информация – это и ресурс, и одна из движущих сил развития человеческого общества³. Естественно, что информация имеет фундаментальное значение для жизни в целом и для живых систем разного уровня организации (от субклеточных до биосферы). В Орхусской конвенции о доступе к информации, участии общественности в процессе принятия решений и доступе к правосудию по вопросам, касающимся окружающей среды (заключена в г. Орхусе (Дания) 25.06.1988 г.), дано такое определение (ООН..., 2021; Оленина, 2018, с. 130):

2 Общепринятого определения понятия «информация» нет (Тарасенко, 1963; Madden, 2000; Хургин, 2007; Пахомова, 2013; Эрнштейн, 2018 и др.). Это не вызывает удивления: одним из свойств, определяющих сложность системы (а биологические системы практически все – сложные), является невозможность дать четкое и однозначное определение такой системы (Флейшман, 1982; Розенберг, 2013). Н. Н. Моисеев (1995) также полагал, что универсального определения информации не только нет, но и быть не может из-за широты этого понятия.

3 Недаром сегодня и в политике, и в СМИ можно услышать даже об информационных войнах.

«"Экологическая информация" означает любую информацию в письменной, аудио-визуальной, электронной или любой иной материальной форме:

1) о состоянии элементов окружающей среды, таких как воздух и атмосфера, вода, почва, земля, ландшафт и природные объекты, биологическое разнообразие и его компоненты, включая генетически измененные организмы, и взаимодействие между этими элементами;

2) факторах, таких как вещества, энергия, шум и излучение, а также деятельность или меры, включая административные меры, соглашения в области окружающей среды, политику, законодательство, планы и программы, оказывающие или способные оказать воздействие на элементы окружающей среды, охватываемые в подпункте 1 выше, и анализ затрат и результатов и другой экономический анализ и допущения, использованные при принятии решений по вопросам, касающимся окружающей среды;

3) состоянии здоровья и безопасности людей, условиях жизни людей, состоянии объектов культуры и зданий и сооружений в той степени, в какой на них воздействует или может воздействовать состояние элементов окружающей среды или, через посредство этих элементов, факторы, деятельность или меры, упомянутые в подпункте 2 выше».

Достижения в ряде областей науки (физика, кибернетика, генетика, молекулярная биология и др.) признают вещество, энергию и информацию в качестве «трех китов», на которых строятся живые системы (Шкловский, 1987; Dick, 1999; Бауместер и др., 2002; Frank, 2012; Davies, Walker, 2016; O'Connor et al., 2019; Малеина, 2020 и др.). При описании экологических принципов, называя все эти три группы процессов, все-таки большая роль приписывается круговороту вещества и энергии, а потоки информации анализируются заметно реже. Именно этим (сбои в обработке информации) можно объяснить, например, некоторые ошибки при прогнозировании динамики популяций гидробионтов при изменении окружающей среды (например, закисление океана (Моисеенко и др., 1999; Munday et al., 2009; Gasyukov, Kasatkina, 2013; Gordon et al., 2018) меняет способность организмов действовать соответствующим образом на основе экологической информации, такой как сигналы сезонных явлений, которые они используют для поиска пищи или партнеров). Более широкое признание роли, которую потоки ин-

формации играют, в частности, в динамике популяций, может привести к созданию экологической теории, учитывающей информационные эффекты, что, несомненно, будет способствовать углублению нашего понимания экологических последствий нарушения целостности информации (Бриллээн, 1980; Schneider, Kay, 1994; Gil et al., 2018).

Еще один момент касается общебиологической и экологической роли информационных потоков для организации биологических полей межклеточных взаимодействий (Гурвич, 1944), стабильности сигнальных полей растений и животных (Уранов, 1965; Наумов, 1973, 1975; Мозговой, 1980; Крышень, 1998; Мозговой и др., 1998; Биологическое сигнальное поле..., 2013; Никольский, 2013; Рожнов, 2013), симбиозов (Douglas, 1994; Бухарин О. и др., 2007; Лысак, 2007; Babikova et al., 2013), социальных групп (Резникова, Рябко, 1988, 1990), информационных полей (Бухарин С. и др., 2009) и социо-, эколого-экономических систем разного масштаба (в частности, на оценке степени риска здоровью из-за снижения качества окружающей природной среды базируется вся система информационной связи человека с окружающим миром (Социо-, эколого-экономическая оценка..., 2013, с. 200)).

Прокомментирую только одну из процитированных выше статей – работу британских исследователей о сигналах через общие мицелиальные сети, которые «предупреждают» соседние растения о нападении тли (Babikova et al., 2013). Корни большинства наземных растений заселены микоризными грибами, которые обеспечивают минеральные питательные вещества в обмен на углерод. Авторы показывают, что микоризный мицелий также может действовать как проводник для передачи сигналов между растениями, как система раннего предупреждения о нападении травоядных. Травоядные насекомые вызывают системные изменения в производстве летучих веществ растений, особенно метилсалицилата (метилвый эфир салициловой кислоты), что делает бобовые растения *Vicia faba* репеллентом для тли, но привлекательными для врагов тлей (таких, как паразитоиды). Было показано, что эти эффекты могут возникать и у растений, свободных от тли, но только в том случае, если они связаны с зараженными тлей растениями через общую сеть микоризного мицелия. Эта подземная система «обмена сообщениями» позволяет соседним растениям активировать защиту от травоядных

животных перед нападением. При этом общие микоризные мицелиальные сети могут определять результат мультитрофных взаимодействий, передавая информацию о нападении травоядных между растениями, тем самым влияя на поведение как травоядных, так и их естественных врагов.

Наконец, биоразнообразие – это одна из форм информации, это информация, хранящаяся в генах, морфологии, поведении, отражающих экологическую и эволюционную историю жизни организмов на Земле. Экология до сих пор не в состоянии полностью понять последствия потери этой информации (биоразнообразия) для ее считывания (обработки) и управления с ее помощью потоками вещества и энергии. Хотя некоторые концепции и методы оценки биоразнообразия неплохо разработаны (Мэгарран, 1992), они еще не встроены в структуры теоретической экологии (общие отношения между информацией и потоками вещества и энергии). Справедливости ради отмечу, что некоторые общетеоретические проблемы в свете теории информации (иерархичность, устойчивость, межвидовые взаимодействия, классификация экосистем и пр.) обсуждаются специалистами (Schneider, Kay, 1994; Ulanowicz et al., 2009; Coscieme et al., 2013; Sentis et al., 2015; Lee et al., 2016; Norton, Ulanowicz, 2017). Таким образом, хотя общепризнано, что биоразнообразие утрачивается (безвозвратно теряется ценная информация), у нас нет основных принципов, которыми можно было бы руководствоваться в понимании последствий этой угрозы. При этом антропогенная деятельность может разрушить целостность информационных сетей и их способность к адаптации еще до того, как они станут предметом изучения в рамках экологической науки (O'Connor et al., 2019, p. 2).

Измерение информации

Экологический аспект представлений об информации и энтропии весьма удачно преподнесен в статье (Моничев, Гелашвили, 2001) и обсуждался нами ранее (Розенберг, 2010; Шитиков и др., 2011, с. 73–81). Не буду описывать историю этих понятий (от статьи Клаузиуса (Rudolf Julius Emanuel Clausius, 1822–1888)), в которой он предложил модификацию второго закона термодинамики через функцию энтропии и которая была опубликована в Лейпциге, в журнале «Annalen der Physik und Chemie» (Clausius, 1854), через физическое осмысление и модифика-

ции Больцмана (Ludwig Eduard Boltzmann, 1844–1906), Планка (Max Karl Ernst Ludwig Planck, 1858–1947), кибернетические представления Шеннона (Claude Elwood Shannon, 1916–2001), Бриллюэна (Léon Nicolas Brillouin, 1889–1969), к общebiологическим (Волькенштейн, 1986) и экологическим интерпретациям Макартюра (Robert Helmer MacArthur, 1930–1972), Маргалефа (Ramon Margalef i López, 1919–2004) и др.). Отмечу только, что Макартюр предложил использовать индекс Шеннона для оценки энтропии (S , в битах) дискретного множества частот $p_1, \dots, p_n$ (для измерения неопределенности (выбора) в потоках):

$$S = -\sum p_i \log_2 p_i.$$

При этом Макартюр не делал никаких попыток заставить свои формализмы соответствовать категориям теории информации. Однако он продемонстрировал свою необычайную проницательность (MacArthur, 1955), когда обсудил ограничения только что предложенного индекса S . Он отметил, что стабильность зависит от видов, которые имеют рацион со многими степенями свободы; ограниченная диета имеет тенденцию к снижению стабильности. Но ограниченная диета важна для эффективности, а эффективность и стабильность необходимы для выживания в естественных условиях. То есть эффективность и стабильность являются фактически антагонистическими, но одновременно необходимыми свойствами устойчивых систем. Но и это не всё. В то время Макартюра казалось, что уравнение для оценки S (через потоки в трофической сети) не включает в себя все атрибуты, необходимые для выживания. После этого он прекратил споры, и его многообещающее преимущество оставалось практически не востребуемым в течение следующих 20 лет.

На шесть лет раньше Макартюра был прецедент измерения разнообразия сообществ с точки зрения размеров и численности популяций с использованием более традиционной математики (Simpson, 1949; Розенберг, 2007). Таким образом, исследователи после Макартюра решили применить формулу Шеннона не к системным потокам, а к каждой конкретной популяции. Так, Маргалеф (Margalef, 1957) выбрал в качестве p_i не долю общей активности, а, скорее, долю, которую составляет популяция от общего числа организмов или их общей биомассы; он установил $p_i = n_i / N$, где n_i – количество организмов в популяции i , а $N = \sum_i n_i$.

Еще раз напомним (Розенберг, 2010), что под разнообразием (однородностью, выравниваемостью) обычно понимают видовое богатство и то свойство, которое отличает, например, сообщество из 12 особей трех видов с распределением (4, 4, 4) от сообщества (10, 1, 1), – выравниваемость. Стремление представить характер такого распределения, заданного большим набором численностей, в компактном виде одним числом приводит к обобщенным индексам, форма выражения которых, начиная с работ Макарура и Маргалефа, связывается с мерами количества информации.

Некоторые авторы трактуют энтропию еще более широко, считая ее мерой стохастичности и изменчивости, а информацию – мерой упорядоченности и детерминизма (см., напр.: Блюменфельд, 1996). «В такой трактовке энтропия – это то, что руководит эволюцией животных, растительных видов и экосистем в целом. Энтропийность рассматривается как неотъемлемое качество всех организмов, проявляющееся на уровне генов, межклеточных связей, внутривидового и межвидового взаимодействия. Энтропия считается необходимой природе, но и опасной в крайних ее проявлениях. Так, чрезмерная детерминация приводит к тому, что системы лишаются возможности адаптироваться в изменяющихся условиях, а "перебор" энтропии вызывает хаос и ереш, потерю вектора эволюции» (Моничев, Гелашвили, 2001, с. 54).

Факт изменения видового разнообразия экосистем, находящихся в градиенте воздействия какого-либо фактора, достаточно тривиален. Менее очевидным является вопрос об оценках разнообразия в структурном и информационном аспектах. Применение с этой целью индекса Шеннона не снимает необходимости рассматривать разнообразие в пространственно-временном континууме. И здесь неоценимую помощь оказывает фрактальная геометрия – одна из молодых (менее 50 лет), но очень быстро развивающихся областей современной математики, которая связана с именем Мандельброта (2002). В контексте данной работы меня будет интересовать лишь один аспект применения «фрактальной идеологии» в экологических исследованиях – это фрактальный анализ видового разнообразия (Гелашвили и др., 2013), и даже еще более частный вопрос – измерение разнообразия с помощью мультифрактального спектра (Иудин и др., 2003; Гелашвили и др., 2007).

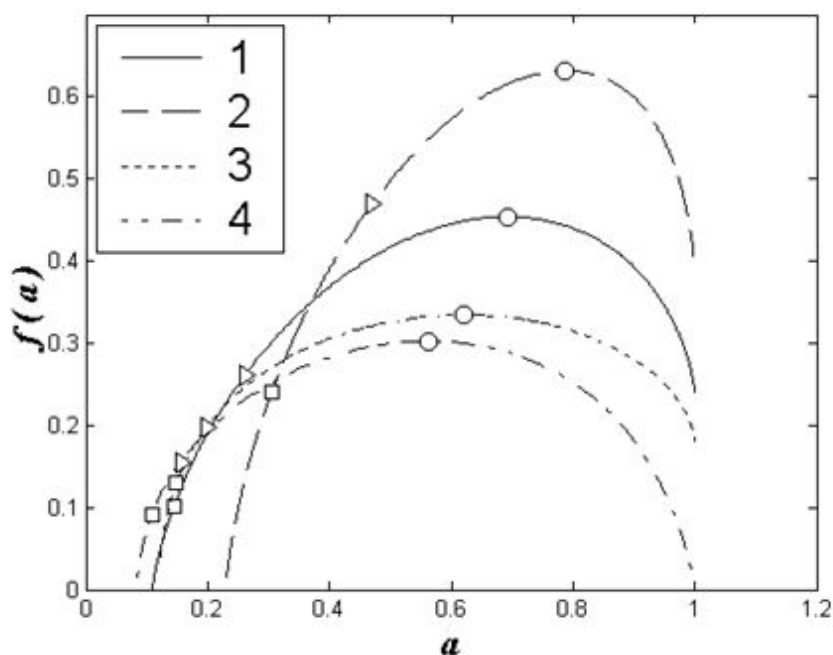
Одной из особенностей мультифрактального представления видовой структуры сообщества оказывается то, что большая часть известных в экологии индексов разнообразия (Шеннона, Маргалефа, Симпсона, Менхайника, Животовского и др.) «укладываются» на кривую функции мультифрактального спектра. Преимущество этой функции состоит в том, что ее значения представляют собой размерности неких однородных фрактальных подмножеств из исходного множества, которые дают доминирующий вклад для конкретных моментов распределения. Находит свое место на этой кривой и информационный индекс Шеннона – между индексом Симпсона (индексом доминирования) и индексом Маргалефа (максимальное значение функции мультифрактального спектра), иными словами, больше реагирует на наличие доминантных видов, чем учитывает редкие.

На рисунке в качестве примера представлена изменчивость мультифрактальных спектров видовой структуры сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища в районе городов Нижний Новгород и Чебоксары (фактически влияние разных водных масс рек Волга и Ока (Шурганова и др., 2005)). Фрактальный анализ (индекс и спектр сингулярностей – это характеристики режима хаотических флуктуаций наблюдаемой величины (Иудин и др., 2003)) позволяет легко убедиться в том, что при слиянии рек Ока и Волга сообщества зоопланктона структурно заметно различаются, а около г. Чебоксары водные массы перемешиваются и сходство сообществ возрастает. Здесь же видно, что оценка только по индексу Шеннона (как и по индексу Симпсона) этих различий не вскрывает.

Таким образом, фрактальные формализмы позволяют уйти от вычисления отдельных индексов разнообразия и наглядно представить структуру сообщества в виде мультифрактального спектра, что заставляет по-иному взглянуть на роль теории информации в измерении (в частности, по Шеннону) биоразнообразия.

Смысл информации (биосемиотика)

Определение количества информации, которое передается и воспринимается объектами экосистемы (допустим, что мы некоторым образом смогли определить процессы «передачи» и «приема» информации в сообществе), еще не дает полного представления о характере взаимодействия этих



Пространственная динамика мультифрактальных спектров видовой структуры зоопланктонных сообществ Чебоксарского водохранилища для июля 2002 г. По оси абсцисс: a – индекс сингулярности; по оси ординат: $f(a)$ – спектр сингулярностей. Номера графиков отвечают взятию проб: 1 – Нижний Новгород, левобережье (Волга), 2 – Нижний Новгород, правобережье (Ока), 3 – Чебоксары, левобережье, 4 – Чебоксары, правобережье. Условные обозначения фрактальных размерностей соответствуют: О – видовому разнообразию по Маргалефу; Δ – видовому разнообразию по Шеннону; П – видовому разнообразию по Симпсону

Spatial dynamics of multifractal spectra of the species structure of zooplankton communities of the Cheboksary reservoir for July 2002. On the abscissa: a – singularity index; on the ordinate: $f(a)$ is the spectrum of singularities. Graph numbers correspond to sampling: 1 – Nizhny Novgorod, left bank (Volga), 2 – Nizhny Novgorod, right bank (Oka), 3 – Cheboksary, left bank, 4 – Cheboksary, right bank. Symbols of fractal dimensions correspond to: О – species diversity according to Margalef; Δ – species diversity according to Shannon; П – species diversity according to Simpson

объектов. Действительно, два воздействия **АВ** и **ВА** несут одинаковое количество информации (при условии независимости этих воздействий), оцениваемое некоторым энтропийным индексом, но могут быть причиной различного поведения системы, находящейся под воздействием. Таким образом, важное значение имеет не только количественная оценка информации, но и ее качественная составляющая (в данном случае – порядок воздействия).

Информация структурно неоднородна и включает в себя синтаксическую (форма), семантическую (значение) и прагматическую (ценность) составляющие, описываемые тремя соответствующими разделами семиотики – общей теории знаковых систем (Kull, 1999, 2001; Emmeche, Kull, 2011; Князева, 2018). Биосемиотика как раздел семиотики исследует свойства знаков и знаковых систем (знаковые процессы) в живых системах. Различают фитосемиотику (изучает знаковые процессы у растений (Krampen, 1981;

Kull, 2000)) и зоосемиотику (изучает биокommunikацию животных – передачу информации от одной особи к другой – с позиции содержания их коммуникативных действий (Sebeok, 1968; Наумов, 1973; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Turovski, 2002; Никольский, 2003, 2013; Kull, 2014)).

А. Д. Арманд (1975) построил интересный гипотетический пример физико-географической системы (снежный покров, залегающий на склоне), который позволил ему продемонстрировать качественное различие информационных воздействий на нее. В нашей работе (Розенберг и др., 1999, с. 105–107) рассмотрен теоретический пример конкурентного взаимодействия четырех видов в растительном сообществе ($A_1 > A_2 \approx A_3 > A_4$; A_1 – самый конкурентоспособный вид; A_2 предпочитает холодные и влажные условия среды; A_3 – теплые и сухие), взаимодействие анализируется в два временных интервала (весна – лето), виды находятся под воздействием двух факторов: температура воздуха

(«энергия», Т – тепло, Х – холодно) и осадки («вещество», С – сухо, В – влажно). Было показано, что состояние выхода системы (доминирование того или иного вида летом; см. далее) в большей степени зависит не от количественных значений состояний входов (если считать состояния Т, Х, С, В независимыми, то количество информации в рассмотренных далее четырех случаях одинаково), а от их последовательности, т. е. организация растительного сообщества в данном случае определяется не только потоком вещества (осадки) и энергии (температура), но и информационным процессом, заключенным в последовательности воздействия этих факторов.

ТС (весной) – ХВ (летом) $\rightarrow A_3 - A_2 \rightarrow$ содоминирование A_2 и A_3

ХС (весной) – ТВ (летом) $\rightarrow A_4 - A_1 \rightarrow$ доминирование A_1

ТВ (весной) – ХС (летом) $\rightarrow A_1 - A_4 \rightarrow$ доминирование A_1

ХВ (весной) – ТС (летом) $\rightarrow A_2 - A_3 \rightarrow$ содоминирование A_2 и A_3

Таким образом, количественные и качественные характеристики экосистем нельзя описать и прогнозировать, основываясь только на энергетическом и вещественном взаимодействии объектов. Еще раз подчеркну, что формальное определение количества информации, содержащейся в том или ином сообществе, без качественного анализа или построения дедуктивных моделей информационных процессов вряд ли может рассматриваться как полноценное приложение теории информации к экологическим исследованиям.

В 70-х гг. прошлого столетия Н. П. Наумов (1973, 1975, 1977 и др.) предложил концепцию биологического сигнального поля млекопитающих, что позволило, к примеру, глубже понять механизм динамики численности популяций. Чуть позже были предприняты попытки «одеть» эту концепцию в количественную форму (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2002; Мозговой, Владимирова, 2002; Мозговой, 2005). В частности, для измерения биологического сигнального поля млекопитающих был предложен метод информационно-знакового поля и использованы параметры анизотропность (количество всех объектов и событий внешней среды, на которые реагирует исследуемая особь, приведенное к определенной протяженности следовой дорожки), напряженность (общее количество дискретных двигательных реакций, реализованных особью во время прохождения дистанции определенной протяженности) и величина этого поля (количество различных функциональных классов объектов, включенных особью в сферу своей активности, приведенное к определенной протяженности следовой дорожки). Таким образом, анизотропность – это показатель экстенсивности двигательного взаимодействия животных со средой обитания, который указывает на значение информации, полученной особью; напряженность – это показатель интенсивности взаимодействия особи с внешней средой, который указывает на суммарную ценность полученной ею информации; величина знакового поля указывает на особенности формального выражения информации, полученной исследуемой особью (табл. 1).

Таблица 1. Параметры информационно-знаковых полей млекопитающих, вытروпленных в пойменных лесах Самарской области в 1978–1982 гг. (Мозговой, 2005)

Показатель	Виды			
	лисица	куница	горностай	ласка
Количество вытروпленных особей	7	14	2	3
Длина следовой дорожки, м	37820	82160	1330	1000
Величина поля (на эквив. дистанцию)	26.4	20.5	19.0	12.0
Анизотропность поля (на 1000 м следов)	44	107	235	196
Напряженность поля (на 1000 м следов)	111	289	468	695
Эквивалентная дистанция, м	900.9	346.0	213.7	143.9

В частности, было показано, что обитающие на одной территории виды млекопитающих образуют коинформативный комплекс и реагируют на определенную группу внешних объектов, которые для видов этого комплекса более значимы, чем объекты,

специфичные для каждого из видов (Владимирова, Мозговой, 2006).

Наиболее удобным приемом статистической обработки параметров информационных полей является дисперсионный анализ.

Построение графиков изменения наблюдаемого признака (величина, анизотропность, напряженность поля и пр.) для отдельных видов, в зависимости от изменения выбранного для ординации фактора, сопровождается расчетом некоторых статистических характеристик (средневзвешен-

ная напряженность фактора, сила влияния фактора и пр.). Результаты однофакторного дисперсионного анализа изменчивости параметров информационно-знаковых полей лисицы (*Vulpes vulpes* L.) и куницы (*Martes martes* L.) приведены в качестве примера в табл. 2 (Мозговой, Розенберг, 1992).

Таблица 2. Некоторые параметры информационно-знаковых полей лисицы и кунных, биотопы Южного Урала и Самарской области, 1978–1992 гг.

Объект	Фактор	Параметры информационно-знакового поля	Сила влияния фактора, %	Частные средние по грациям	
				самцы	самки
Лисица (на 500 м)	Пол (для взрослых особей)	Величина	–	18	19
		Напряженность	8.7	89	133
		Анизотропность	–	36	39
Лисица (на 500 м)	Возраст (самцы)			взрослые	молодые
		Величина	2.2*	18	20
		Напряженность	5.4	89	119
		Анизотропность	–	36	40
Куница (на 26 объектов)	Возраст (самки)	Величина	–	400	395
		Напряженность	2.0*	281	311
		Анизотропность	–	43	82

Примечание. Звездочкой (*) отмечены значения силы влияния фактора, достоверные на 80 % уровне значимости, остальные – на 95 %, прочерк – недостоверное влияние.

Данный пример (см. табл. 2) подтверждает тот факт, что с возрастом все большее значение для животных приобретает постоянство среды обитания – напряженность информационно-знакового поля уменьшается; таким образом, величина знакового поля, отражающая разнообразие объектов среды, на которые особи реагируют, может выступать, например, мерой постоянства внешней среды. Величина и анизотропность поля свидетельствуют о разнообразии объектов среды, вовлекаемых животным в ходе активности. Анизотропность информационного поля – показатель неравнозначности тех или иных объектов и событий среды для животного; чем больше этот показатель, тем выше адекватность особи данной среде (в ее информационном проявлении; в нашем примере – анизотропность выше для куниц). Если одновременно и величина поля большая, значит, сигнально-информационная среда максимально знакома особи и поведение ее почти стереотипно в этой среде.

Таким образом, метод информационно-знакового поля позволяет конструктивно рассматривать экосистему (с млекопитающими) в качестве информационной системы, оценивать степень схождения параметров

таких полей (в пространственном и временном аспекте), характеризовать «информационную нишу» (например, произведением разных объектов среды на частоту реагирования особей на них (Мозговой и др., 1998, с. 81–82)) и др.

Принципы, объединяющие теорию информации и экологию

В работе О'Коннор с соавторами (O'Connor et al., 2019, p. 3) сформулировано пять принципов, которые «наводят мосты» между теорией информации и теоретической экологией. Перечислю их:

1. Информация – это фундаментальная характеристика живых систем, а значит, и всех экологических систем (синтаксическая информация и семиотическая информация составляют две основные формы информации, каждая из которых важна для структуры и функционирования живых систем, от молекулярных систем до биосферы);

2. Синтаксическая и семиотическая информация взаимодействует посредством обратной связи с энергетическими процессами и материальными циклами, чтобы влиять на структуру, функции и организацию в экосистемах;

3. Обработка информации требует вещества и энергии, поэтому их недостаток, а также термодинамические ограничения могут ограничивать обработку информации;

4. Обработка информации позволяет компонентам живых систем измерять окружающую среду и свое собственное состояние, а также измерять взаимосвязь между их состоянием и прошлой и ожидаемой средой;

5. Наконец, системы обработки информации связаны внутри экосистемы и между экосистемами масштабами биологической организации (в частности, сильные положительные обратные связи в обработке информации могут определять или усиливать уровни организации – от клетки через особь до экосистемы и биосферы).

В этом контексте (пять принципов (O'Connor et al., 2019)) интересна статья С. Шайнера и М. Виллига (Scheiner, Willig, 2008; Розенберг, 2021), в которой сформулированы семь принципов построения теоретической экологии. Так, принципы 3–5 (обработка информации) соответствуют принципам 2 (организмы взаимодействуют со своей абиотической и биотической средой), 4 (условия окружающей среды неоднородны в пространстве и времени) и 5 (ресурсы конечны и неоднородны в пространстве и времени); принцип 2 вполне можно соотнести с «теоретическим» принципом 3 (распределение организмов и их взаимодействия зависят от непредвиденных обстоятельств; именно в этих случаях дополнительная информация необходима). А вот первый принцип и шестой «теоретический» (все организмы смертны) в обоих концепциях декларативны. Таким образом, можно констатировать, во-первых, что «общая теория экологии» мало в чем отличается от принятой мною (Розенберг и др., 1999; Розенберг, 2013) концепции создания теорий (основание [блоки составляющих теорий] – ядро [составляющие теории] – вершина [общая теория экологии]). Несомненно, семь фундаментальных принципов общей теории экологии (Scheiner, Willig, 2008) – это смело, достаточно спорно, но интригующе. Таким образом, в полном соответствии с героем комедии Мольера «Мещанин во дворянстве», мы все «говорим прозой», и наши представления о путях синтеза теоретической экологии сходны. А во-вторых, нетрудно видеть, что эти принципы носят сугубо описательный (зачастую констатирующий) характер и являются, скорее, «добрыми пожеланиями», чем строго фор-

мализованными положениями. Попробуем подойти к решению этой проблемы с другой стороны.

В 60–80-х гг. прошлого столетия Б. С. Флейшман (1971, 1982 и др.) развил новое направление в системологии – теорию потенциальной эффективности сложных систем (ТПЭСС), «основной особенностью которой является изучение не того, что есть, а того, что может быть» (Флейшман, 1971, с. 4). ТПЭСС содержит системную интерпретацию известных результатов теории информации Шеннона, теории игр фон Неймана, теории надежности, теории случайных процессов и др. С конца 1970-х гг. ТПЭСС стала применяться в экологии (Флейшман, 1977, 1982; Розенберг и др., 2002; Розенберг, 2003, 2013).

Общая форма предельного закона в системологии имеет следующий вид. Пусть имеется система **A**, которая взаимодействует со средой **B** путем (u, v)-обмена, где u и v – некоторые ресурсы, причем u – ресурсы системы **A**, которые она «платит» («обменивает») системе **B** за получение от нее некоторых ресурсов v . Эффективность системы всегда ограничивается предельно выгодным для нее (u, v_0)-обменом, когда за данное u она получает максимальное v_0 (или при фиксированном v_0 она тратит предельно малое u (Флейшман, 1982, с. 42)). Таким образом, целью системы **A** является максимально выгодный (u, v_0)-обмен. Чаще всего взаимодействие системы **A** со средой **B** носит случайный характер, что заставляет говорить о вероятности $P(u, v_0)$, т. е. о вероятности максимально выгодного (u, v_0)-обмена, которая и называется потенциальной эффективностью системы. Как было показано Б. С. Флейшманом (1971), эта вероятность описывается асимптотическим соотношением

$P(u, v) = \text{либо } 0 \text{ (при } v > v_0), \text{ либо } 1 \text{ (при } v < v_0).$

Б. С. Флейшман (1982, с. 29) в порядке возрастания сложности системы обозначил следующий порядок ее качеств: устойчивость (stability, reliability; SR-качество), помехоустойчивость (достигается через информированность системы о среде; information; I-качество), управляемость (controllability; C-качество) и самоорганизация, обучаемость (learning; L-качество). Для экосистем можно добавить и такое качество, как биоразнообразие (biodiversity; B-качество). Рассмотрим их потенциальную эффективность применительно к экосистемам (табл. 3).

Таблица 3. Предельные законы и их интерпретация

Качество	Формула оптимального (u, v)-обмена	Интерпретация
SR	Оптимальный (n, t)-обмен будет при $t_0 = \exp(C_n \cdot n)$, где C_n – некоторая фундаментальная величина, зависящая от вероятностей p_i – гибели элементов i системы A	Экосистема осуществляет со средой оптимальный (n, t)-обмен: система приобретает у среды время жизни t , откупаясь гибелью n своих элементов. Система A будет существовать неограниченно долго, если число ее элементов будет расти экспоненциально со временем. Популяции на ранних стадиях своего развития растут по экспоненте, в дальнейшем среда ограничивает их рост (например, по логистической кривой)
I	Оптимальный (t, M)-обмен будет при $M_0 = \exp(C_t \cdot t)$, где C_t – некоторая фундаментальная величина, зависящая от вероятностей p_i – пропускная способность системы A в терминологии теории информации	Экосистема осуществляет со средой оптимальный (t, M)-обмен: экосистема приобретает у среды некоторое количество сигналов M , платя за это временем t своего существования. Это можно наблюдать в случае коллективного поведения сложной системы (например, стайное поведение при поиске агрегированной пищи (Margalef, 1961; Patten, 1963)). Естественно, I-качество будет широко представлено в «экосистемах с человеком» (социо-, эколого-экономических системах, СЭЭС). Кроме того, ТПЭСС в варианте I-закона по-новому ставит вопрос об интерпретации экосистемы как некоего текста, закодированного с целью повышения помехоустойчивости в «шумящей среде» (Левич, 1977, 1978, 1983; Адильбаев, 2017)
C	Оптимальный (t, K ₀)-обмен будет при $K_0 = C_c \cdot t$, где C_c – некоторая фундаментальная величина, зависящая от функции выигрыша, определяемой вероятностями выигрыша каждой из систем A и B и количеством ресурсов, получаемой системой A и проигрываемой системой B (Флейшман, 1982, с. 214)	Процесс взаимодействия систем A и B состоит в следующем. Системы A и B ведут борьбу за ограниченное количество ресурсов K . Борьба проходит отдельными схватками в последовательные дискретные моменты времени. Борьба не ограничивается во времени и ведется до полного захвата ресурсов одной из систем (соответственно, другая гибнет). Предполагается, что количество ресурсов, получаемое системой на каждом шаге взаимодействия, много меньше K . Фиксированное значение ресурса K может быть выиграно той или иной системой за случайное время t (среднее время $\bar{t}$). Можно считать, что имеет место (t, K)-обмен: за количество ресурсов K система расплачивается временем своего существования $\bar{t}$. Фактически C-закон является обобщением принципов конкурентного исключения Г. Ф. Гаузе
L	Оптимальный (t, M)-обмен (система A приобретает у среды B некоторое количество сигналов M , платя за это временем t своего существования) будет при $M_0 = \exp(C_t \cdot t)$, где C_t – некоторая фундаментальная величина, зависящая от вероятностей p_i – пропускная способность системы A в терминологии теории информации	Обучение – целенаправленный процесс организации и стимулирования активной познавательной деятельности. Пусть некая популяция животных (система A) взаимодействует со средой B путем изучения информационно-знаковых полей (см. выше). Популяция в каждый дискретный момент времени t_i оценивает параметры информационного поля – анизотропность (AT), напряженность (In) и величину (V). Далее – все, как для описания I-качества, с той только разницей, что $M = M_1 + M_2 + M_3 = M_{AT} + M_{In} + M_V$ и вероятность $P(M)$ оптимального (t, M)-обмена оценивается с использованием неравенства Буля: $1 - 3 \cdot \max\{1 - P(M_i)\} \leq P(M) \leq \min P(M_i)$. Это неравенство позволяет оценить вероятность пересечения зависимых событий, не вдаваясь в сложную природу их зависимости; верхняя оценка может интерпретироваться как экологический закон Либиха

Таблица 3. Продолжение

Качество	Формула оптимального (u, v)-обмена	Интерпретация
В	Оптимальный (n_p, m_p)-обмен (ответ на вопрос: какое максимальное количество видов m_i получит система A при фиксированном количестве видов n_i^0, которыми она готова пожертвовать ради новых видов?) будет при $p(n+m)/m < 1$, где все $p_k = p$, $n_k = n$ и $m_k = m$; в этом случае N_i будет стремиться к K. Точнее, к величине, близкой к $0.75K$ (максимальная плотность упаковки равных сфер (Conway, Sloane, 1993))	Экосистема осуществляет со средой обмен следующим образом. В каждый дискретный момент времени t_i из системы A (в t_0 состоит из N_0 видов) в систему B (в t_0 состоит из M_0 видов) переходит n_i видов с вероятностью p_i, а из системы B в систему A – m_i видов с вероятностью $(1 - p_i)$. Таким образом, в каждый дискретный момент времени t_i имеет место (n_p, m_p)-обмен. При этом $N_i = N_0 - \sum n_k p_k + \sum m_k (1 - p_k)$. Если N_i подчиняется логистическому закону (биоразнообразие не может расти бесконечно), то $N_{i+1} = N_i \cdot \exp^{r(1-N_i/K)}$, где r – скорость роста числа видов, K – теоретически предельное биоразнообразие для данной территории (можно говорить и о пространственном ресурсе). Используя принцип плотной упаковки как экстремальный принцип для функции логистического роста, было показано, что «сообщество конкурирующих за жизненное пространство видов эволюционирует к состоянию с максимально плотной упаковкой, причем в процессе эволюции плотность упаковки сообщества всегда возрастает, достигая в равновесном состоянии максимально возможного для данной среды значения» (MacArthur, 1969, 1970; Свирижев, Логофет, 1978, с. 273).

Примечание. Первые три примера (SR-, I- и C-качества) рассматривались Б. С. Флейшманом (1982); примеры L- и В-качеств – предложены мною.

Рассмотренные в табл. 3 «одномерные» X-качества системы **A** дают оценки ее структуры и поведения через модели оптимальных (u, v)-обменов. Возможно рассмотрение «двумерных» XY-качеств (в частности, В. Ф. Крапивин (1978) и Б. С. Флейшман (1982, с. 217–223) рассматривают (SR; C)-модель как особый вариант активной устойчивости системы со специальным названием *живучесть*). Более подробно примеры использования теории потенциальной эффективности сложных систем в информатике рассмотрены в работах (Флейшман, 1971, 1982; Fleishman, 1976), в математической экологии – (Флейшман, 1977; Крапивин, 1978; Розенберг, 2003, 2013).

Заключение

В последние годы все чаще стали появляться работы, в которых на полном серьезе обсуждаются основы нового научного направления – «информационной экологии» (Davenport, Prusak, 1997; Ивченко, Мартыщенко, 1998; Мизинцева и др., 2000 и др.). Мне представляется это излишним по целому ряду причин (Розенберг, 2011), среди которых есть и такой аргумент. «Информационный подход» при изучении тех или иных свойств экосистем должен восприниматься

только как метод (если вы выполнили исследование по изучению микроорганизмов с помощью микроскопа, то вам не придет в голову защищать эту работу по физике (оптике), скорее, вы будете защищаться по микробиологии. Ситуация чем-то напоминает попытки «захватить» в Интернете звуочный домен, чтобы, если повезет, сделать его предметом торга). Таким образом, теория информации (как и математическое моделирование, автоматическое управление и пр.) позволяет увидеть некоторые аналогии в описании экосистем и применить (с четким пониманием возможных ограничений) соответствующий аппарат, а это не есть новая наука.

То же самое можно сказать и в адрес формирующейся «экологической информатики». Вопрос о необходимости «экологической информатики» может быть переформулирован следующим образом: «А надо ли это информатике?» или «Что нового это может дать общим закономерностям передачи информации?». Теория информации в экологических исследованиях пока сведена только к измерению информации с помощью энтропийного показателя. Но теория информации – это не теория измерения информации (точнее, это далеко не только из-

мерение информации); внимание экологов пока не привлекли основные предельные соотношения для систем передачи данных, которые и составляют ее суть. Таким образом, похоже, как и с «информационной экологией», «экологическая информатика» не вправе претендовать на новое и оригинальное направление. Естественный процесс взаимопроникновения различных наук здесь не набрал еще «критической массы».

На сегодняшний день представляется весьма вероятным, что изучение экологии будет вестись как минимум по двум отдельным направлениям – аут- и демэкология, с одной стороны, и синэкология, с другой, которые будут по-разному применять методологию теории информации (Ulanowicz, 2002). Теория информации «исповедует» реляционный подход (Bateson, 1972), согласно которому нельзя сказать, что люди, животные или другие организмы вступают в общение (информационный подход) или участвуют в нем (интеракционный подход), поскольку они уже являются неотъемлемой частью этого процесса независимо от того, хотят они этого или нет, частью как локальной, так и глобальной системы взаимоотношений. Этот подход вступает в противоречие с методами аут- и демэкологических исследований (акцент на численность и состав популяции, а отношения с другими популяциями остаются второстепенными). Действительно, в такой ситуации многие информационные подходы теряют смысл (исключение – анализ информационных полей). Синэкология, напротив, делает главный упор на взаимоотношения популяций друг с другом, в этом случае теория информации может быть очень естественным образом применена к исследованию взаимосвязанных процессов.

Можно надеяться, что в результате методических успехов, а также опыта, полученного в других областях знания, «информатизация» экологии не потребует большого времени, как это может показаться. Однако представляется, что эта задача по своей трудности превосходит пределы любой индивидуально планируемой программы. Более того, процесс математизации внедрения информационной теории в экологию вовсе не является тривиальным (точнее сказать, он мало или совсем не используется до сих пор в этом процессе).

В заключение отмечу, что чувство неудовлетворенности математическими интерпретациями применения теории информации в экологии в значительной степени объясня-

ется тем, что они часто дают (подтверждают) утверждения, которые не лучше, чем те же утверждения, высказанные в словесной форме. Здесь вполне подходят слова, сказанные полвека тому назад фон Нейманом и Моргенштерном (1970, с. 31) относительно использования теории игр в экономике: «...доказательства отсутствуют потому, что математический аппарат применяется к тем областям, которые настолько обширны и сложны, что еще в течение долгого времени – до тех пор, пока не будет накоплено больше эмпирических фактов, – едва ли можно ожидать серьезного прогресса от одного только увеличения дозы математики. Тот факт, что эти области атакуются таким путем, показывает только, что сопровождающие этот процесс трудности недооцениваются. В действительности эти трудности огромны, и мы не чувствуем себя достаточно подготовленными для их преодоления».

Подводя итог взаимовоздействию теоретической экологии и теории информации, повторюсь и еще раз подчеркну, что «информационный» подход применим в экологии лишь в рамках аналогий, которые могут навести мысль исследователей-экологов на формулирование новых подходов и направлений поиска новых законов и закономерностей. Причем успехов следует ожидать не в прямом использовании информационных мер для оценки биоразнообразия или сходства экосистем, а в глубоком проникновении и экологической интерпретации предельных кибернетических законов потенциальной эффективности сложных систем.

Завершить этот обзор я хочу словами Шеннона из краткой заметки «Бандвагон»: «Что можно сделать, чтобы внести в сложившуюся ситуацию ноту умеренности? Во-первых, представителям различных наук следует ясно понимать, что основные положения теории информации касаются очень специфического направления исследования, направления, которое совершенно не обязательно должно оказаться плодотворным в психологии, экономике и в других социальных науках (к этому списку можно добавить биологию и экологию. – Г. Р.). <...> поиск путей применения теории информации в других областях не сводится к тривиальному переносу терминов из одной области науки в другую. Этот поиск осуществляется в длительном процессе выдвижения новых гипотез и их экспериментальной проверки. <...> Во-вторых, мы должны поддерживать образцовый порядок в своем собственном

доме. На понятия теории информации очень большой, даже, может быть, слишком большой спрос. <...> Только последовательно придерживаясь строго научной линии, мы сможем достичь реальных успехов в теории связи и укрепить свои позиции» (Шеннон, 1963, с. 668).

Библиография

- Адильбаев Т. Ш. Биосемиотика как наука: коды, знаки, логические конфликты и порождение смысла (сводный реферат) // МЕТОД: Московский ежегодник трудов из обществоведческих дисциплин. 2017. № 7. С. 190–203.
- Арманд А. Д. Информационные модели природных комплексов. М.: Наука, 1975. 126 с.
- Бауместер Д., Экерт А., Цайлингер А. Физика квантовой информации. М.: Постмаркет, 2002. 376 с.
- Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А. А. Никольского, В. В. Рожнова. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2013. 323 с.
- Бирюков Б. В. Кибернетика и методология науки. М.: Наука, 1974. 416 с.
- Блюменфельд Л. А. Информация, термодинамика и конструкция биологических систем // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 7. С. 88–92.
- Бриллюэн Л. Термодинамика – кибернетика – жизнь // Кибернетика – неограниченные возможности и возможные ограничения: современное состояние. М.: Наука, 1980. С. 8–27.
- Бухарин О. В., Лобакова Е. С., Немцева Н. В., Черкасов С. В. Ассоциативный симбиоз. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 264 с.
- Бухарин С. Н., Ковалев В. И., Малков С. Ю. О формализации понятия информационного поля // Информационные войны. 2009. № 4 (12). С. 2–9.
- Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Сов. радио, 1958. 216 с. (Wiener N. Cybernetics: Or Control and Communication in the Animal and the Machine. Paris: Hermann & Cie; Cambridge; Massachusetts: M.I.T. Press, 1948. 194 p.).
- Владимирова Э. Д. Коммуникативная составляющая информационных сигнальных полей лисицы // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2002. № 4 (26). С. 145–156.
- Владимирова Э. Д., Мозговой Д. П. Влияние следов жизнедеятельности лисицы обыкновенной на зимнюю экологию некоторых кунных // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. 2002. № 6/1 (46). С. 220–234.
- Волькенштейн М. В. Энтропия и информация. М.: Наука, 1986. 192 с.
- Воронцов Н. Н. Экологические кризисы в истории человечества // Соросовский образовательный журнал. 1999. № 10. С. 2–10.
- Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н. Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 115–124.
- Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2013. 370 с.
- Гиляров А. М. Информационная теория в экологии // Успехи современной биологии. 1967. Т. 64, № 4. С. 107–115.
- Глоссарий по информационному обществу / Под общ. ред. Ю. Е. Хохлова. М.: Институт развития информационного общества, 2009. 160 с.
- Гурвич А. Г. Теория биологического поля. М.: Сов. наука, 1944. 156 с.
- Ивченко Б. П., Мартыщенко Л. А. Информационная экология. Ч. 1. Оценка риска техногенных аварий и катастроф. Статистическая интерпретация экологического мониторинга. Моделирование и прогнозирование экологических ситуаций. СПб.: Нордмед-Издат, 1998. 208 с.
- Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции: Учебник для биол. спец. ун-тов. М.: Высш. шк., 1989. 591 с.
- Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б., Розенберг Г. С. Мультифрактальный анализ структуры биотических сообществ // Доклады РАН. 2003. Т. 389, № 2. С. 279–282.
- Князева Е. Н. Биосемиотика: истоки междисциплинарного направления // Вопросы философии. 2018. № 11. С. 86–98.
- Ковалева Е., Яковлев А. Экологические функции болотных экосистем (на примере острова Сахалин) // Экология и промышленность России. 2017. Т. 21, № 12. С. 32–37.
- Крапивин В. Ф. О теории живучести сложных систем. М.: Наука, 1978. 248 с.
- Крышень А. М. К методике изучения фитогенных полей деревьев // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 10. С. 133–142.
- Левич А. П. Понятие устойчивости в биологии (математические аспекты) // Человек и биосфера. Вып. 1. М.: МГУ, 1977. С. 138–174.
- Левич А. П. Информация как структура систем // Семиотика и информатика. 1978. Вып. 10. С. 116–132.

- Левич А. П. Семиотические структуры в экологии, или существует ли экологический код? // Человек и биосфера: экологический прогноз. Вып. 8. М.: МГУ, 1983. С. 68–77.
- Лысак В. В. Микробиология: Учеб. пособие. Минск: БГУ, 2007. 430 с.
- Малеина М. Н. Понятие и классификации геномной (генетической) информации // Lex Russica. 2020. Т. 73, № 7. С. 50–58.
- Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: Институт компьютерных исследований, 2002. 656 с.
- Мизинцева М. Ф., Королева Л. М., Бондарь В. В. Информационная экология. М.: Россельхозакадемия, 2000. 231 с.
- Михайловский Г. Е. Энтропия, информация и эволюция // Библиотека электронных публикаций. 2013. URL: http://www.chronos.msu.ru/old/RREPORTS/michailovsky_entropy.htm.
- Мозговой Д. П. Использование концепции информационного биологического поля в биогеоэкологических исследованиях // Вопросы лесной биогеоэкологии экологии и охраны природы в степной зоне: Межвед. сборник. Куйбышев: КГУ, 1980. С. 119–125.
- Мозговой Д. П. Информационно-знаковые поля и поведение млекопитающих: теория и практика // Вестник СамГУ. Естественнонаучная сер. 2005. № 2. С. 238–249.
- Мозговой Д. П., Владимирова Э. Д. Сигнальные поля и поведение животных в сигнально-информационной среде // Известия Самарского НЦ РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 207–215.
- Мозговой Д. П., Розенберг Г. С. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований: Учебное пособие. Самара: СамГУ, 1992. 119 с.
- Мозговой Д. П., Розенберг Г. С., Владимирова Э. Д. Информационные поля и поведение млекопитающих: Учебное пособие. Самара: Самарский ун-т, 1998. 92 с.
- Моисеев Н. Н. Современный рационализм. М.: МГВП КОКС, 1995. 376 с.
- Моисеев Н. Н. Системная организация биосферы и концепция коэволюции // Общественные науки и современность. 2000. № 2. С. 123–130.
- Моисеенко Т. И., Шаров А. Н., Вандыш О. И., Яковлев В. А., Лукин А. А. Изменения биоразнообразия поверхностных вод Севера в условиях закисления, евтрофирования и токсичного загрязнения // Водные ресурсы. 1999. № 4. С. 492–501.
- Моничев А. Я., Гелашвили Д. Б. Энтропия и информация: экологический аспект // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер.: Биология. 2001. № 1. С. 52–59.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Наумов Н. П. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журнал общей биологии. 1973. Т. 34, № 6. С. 808–817.
- Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестник АН СССР. 1975. № 2. С. 55–62.
- Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 93–110.
- Нейман Д. фон, Моргенштерн О. Теория игр и экономическое поведение. М.: Наука, 1970. 708 с.
- Никольский А. А. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоологический журнал. 2003. Т. 82, вып. 4. С. 443–449.
- Никольский А. А. Концепция биологического сигнального поля как раздел общей экологии // Биологическое сигнальное поле млекопитающих: Коллективная монография. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2013. С. 7–11.
- Оленина Т. Ю. Понятие экологической информации в российском законодательстве // Legal Concept (Правовая парадигма). 2018. Т. 17, № 2. С. 126–133.
- ООН. Конвенции и соглашения. 2021. URL: https://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/orhus.shtml (дата обращения: 10.09.2021).
- Павлов Д. С., Букварева Е. Н. Биоразнообразие, экосистемные функции и жизнеобеспечение человечества // Вестник РАН. 2007. Т. 77, № 11. С. 974–998.
- Патти Г. Замечания // На пути к теоретической биологии. Прологомены. М.: Мир, 1970. С. 177–179.
- Пахомова В. А. Понятие термина «информация» и его историческое развитие // Вестник ЮУрГУ. Сер.: Право. 2013. Т. 13, № 4. С. 59–64.
- Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биологических систем. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1982. С. 5–32.
- Пузаченко Ю. Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1, № 1. С. 25–38.
- Пузаченко Ю. Г., Пузаченко А. Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журнал общей биологии. 1996. Т. 57, № 1. С. 5–43.
- Резникова Ж. И., Рябко Б. Я. Язык муравьев и теория информации // Природа. 1988. № 6. С. 65–70.
- Резникова Ж. И., Рябко Б. Я. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 5. С. 601–609.
- Рожнов В. В. Место концепции опосредованной хемокоммуникации в теории биологического сиг-

- нального поля Н. П. Наумова // Биологическое сигнальное поле млекопитающих: Коллективная монография. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2013. С. 16–23.
- Розенберг Г. С. О моделях потенциальной эффективности экологических систем // Известия Самар. НЦ РАН. Спец. вып. "Проблемы современной экологии". 2003. Вып. 1. С. 34–43.
- Розенберг Г. С. Несколько слов об индексе разнообразия Симпсона // Самарская Лука: Бюллетень. 2007. Т. 16, № 3 (21). С. 581–584.
- Розенберг Г. С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюллетень. 2010. Т. 19, № 2. С. 4–25.
- Розенберг Г. С. Экология и кибернетика: по следам Маргалефа // Биосфера. 2011. Т. 3, № 4. С. 445–454.
- Розенберг Г. С. Введение в теоретическую экологию : В 2 т. Изд. 2-е. Тольятти: Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г. С. Комментарий переводчика статьи об общей теории экологии // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюллетень. 2021. Т. 30, № 4. С. 87–92.
- Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие) . Самара: СамНЦ РАН, 1999. 396 с.
- Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б. Информация и экология: некоторые мысли об информационных процессах в экосистемах // Вестник Волжского университета им. В. Н. Татищева. Серия «Экология». 2002. Вып. 2. С. 48–59.
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ . М.: Наука, 1978. 352 с.
- Социо-, эколого-экономическая оценка состояния территории / Под ред. С. В. Карелова, И. С. Белик. Екатеринбург: УрФУ, 2013. 258 с.
- Тарасенко Ф. П. К определению понятия «информация» в кибернетике // Вопросы философии. 1963. № 3. С. 80.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965. С. 251–254.
- Флейшман Б. С. Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем . М.: Сов. радио, 1971. 224 с.
- Флейшман Б. С. Стохастические модели сообществ // Океанология. Биология океана. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. Т. 2. С. 276–288.
- Флейшман Б. С. Основы системологии . М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
- Фрей Т. Э.-А. Некоторые аспекты фитоценотической значимости вида в растительном сообществе // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 8. С. 1073–1084.
- Хефлинг Г. Тревога в 2000 году: Бомбы замедленного действия на нашей планете . М.: Мысль, 1990. 270 с.
- Хургин В. М. Об определении понятия «информация» // Информационные ресурсы России. 2007. № 3 (97). С. 6–14.
- Шеннон К. Бандвагон // Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: Иностран. лит., 1963. С. 667–668. (Shannon C. The Bandwagon // IRE Transactions on Information Theory. 1956. Vol. 2, No 1. P. 3.)
- Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Розенберг Г. С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели . Тольятти: Кассандра, 2011. 255 с.
- Шкловский И. С. Вселенная, жизнь, разум . 6-е изд. М.: Наука, 1987. 320 с.
- Шурганова Г. В., Иудин Д. И., Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н. Мультифрактальный анализ видового разнообразия зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 294–309.
- Эвери Д. Теория информации и эволюция . М.; Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика: Институт компьютерных исследований, 2019. 252 с.
- Эрштейн Л. Б. Об определении понятия информации // Метафизика. 2018. № 3 (29). С. 21–30.
- Babikova Z., Gilbert L., Bruce T. J. A., Birkett M., Caulfield J. C., Woodcock C., Pickett J. A., Johnson D. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighboring plants of aphid attack // Ecol. Lett. 2013. Vol. 16. P. 835–843.
- Bateson G. Steps to an Ecology of Mind: Collected Essays in Anthropology, Psychiatry, Evolution, and Epistemology. Chicago: Univ. Press, 1972. 542 p. (Бейтсон Г. Шаги в направлении экологии разума. 2-е изд. М.: УРСС, 2005. 232 с.)
- Clausius R. Über eine veränderte Form des zweiten Hauptsatzes der mechanischen Wärmetheorie // Annalen der Physik und Chemie. 1854. Vol. 93, No 12. P. 481–506.
- Commoner B. The Closing Circle: Nature, Man, and Technology. N. Y.: Knopf., 1971. 326 p. (Коммонер Б. Замыкающийся круг. М.: Гидрометеиздат, 1974. 280 с.)
- Conway J. H., Sloane N. J. A. Sphere Packings, Lattices and Groups. 2nd ed. N. Y.: Springer-Verlag, 1993.

679 p.

- Coscieme L., Pulselli F. M., Jørgensen S. E., Bastianoni S., Marchettini N. Thermodynamics-based categorization of ecosystems in a socio-ecological context // *Ecol. Model.* 2013. Vol. 258. P. 1–8.
- Dall S. R., Giraldeau L. A., Olsson O., McNamara J. M., Stephens D. W. Information and its use by animals in evolutionary ecology // *Trends Ecol. Evol.* 2005. Vol. 20. P. 187–193.
- Davenport T. H., Prusak L. *Information Ecology: Mastering the Information and Knowledge Environment*. N. Y.: Oxford Univ. Press, 1997. 272 p.
- Davies P. C., Walker S. I. The hidden simplicity of biology // *Rep. Prog. Phys.* 2016. Vol. 79. P. 1–19.
- Dick S. J. *The Biological Universe: The Twentieth Century Extraterrestrial Life Debate and the Limits of Science*. Cambridge: Univ. Press, 1999. 578 p.
- Donaldson-Matasci M. C., Bergstrom C. T., Lachmann M. The fitness value of information // *Oikos*. 2010. Vol. 119. P. 219–230.
- Douglas A. E. *Symbiotic Interaction*. Oxford et al.: Oxford Univ. Press, 1994. 148 p.
- Emmeche C., Kull K. (Eds.). *Towards a Semiotic Biology: Life is the Action of Signs*. London: Imperial College Press, 2011. 304 p.
- Farnsworth K. D. Living is information processing: from molecules to global systems // *Acta Biotheor.* 2013. Vol. 61. P. 203–222.
- Fleishman B. S. Philosophy of systemology // *Cybernetica*. 1976. Vol. 19, No 4. P. 261–272.
- Frank S. A. Natural selection maximizes Fisher information // *J. Evol. Biol.* 2008. Vol. 22. P. 231–244.
- Frank S. A. Natural selection. V. How to read the fundamental equations of evolutionary change in terms of information theory // *J. Evol. Biol.* 2012. Vol. 25. P. 2377–2396.
- Frey T., Võhandu L. Uus meetod klassifikatsiooniühikute püstitamiseks // *ENSV TA Toimet. Biol. Seeria*. 1966. Nr. 4. Lk. 565–576.
- Fronhofer E. A., Nitsche N., Altermatt F. Information use shapes the dynamics of range expansions into environmental gradients // *Global Ecol. Biogeogr.* 2017. Vol. 26. P. 400–411.
- Gasyukov P. S., Kasatkina S. M. *Dynamic of the Krill Fishery in the Area 48 and Its Relation to Climate Variability and Changes in Fishing Technology*. Bremerhaven (Germany): Document CCAMLR WGEMM-13/25, 2013. 23 p.
- Gil M. A., Hein A. M., Spiegel O., Baskett M. L., Sih A. Social information links individual behavior to population and community dynamics // *Trends Ecol. Evol.* 2018. Vol. 33. P. 535–548.
- Gordon T. A. C., Harding H. R., Wong K. E., Merchant N. D., Meekan M. G., McCormick M. I., Radford A. N., Simpson S. D. Habitat degradation negatively affects auditory settlement behavior of coral reef fishes // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 2018. Vol. 115. P. 5193–5198.
- Harte J. *Maximum Entropy and Ecology. A Theory of Abundance, Distribution, and Energetics*. Oxford: Univ. Publ., 2011. 280 p.
- Holt R. The unraveling of Nature's information webs: the next depressing frontier in conservation? // *Israeli J. Ecol. Evol.* 2007. Vol. 53. P. 229–236.
- Krampe M. Phytosemiotics // *Semiotica*. 1981. Vol. 36, No 3/4. P. 187–209.
- Kull K. Biosemiotics in the twentieth century: A view from biology // *Semiotica*. 1999. Vol. 127, No 1/4. P. 385–414.
- Kull K. An introduction to phytosemiotics: Semiotic botany and vegetative sign systems // *Sign Systems Studies*. 2000. Vol. 28. P. 326–350.
- Kull K. Jakob von Uexküll: An introduction // *Semiotica*. 2001. Vol. 134, No 1/4. P. 1–59.
- Kull K. Zoosemiotics is the study of animal forms of knowing // *Semiotica*. 2014. Vol. 198. P. 47–60.
- Lee A. E. G., Ounsley J. P., Coulson T., Rowcliffe J. M., Cowlishaw G. Information use and resource competition: an integrative framework // *Proceedings of the Royal Society B*. 2016. Vol. 283, No 1825. P. 2015–2550.
- MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability // *Ecology*. 1955. Vol. 36. P. 533–536.
- MacArthur R. H. Species packing and what interspecies competition minimizes // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1969. Vol. 64, No 4. P. 1369–1375.
- MacArthur R. H. Species packing and competitive equilibrium for many species // *Theor. Popul. Biol.* 1970. Vol. 1, No 1. P. 1–11.
- Madden A. D. A definition of information // *Aslib Proceedings*. 2000. Vol. 52, No 9. P. 343–349.
- Margalef R. La teoria de la informació en ecologia // *Mem. Real. acad. cienc. y artes Barcelona*. 1957. Vol. 32. P. 373–449. (Margalef R. Information theory in ecology // *Gen. Syst.* 1958. Vol. 3. P. 36–71.)
- Margalef R. Communication of structure in plankton populations // *Limnology and Oceanography*. 1961. Vol. 6, No 2. P. 124–128.
- Margalef R. *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago: Univ. Press, 1968. 111 p. (Маргалёф Р. Перспективы в экологической теории. Тольятти: Кассандра, 2012. 122 с.)
- Munday P. L., Dixon D. L., Donelson J. M., Jones G. P., Pratchett M. S., Devitsina G. V., Døving K. B. Ocean

- acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 2009. Vol. 106. P. 1848–1852.
- Norton B. G., Ulanowicz R. Scale and biodiversity policy: a hierarchical approach // *Ambio*. 2017. Vol. 21. P. 244–249.
- O'Connor M. I., Pennell M. W., Altermatt F., Matthews B., Melián C. J., Gonzalez A. Principles of ecology revisited: integrating information and ecological theories for a more unified science // *Front. Ecol. Evol.* 2019. Vol. 7. Article 219. P. 1–20.
- Odum H. T. Self-organization, transformity, and information // *Science*. 1988. Vol. 242, No 4882. P. 1132–1139.
- Patten B. C. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect // *Ecology*. 1959. Vol. 40. P. 221–231.
- Patten B. C. Information processing behavior of a natural plankton community // *Amer. Biol. Teacher*. 1963. Vol. 25. P. 489–501.
- Scheiner S. M., Willig M. R. A general theory of ecology // *Theor. Ecol.* 2008. Vol. 1. P. 21–28. (Шайнер С. М., Виллиг М. Р. Общая теория экологии // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2021. Т. 30, № 4. С. 77–86.)
- Schmidt K. A., Dall S. R. X., van Gils J. A. The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions // *Oikos*. 2010. Vol. 119. P. 304–316.
- Schneider E. D., Kay J. J. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics // *Math. Comput. Modell.* 1994. Vol. 19. P. 25–48.
- Sebeok T. A. Zoosemiotics // *American Speech*. 1968. Vol. 43, No 2. P. 142–144.
- Sentis A., Ramon-Portugal F., Brodeur J., Hemptinne J.-L. The smell of change: warming affects species interactions mediated by chemical information // *Global Change Biol.* 2015. Vol. 21. P. 3586–3594.
- Simpson E. H. Measurement of diversity // *Nature*. 1949. Vol. 163. P. 688. (Симпсон Э. Х. Измерение разнообразия // Самарская Лука: Бюллетень. 2007. Т. 17, № 3 (21). С. 585–587.)
- Turovski A. On the zoosemiotics of health and disease // *Sign Systems Studies*. 2002. Vol. 30, No 1. P. 213–219.
- Ulanowicz R. E. Information theory in ecology // *Computers and Chemistry*. 2002. Vol. 25. P. 393–399.
- Ulanowicz R. E., Goerner S. J., Lietaer B., Gomez R. Quantifying sustainability: resilience, efficiency and the return of information theory // *Ecol. Complex.* 2009. Vol. 6. P. 27–36.
- Ulanowicz R. E., Jørgensen S. E., Fath B. D. Exergy, information and aggradation: an ecosystems reconciliation // *Ecol. Modell.* 2006. Vol. 198. P. 520–524.
- Wagner A. Information theory, evolutionary innovations and evolvability // *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biol. Sci.* 2017. Vol. 372. P. 416–418.
- Walker S. I., Davies P. C. W., Ellis G. F. R. (Eds). *From Matter to Life: Information and Causality*. Cambridge: Univ. Press, 2017. 494 p.
- Walker S. I., Kim H., Davies P. C. The informational architecture of the cell // *Transactions of the Royal Society. A*. 2016. Vol. 374. P. 1–21.
- Wicken J. S. Entropy and Information: suggestions for common language // *Philos. Sci.* 1987. Vol. 54. P. 176–193.

Благодарности

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа финансировалась из средств федерального бюджета в рамках выполнения государственного задания Самарского ФИЦ РАН – Институт экологии Волжского бассейна РАН.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии какого-либо конфликта интересов и собственной финансовой заинтересованности при подготовке данной статьи.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

THEORETICAL ECOLOGY AND INFORMATION THEORY: SOME UNIFYING PRINCIPLES

ROZENBERG
Gennady Samuilovich

*D.Sc., Institute of ecology of Volga basine of RAS,
genarozenberg@yandex.ru*

Keywords:
ecology
biosemiotics
syntactic and semiotic
information
information-sign field

Summary: The article discusses a number of concepts, quantities and laws that came to ecology from physics and informatics, and became widespread due to their deep semantic content. Although the importance of information processes for the realization of ecological functions is widely recognized today, the fundamental principles of information theory are not sufficiently reflected in theoretical ecology. The review is structured around a number of questions about the role that information can play in ecological systems. At the same time, two aspects of information that reflect its dual role are discussed: syntactic information (processes that encode, filter and process information stored in an ecological structure) and semiotic information (related to structures and their context). As a result, ecological objects are presented as open thermodynamic systems that receive information and non-entropic «resupply» from the outside to organize their own structure.

Reviewer: V. N. Yakimov

Received on: 05 November 2020

Published on: 16 December 2020

References

- Scheiner S. M., Willig M. R. A general theory of ecology, *Theor. Ecol.* 2008. Vol. 1. P. 21–28. (Shayner P. M., Villig M. R. *Obschaya teoriya ekologii*, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2021. T. 30, No. 4. P. 77–86.)
- Adil'baev T. Sh. Biosemiotics as a science: codes, signs, logical conflicts and the generation of meaning (summary abstract), *METHOD: Moskovskiy ezhegodnik trudov iz obschestvovedcheskih disciplin.* 2017. No. 7. P. 190–203.
- Armand A. D. *Information models of natural complexes*. M.: Nauka, 1975. 126 p.
- Babikova Z., Gilbert L., Bruce T. J. A., Birkett M., Caulfield J. C., Woodcock C., Pickett J. A., Johnson D. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighboring plants of aphid attack, *Ecol. Lett.* 2013. Vol. 16. P. 835–843.
- Bateson G. *Steps to an Ecology of Mind: Collected Essays in Anthropology, Psychiatry, Evolution, and Epistemology*. Chicago: Univ. Press, 1972. 542 p. (Beytson G. *Shagi v napravlenii ekologii razuma*. 2-e izd. M.: URSS, 2005. 232 c.)
- Baumester D. Ekert A. Caylinger A. *Physics of quantum information*. M.: Postmarket, 2002. 376 p.
- Biological sign fields of mammals, *Pod red. A. A. Nikol'skogo, V. V. Rozhnova*. M.: Tov-vo nauch. izdaniy KMK, 2013. 323 p.
- Biryukov B. V. *Cybernetics and science methodology*. M.: Nauka, 1974. 416 p.
- Blyumenfel'd L. A. Information, thermodynamics and design of biological systems, *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*. 1996. No. 7. P. 88–92.
- Brillyuen L. Thermodynamics – cybernetics – life, *Kibernetika – neogranichennye vozmozhnosti i vozmozhnye ogranicheniya: sovremennoe sostoyanie*. M.: Nauka, 1980. P. 8–27.
- Buharin O. V. Lobakova E. S. Nemceva N. V. Cherkasov S. V. *Associative symbiosis*. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007. 264 p.
- Buharin S. N. Kovalev V. I. Malkov S. Yu. On the formalization of the concept of the information field, *Informacionnye voyny*. 2009. No. 4 (12). P. 2–9.
- Clausius R. Über eine veränderte Form des zweiten Hauptsatzes der mechanischen Wärmetheoriein, *Annalen der Physik und Chemie*. 1854. Vol. 93, No 12. P. 481–506.
- Commoner B. *The Closing Circle: Nature, Man, and Technology*. N. Y.: Knopf., 1971. 326 p. (Kommoner B. *Zamykayuschiysya krug*. M.: Gidrometeoizdat, 1974. 280 p.).
- Conway J. H., Sloane N. J. A. *Sphere Packings, Lattices and Groups*. 2nd ed. N. Y.: Springer-Verlag, 1993. 679 p.
- Coscieme L., Pulselli F. M., Jørgensen S. E., Bastianoni S., Marchettini N. Thermodynamics-based categorization of ecosystems in a socio-ecological context, *Ecol. Model.* 2013. Vol. 258. P. 1–8.

- Dall S. R., Giraldeau L. A., Olsson O., McNamara J. M., Stephens D. W. Information and its use by animals in evolutionary ecology, *Trends Ecol. Evol.* 2005. Vol. 20. P. 187–193.
- Davenport T. H., Prusak L. *Information Ecology: Mastering the Information and Knowledge Environment*. N. Y.: Oxford Univ. Press, 1997. 272 p.
- Davies P. C., Walker S. I. The hidden simplicity of biology, *Rep. Prog. Phys.* 2016. Vol. 79. P. 1–19.
- Dick S. J. *The Biological Universe: The Twentieth Century Extraterrestrial Life Debate and the Limits of Science*. Cambridge: Univ. Press, 1999. 578 r.
- Donaldson-Matasci M. C., Bergstrom C. T., Lachmann M. The fitness value of information, *Oikos*. 2010. Vol. 119. P. 219–230.
- Douglas A. E. *Symbiotic Interaction*. Oxford et al.: Oxford Univ. Press, 1994. 148 p.
- Emmeche C., Kull K. (Eds.). *Towards a Semiotic Biology: Life is the Action of Signs*. London: Imperial College Press, 2011. 304 p.
- Ershteyn L. B. About the definition of the concept of information, *Metafizika*. 2018. No. 3 (29). P. 21–30.
- Everi D. *Information theory and evolution*. M.; Izhevsk: *Regulyarnaya i haoticheskaya dinamika: Institut komp'yuternyh issledovaniy*, 2019. 252 c.
- Farnsworth K. D. Living is information processing: from molecules to global systems, *Acta Biotheor.* 2013. Vol. 61. P. 203–222.
- Fleishman B. S. *Philosophy of systemology*, *Cybernetica*. 1976. Vol. 19, No 4. P. 261–272.
- Fleyshman B. S. *Basics of systemology*. M.: *Radio i svyaz'*, 1982. 368 p.
- Fleyshman B. S. *Elements of the theory of potential efficiency of complex systems*. M.: *Sov. radio*, 1971. 224 p.
- Fleyshman B. S. *Stochastic community models*, *Okeanologiya. Biologiya okeana. Biologicheskaya produktivnost' okeana*. M.: *Nauka*, 1977. T. 2. P. 276–288.
- Frank S. A. Natural selection maximizes Fisher information, *J. Evol. Biol.* 2008. Vol. 22. P. 231–244.
- Frank S. A. Natural selection. V. How to read the fundamental equations of evolutionary change in terms of information theory, *J. Evol. Biol.* 2012. Vol. 25. P. 2377–2396.
- Frey T. E. Some aspects of the phytocenotic significance of the species in the plant community, *Botanicheskiy zhurnal*. 1966. T. 51, No. 8. P. 1073–1084.
- Frey T., Vöhandu L. Uus meetod klassifikatsiooniühikute püstitamiseks, *ENSV TA Toimet. Biol. Seeria*. 1966. Nr. 4. Lk. 565–576.
- Fronhofer E. A., Nitsche N., Altermatt F. Information use shapes the dynamics of range expansions into environmental gradients, *Global Ecol. Biogeogr.* 2017. Vol. 26. P. 400–411.
- Gasyukov P. S., Kasatkina S. M. Dynamic of the Krill Fishery in the Area 48 and Its Relation to Climate Variability and Changes in Fishing Technology. Bremerhaven (Germany): Document CCAMLR WGEMM-13/25, 2013. 23 p.
- Gelashvili D. B., Iudin D. I., Rozenberg G. S., Yakimov V. N., Solncev L. A. *Fractals and multifractals in bioecology*. N. Novgorod: *Izd-vo Nizhegorod. gop. un-ta*, 2013. 370 p.
- Gelashvili D. B., Iudin D. I., Rozenberg G. S., Yakimov V. N. The power nature of the accumulation of species richness as a manifestation of the fractal structure of biocenosis, *Zhurnal obschey biologii*. 2007. T. 68, No. 2. P. 115–124.
- Gil M. A., Hein A. M., Spiegel O., Baskett M. L., Sih A. Social information links individual behavior to population and community dynamics, *Trends Ecol. Evol.* 2018. Vol. 33. P. 535–548.
- Gilyarov A. M. *Information theory in ecology*, *Uspehi sovremennoy biologii*. 1967. T. 64, No. 4. P. 107–115.
- Glossary on the information society, *Pod obsch. red. Yu. E. Hohlova*. M.: *Institut razvitiya informacionnogo obschestva*, 2009. 160 p.
- Gordon T. A. C., Harding H. R., Wong K. E., Merchant N. D., Meekan M. G., McCormick M. I., Radford A. N., Simpson S. D. Habitat degradation negatively affects auditory settlement behavior of coral reef fishes, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 2018. Vol. 115. P. 5193–5198.
- Gurvich A. G. *Theory of biological field*. M.: *Sov. nauka*, 1944. 156 p.
- Harte J. *Maximum Entropy and Ecology. A Theory of Abundance, Distribution, and Energetics*. Oxford: Univ. Publ., 2011. 280 p.
- Hefling G. *Alarm in 2000: Time bombs on our planet*. M.: *Mysl'*, 1990. 270 c.
- Holt R. The unraveling of Nature's information webs: the next depressing frontier in conservation?, *Israeli J. Ecol. Evol.* 2007. Vol. 53. P. 229–236.
- Hurgin V. M. About the definition of «information», *Informacionnye resursy Rossii*. 2007. No. 3 (97). C. 6–14.
- Iudin D. I., Gelashvili D. B., Rozenberg G. S. Multifractal analysis of the structure of biotic communities, *Doklady RAN*. 2003. T. 389, No. 2. P. 279–282.
- Ivchenko B. P., Martyschenko L. A. *Information ecology. Part 1. Assessment of the risk of man-made accidents and catastrophes. Statistical interpretation of environmental monitoring. Modeling and forecasting of environmental situations*. SPb.: *Nordmed-Izdat*, 1998. 208 p.
- Knyazeva E. N. *Biosemiotics: the origins of the interdisciplinary direction*, *Voprosy filosofii*. 2018. No.

11. P. 86–98.

- Kovaleva E. Yakovlev A. Ecological functions of swamp ecosystems (on the example of Sakhalin Island), *Ekologiya i promyshlennost' Rossii*. 2017. T. 21, No. 12. P. 32–37.
- Krampen M. Phytosemiotics, *Semiotica*. 1981. Vol. 36, No 3/4. P. 187–209.
- Krapivin V. F. On the theory of survivability of complex systems. M.: Nauka, 1978. 248 p.
- Kryshen' A. M. On the methodology of studying phytogenic fields of trees, *Botanicheskiy zhurnal*. 1998. T. 83, No. 10. P. 133–142.
- Kull K. An introduction to phytosemiotics: Semiotic botany and vegetative sign systems, *Sign Systems Studies*. 2000. Vol. 28. P. 326–350.
- Kull K. Biosemiotics in the twentieth century: A view from biology, *Semiotica*. 1999. Vol. 127, No 1/4. P. 385–414.
- Kull K. Jakob von Uexküll: An introduction, *Semiotica*. 2001. Vol. 134, No 1/4. P. 1–59.
- Kull K. Zoosemiotics is the study of animal forms of knowing, *Semiotica*. 2014. Vol. 198. P. 47–60.
- Lee A. E. G., Ounsley J. P., Coulson T., Rowcliffe J. M., Cowlishaw G. Information use and resource competition: an integrative framework, *Proceedings of the Royal Society B*. 2016. Vol. 283, No 1825. P. 2015–2550.
- Levich A. P. Information as a system structure, *Semiotika i informatika*. 1978. Vyp. 10. P. 116–132.
- Levich A. P. Semiotic structures in ecology, or is there an ecological code?, *Chelovek i biosfera: ekologicheskii prognoz*. Vyp. 8. M.: MGU, 1983. P. 68–77.
- Levich A. P. The concept of stability in biology (mathematical aspects), *Chelovek i biosfera*. Vyp. 1. M.: MGU, 1977. P. 138–174.
- Lysak V. V. Microbiology: Study guide. Minsk: BGU, 2007. 430 p.
- MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability, *Ecology*. 1955. Vol. 36. P. 533–536.
- MacArthur R. H. Species packing and competitive equilibrium for many species, *Theor. Popul. Biol.* 1970. Vol. 1, No 1. P. 1–11.
- MacArthur R. N. Species packing and what interspecies competition minimizes, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1969. Vol. 64, No 4. P. 1369–1375.
- Madden A. D. A definition of information, *Aslib Proceedings*. 2000. Vol. 52, No 9. P. 343–349.
- Maleina M. N. The concept and classification of genomic (genetic) information, *Lex Russica*. 2020. T. 73, No. 7. P. 50–58.
- Mandel'brot B. Fractal geometry of nature. M.: Institut komp'yuternyh issledovaniy, 2002. 656 p.
- Margalef R. Communication of structure in plankton populations, *Limnology and Oceanography*. 1961. Vol. 6, No 2. P. 124–128.
- Margalef R. La teoria de la informacion en ecologia, *Mem. Real. acad. cienc. y artes Barcelona*. 1957. Vol. 32. P. 373–449. (Margalef R. Information theory in ecology, *Gen. Syst.* 1958. Vol. 3. P. 36–71.)
- Margalef R. Perspectives in Ecological Theory. Chicago: Univ. Press, 1968. 111 r. (Margalef R. Perspektivy v ekologicheskoy teorii. Tol'yatti: Kassandra, 2012. 122 p.)
- Megarran E. Ecological diversity and its measurement. M.: Mir, 1992. 184 p.
- Mihaylovskiy G. E. Entropy, information and evolution, *Biblioteka elektronnykh publikatsiy*. 2013. URL: http://www.chronos.msu.ru/old/RREPORTS/michailovsky_entropy.htm.
- Mizinceva M. F. Koroleva L. M. Bondar' V. V. Information ecology. M.: Rossel'hozacademiya, 2000. 231 p.
- Moiseenko T. I. Sharov A. N. Vandysh O. I. Yakovlev V. A. Lukin A. A. Changes in the biodiversity of the surface waters of the North under conditions of acidification, eutrophication and toxic pollution, *Vodnye resursy*. 1999. No. 4. P. 492–501.
- Moiseev H. H. The systemic organization of the biosphere and the concept of coevolution, *Obschestvennyye nauki i sovremennost'*. 2000. No. 2. P. 123–130.
- Moiseev N. N. Modern rationalism. M.: MGVP KOKS, 1995. 376 p.
- Monichev A. Ya. Gelashvili D. B. Entropy and information; ecological aspect, *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo*. Ser.: Biologiya. 2001. No. 1. P. 52–59.
- Mozgovoy D. P. Rozenberg G. S. Vladimirova E. D. Information fields and mammalian behavior: Study guide. Samara: Samarskiy un-t, 1998. 92 p.
- Mozgovoy D. P. Rozenberg G. S. Signal biological field of mammals: theory and practice of field research. Samara: SamGU, 1992. 119 p.
- Mozgovoy D. P. Vladimirova E. D. Signal fields and animal behavior in the signal-information environment, *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. 2002. T. 4, No. 2. P. 207–215.
- Mozgovoy D. P. Information-sign fields and mammalian behavior: theory and practice, *Vestnik SamGU. Estestvennonauchnaya ser.* 2005. No. 2. P. 238–249.
- Mozgovoy D. P. Using the concept of the informational biological field in biogeocenotic research, *Voprosy lesnoy biogeocenologii ekologii i ohrany prirody v stepnoy zone: Mezhd. sbornik*. Kuybyshev: KGU, 1980. P. 119–125.

- Munday P. L., Dixon D. L., Donelson J. M., Jones G. P., Pratchett M. S., Devitsina G. V., Døvingd K. B. Ocean acidification impairs olfactory discrimination and homing ability of a marine fish, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 2009. Vol. 106. P. 1848–1852.
- Naumov N. P. Biological (signal) fields and their significance in mammalian life, *Uspehi sovremennoy teriologii*. M.: Nauka, 1977. P. 93–110.
- Naumov N. P. Biological (signal) fields and their significance in mammalian life, *Vestnik AN SSSR*. 1975. No. 2. P. 55–62.
- Naumov N. P. Signal (biological) fields and their values for animals, *Zhurnal obschey biologii*. 1973. T. 34, No. 6. P. 808–817.
- Neyman D. Morgenshtern O. Game theory and economic behavior. M.: Nauka, 1970. 708 p.
- Nikol'skiy A. A. Ecological aspects of the concept of the biological signal field of mammals, *Zoologicheskii zhurnal*. 2003. T. 82, vyp. 4. C. 443–449.
- Nikol'skiy A. A. The concept of a biological signal field as a section of general ecology, *Biologicheskoe signal'noe pole mlekopitayuschiy: Kollektivnaya monografiya*. M.: Tov-vo nauch. izdaniy KMK, 2013. P. 7–11.
- Norton B. G., Ulanowicz R. Scale and biodiversity policy: a hierarchical approach, *Ambio*. 2017. Vol. 21. P. 244–249.
- O'Connor M. I., Pennell M. W., Altermatt F., Matthews B., Melián C. J., Gonzalez A. Principles of ecology revisited: integrating information and ecological theories for a more unified science, *Front. Ecol. Evol.* 2019. Vol. 7. Article 219. P. 1–20.
- ON. UN. Conventions and agreements. 2021. URL: https://www.un.org/ru/documents/decl_conv/conventions/orhus.shtml (data obrascheniya: 10.09.2021).
- Odum H. T. Self-organization, transformity, and information, *Science*. 1988. Vol. 242, No 4882. P. 1132–1139.
- Olenina T. Yu. The concept of environmental information in Russian legislation, *Legal Concept (Pravovaya paradigma)*. 2018. T. 17, No. 2. P. 126–133.
- Pahomova V. A. The concept of the term «information» and its historical development, *Vestnik YuUrGU. Ser.: Pravo*. 2013. T. 13, No. 4. P. 59–64.
- Patten B. C. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect, *Ecology*. 1959. Vol. 40. P. 221–231.
- Patten B. C. Information processing behavior of a natural plankton community, *Amer. Biol. Teacher*. 1963. Vol. 25. P. 489–501.
- Patti G. Remarks, *Na puti k teoreticheskoy biologii. Prolegomeny*. M.: Mir, 1970. P. 177–179.
- Pavlov D. S. Bukhareva E. N. Biodiversity, ecosystem functions and human life support, *Vestnik RAN*. 2007. T. 77, No. 11. P. 974–998.
- Puzachenko Yu. G. Puzachenko A. Yu. Semantic aspects of biodiversity, *Zhurnal obschey biologii*. 1996. T. 57, No. 1. P. 5–43.
- Puzachenko Yu. G. Biological diversity in the biosphere: systemological and semantic analysis, *Biosfera*. 2009. T. 1, No. 1. P. 25–38.
- Puzachenko Yu. G. Biological diversity, sustainability and functioning, *Problemy ustoychivosti biologicheskikh sistem*. M.: IEMEZH AN SSSR, 1982. P. 5–32.
- Reznikova Zh. I. Ryabko B. Ya. Ant language and information theory, *Priroda*. 1988. No. 6. P. 65–70.
- Reznikova Zh. I. Ryabko B. Ya. Information-theoretical analysis of the «language» of ants, *Zhurnal obschey biologii*. 1990. T. 51, No. 5. P. 601–609.
- Rozenberg G. S. Mozgovoy D. P. Gelashvili D. B. Elements of theoretical constructions of modern ecology (Textbook). Samara: SamNC RAN, 1999. 396 p.
- Rozenberg G. S. Mozgovoy D. P. Gelashvili D. B. Information and ecology: some thoughts on information processes in ecosystems, *Vestnik Volzhskogo universiteta im. V. N. Tatischeva. Seriya «Ekologiya»*. 2002. Vyp. 2. P. 48–59.
- Rozenberg G. S. A few words about the Simpson Diversity Index, *Samarskaya Luka: Byulleten'*. 2007. T. 16, No. 3 (21). P. 581–584.
- Rozenberg G. S. Ecology and cybernetics: in the footsteps of Margalef, *Biosfera*. 2011. T. 3, No. 4. P. 445–454.
- Rozenberg G. S. Information index and diversity: Boltzmann, Kotelnikov, Shannon, Weaver..., *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii: Byulleten'*. 2010. T. 19, No. 2. P. 4–25.
- Rozenberg G. S. Introduction to theoretical Ecology: V 2 t. Izd. 2-e. Tol'yatti: Kassandra, 2013. T. 1. 565 p.; T. 2. 445 p.
- Rozenberg G. S. On models of potential efficiency of ecological systems, *Izvestiya Samar. NC RAN. Spec. vyp. «Problemy sovremennoy ekologii»*. 2003. Vyp. 1. P. 34–43.
- Rozenberg G. S. Translator's comment of the article on the general theory of ecology, *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii: Byulleten'*. 2021. T. 30, No. 4. P. 87–92.
- Rozhnov V. V. The place of the concept of mediated chemocommunication in the theory of the biological

- signal field N. P. Naumova, Biologicheskoe signal'noe pole mlekopitayuschih: Kollektivnaya monografiya. M.: Tov-vo nauch. izdaniy KMK, 2013. P. 16–23.
- Schmidt K. A., Dall S. R. X., van Gils J. A. The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions, *Oikos*. 2010. Vol. 119. P. 304–316.
- Schneider E. D., Kay J. J. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics, *Math. Comput. Modell.* 1994. Vol. 19. P. 25–48.
- Sebeok T. A. Zoosemiotics, *American Speech*. 1968. Vol. 43, No 2. P. 142–144.
- Sentis A., Ramon-Portugal F., Brodeur J., Hemptinne J, L. The smell of change: warming affects species interactions mediated by chemical information, *Global Change Biol.* 2015. Vol. 21. P. 3586–3594.
- Shennon K. The Bandwagon, Shennon K. Raboty po teorii informacii i kibernetike. M.: Inostr. lit., 1963. P. 667–668. (Shannon C. The Bandwagon, *IRE Transactions on Information Theory*. 1956. Vol. 2, No 1. P. 3.)
- Shitikov V. K. Zinchenko T. D. Rozenberg G. S. Macroecology of river communities: concepts, methods, models. Tol'yatti: Kassandra, 2011. 255 p.
- Shklovskiy I. S. The universe, life, mind. 6-e izd. M.: Nauka, 1987. 320 p.
- Shurganova G. V. Iudin D. I. Gelashvili D. B. Yakimov V. N. Multifractal analysis of the species diversity of zooplanktocenoses of Cheboksary reservoir, *Aktual'nye problemy racional'nogo ispol'zovaniya biologicheskikh resursov vodohranilisch*. Rybinsk: Rybinskiy dom pechati, 2005. P. 294–309.
- Simpson E. H. Measurement of diversity, *Nature*. 1949. Vol. 163. P. 688. (Simpson E. H. Izmerenie raznoobraziya, *Samarskaya Luka: Byulleten'*. 2007. T. 17, No. 3 (21). P. 585–587.)
- Socio-, ecological-economic assessment of the state of the territory, Pod red. P. V. Karel'ova, I. P. Belik. Ekaterinburg: UrFU, 2013. 258 p.
- Svirezhev Yu. M. Logofet D. O. Sustainability of biological communities. M.: Nauka, 1978. 352 p.
- Tarasenko F. P. On the definition of the concept of «information» in cybernetics, *Voprosy filosofii*. 1963. No. 3. P. 80.
- Turovski A. On the zoosemiotics of health and disease, *Sign Systems Studies*. 2002. Vol. 30, No 1. P. 213–219.
- Ulanowicz R. E. Information theory in ecology, *Computers and Chemistry*. 2002. Vol. 25. P. 393–399.
- Ulanowicz R. E., Goerner S. J., Lietaer B., Gomez R. Quantifying sustainability: resilience, efficiency and the return of information theory, *Ecol. Complex.* 2009. Vol. 6. P. 27–36.
- Ulanowicz R. E., Jørgensen S. E., Fath B. D. Exergy, information and aggradation: an ecosystems reconciliation, *Ecol. Modell.* 2006. Vol. 198. P. 520–524.
- Uranov A. A. Phytogenic field, *Problemy sovremennoy botaniki*. T. 1. M.; L.: Nauka, 1965. P. 251–254.
- Vechtomov S. G. Genetics with the basics of breeding. M.: Vyssh. shk., 1989. 591 p.
- Viner N. Kibernetika, ili upravlenie i svyaz' v zhivotnom i mashine. M.: Sov. radio, 1958. 216 p. (Wiener N. *Cybernetics: Or Control and Communication in the Animal and the Machine*. Paris: Hermann & Cie; Cambridge; Massachusetts: M.I.T. Press, 1948. 194 p.).
- Vladimirova E. D. Mozhgovoy D. P. The influence of traces of the life activity of the common fox on the winter ecology of some martens, *Vestnik SamGU. Estestvennonauchnaya seriya*. 2002. No. 6/1 (46). P. 220–234.
- Vladimirova E. D. Kommunikativnaya sostavlyayushchaya informacionnyh signal'nyh poley lisicy, *Vestnik SamGU. Estestvennonauchnaya seriya*. 2002. No. 4 (26). P. 145–156.
- Vol'kenshteyn M. V. Entropy and information. M.: Nauka, 1986. 192 p.
- Vorontsov N. N. Ecological crises in the history of mankind, *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*. 1999. No. 10. P. 2–10.
- Wagner A. Information theory, evolutionary innovations and evolvability, *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biol. Sci.* 2017. Vol. 372. P. 416–418.
- Walker S. I., Davies P. P. W., Ellis G. F. R. (Eds). *From Matter to Life: Information and Causality*. Cambridge: Univ. Press, 2017. 494 p.
- Walker S. I., Kim H., Davies P. C. The informational architecture of the cell, *Transactions of the Royal Society. A*. 2016. Vol. 374. P. 1–21.
- Wicken J. S. Entropy and Information: suggestions for common language, *Philos. Sci.* 1987. Vol. 54. P. 176–193.



УДК 593.11

РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ (RHIZOPODA, TESTACEA) В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»

ВАЛДАЕВА
Елена Викторовна

Бакалавриат, Петрозаводский государственный университет,
elenvaldv@gmail.com

ЛЯБЗИНА
Светлана Николаевна

д. б. н., Петрозаводский государственный университет,
slyabzina@petrsu.ru

Ключевые слова:

Testacea
раковинные амебы
видовой состав
структура
доминирования
сезонная динамика
почвы
лесные биоценозы

Аннотация: Сообщества раковинных амеб (Rhizopoda, Testacea) изучали в почвенных биогеоценозах заповедника «Кивач». В пяти исследуемых биотопах (осинник разнотравно-злаковый, сосняк брусничный и лишайниковый, ельник хвощево-сфагновый и черничный) обнаружено 40 видов тестацей, принадлежащих к 17 родам. Структуру населения простейших рассматривали в гумусовом слое. Наибольшее видовое и количественное разнообразие тестацей отмечено в сосновых биогеоценозах и представлено видами *Assulina muscorum*, *Euglypha ciliata* var. *glabra*, *Euglypha laevis*, *Nebela tincta*, *Trigonopyxis minuta*. Компонентный анализ установил две значимые компоненты: первая определяет виды, которые являются доминантами и встречаются во многих исследуемых биотопах (*Cyclopyxis eurystoma*, *C. eurystoma* v. *parvula*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema complanatum*, *T. lineare*), вторая компонента определяет сообщество раковинных амеб, которые встречаются в почвах осинника и еловых биоценозов (*Archerella flavum*, *Centropyxis aerophila*, *Centropyxis sylvatica*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cyclopyxis kahli*, *Cyclopyxis ambigua*, *Heleopera sylvatica*, *Plagiopyxis callida*). Для некоторых видов раковинных амеб выявлена сезонная динамика активности: в летний период в массе встречаются тестацей *T. lineare* и *S. humicola* с пиком активности в середине июля, а виды *Trigonopyxis minuta* и *Plagiopyxis labiata* увеличивают свою численность в начале осени.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 25 ноября 2021 года

Подписана к печати: 25 декабря 2021 года

Введение

Раковинные амебы – простейшие микроорганизмы, которые имеют широкое распространение и играют важную роль в формировании почвенного покрова, участвуя в круговоротах биогенных элементов, таких как азот, фосфор, углерод (Bobrov, 2019). В лесах тестацей представляют собой неотъемлемую часть почвенного микромира. Эти организмы имеют высокую чувствительность к изменению некоторых условий среды обитания. Их разнообразие и численность во многом зависят от ряда фак-

торов: физических и химических свойств почв, антропогенного воздействия, влажности (Creevy et al., 2018; Кошкарлова, Гренадерова, 2018; Надпорожская и др., 2020; Carballeira, Pontevedra-Pombal, 2021; Malchik et al., 2021). Особое влияние на сообщество тестацей оказывает структура древостоя. По данным И. В. Клюкиной и др. (2018), наиболее заселена простейшими ризосфера, где происходит контакт живых организмов с корневой системой и органами растения, находящимися в почве. Вблизи корней березы в светло-серых лесных почвах было выявле-

но 8 видов тестаей, и максимальная их численность регистрировалась на расстоянии от 20 до 60 см от корневой шейки дерева. Например, высокая плотность вида *Phryganella acropodia* отмечена на расстоянии 40 см от корневой шейки и составляет 89203 экз./г сухой почвы, а на расстоянии 80 см отмечается резкое снижение его численности до 58870 экз./г. Аналогичное уменьшение численности с расстоянием выявлено и по отношению к простейшим, обнаруженным в подкроновой зоне хвойных пород (сосна и ель), при этом для некоторых видов наблюдается элиминация (Кулюкина и др., 2016). Обилие тестаей во всех случаях вблизи корней связано с тем, что в этой части сконцентрировано наибольшее количество питательных веществ и влажности.

В настоящее время активно ведется изучение разнообразия сообщества раковинных амеб и в лесных естественных экосистемах в Средней и Западной Сибири (Булатова, 2010; Кулюкина и др., 2016, 2018; Кошкарлова, Гренадерова, 2018). Изучение раковинных амеб на заповедных территориях является важным для мониторинга и оценки состояния почвенного покрова в этих зонах (Комаров, 2017; Малышева, Мазей, 2017 и др.).

Исследование посвящено выявлению видового состава тестаей, структуры доминирования, сезонной динамики и общности между биотопами. Работу выполняли в заповеднике «Кивач», который является первой особо охраняемой природной территорией, созданной на севере. Возраст хвойных насаждений в заповеднике составляет 180–300 лет (Особо охраняемые..., 2017).

Материалы

Исследование проводили на территории заповедника «Кивач» (62°16' с. ш. 33°58' в. д.) в пяти типах биотопов: осиннике разнотравно-злаковом, сосняке брусничном и лишайниковом, ельнике хвощево-сфагновом и черничном (рис. 1). Пробы почв отбирались в вегетационный период с июня по сентябрь в течение двух лет (2020–2021 гг.).

Почвы заповедника представлены подзолистыми, перегнойно-глеевыми, торфяными и с бурым профилем типами, которые различны по своим физико-химическим и гидротермическим свойствам и определяют разнообразие биотопов с их растительным покровом (Федорец и др., 2006; Бахмет, 2017). На склонах возвышенностей данной

территории наиболее часто встречаются сосновые леса (41 % лесной площади), сформированные на иллювиально-железистых, иллювиально-гумусово-железистых песчаных подзолах. Для еловых лесов, занимающих 30 % от всех лесных ценозов, характерны глинистые элювиальные и торфянистые почвы. Лиственные леса с преобладанием березы расположены на подзолистых и глинистых почвах и занимают около 24 % от общей площади лесов заповедника.

Сбор почвенных образцов проводился на одних и тех же участках в течение всего периода исследования. Подбирались места отбора почв на расстоянии 60–80 см от корневой шейки дерева. Раковинных амеб изучали в гомогенизированном слое почвы. Почвенные пробы изымали из гумусового горизонта (перегнойно-аккумулятивный, A_1) на глубине 10–20 см, который характеризуется смесью частично разложившейся органики. Подстилку (свежеопавшая хвоя и разлагающиеся животные остатки) предварительно снимали. Раковинных амеб выделяли по методике А. А. Рахлеевой, Г. А. Коргановой (2005). Проба готовилась из всей гомогенизированной навески отобранного слоя. Образцы почв (5 г) помещали в колбу и заливали водой (150–200 мл), оставляя на несколько часов для размокания частиц. Затем эту взвесь взбалтывали, фильтровали через сито с ячейками 0.8 мм и отстаивали в течение нескольких часов. Образующуюся надосадочную жидкость сливали, а оставшееся количество фильтрата переносили в градуированную емкость и снова давали отстояться. Суспензию окрашивали кармином в течение суток и фиксировали формалином. С каждой пробы просматривалось не менее десяти препаратов при минимальном количестве 100 экземпляров. Всего проанализировано более 1800 проб. Подсчет раковинных амеб проводили в водных суспензиях при объеме 45 ± 0.05 мкл. Микроскопирование препаратов осуществляли при увеличениях объективов 10 х 60 и 10 х 45.

Методы

Характеризуя сообщества раковинных амеб (α -разнообразие), применяли индексы Шеннона, Симпсона и Бергера – Паркера (Шитиков, Розенберг, 2005). Направления изменчивости тестаей в исследуемых биогеоценозах выявляли методом главных компонент. Расчеты проведены в программе PAST 3.14 (Hammer et al., 2001).

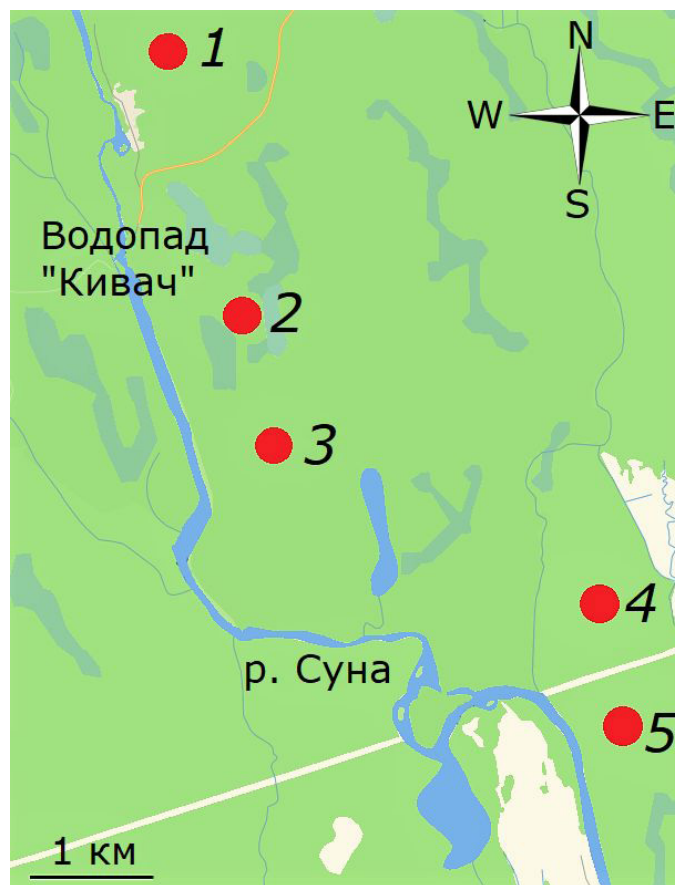


Рис. 1. Места отбора проб почвенных образцов в заповеднике «Кивач» (цифрами отмечены исследуемые участки):

1 – ельник хвощево-сфагновый; 2 – осинник разнотравно-злаковый; 3 – ельник черничный; 4 – сосняк брусничный; 5 – сосняк лишайниковый

Fig. 1. Sampling sites in the Kivach Reserve (studied sampling sites marked with numbers): 1 – horsetail-sphagnum spruce forest; 2 – motley grass-grass aspen forest; 3 – blueberry spruce forest; 4 – cowberry pine forest; 5 – lichen pine forest

Результаты

В исследуемых биогеоценозах обнаружено 40 видов раковинных амеб, принадлежащих к 17 родам. К наиболее часто встречающимся видам, отмеченным в почвах, относятся *Cyclopyxis eurystoma*, *C. eurystoma v. parvula*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema complanatum* и *T. lineare* (табл. 1). Их численность во всех биотопах достигает более 40 % в пробах.

Вид *T. lineare* является самым распространенным среди выявленных тестацей. Он имеет небольшую по размерам раковинку (длина 16–40 мкм, ширина 7–20 мкм) овальной формы и без инородных включений. Устье скошено, с гладкими краями (рис. 2А). Также к самым многочисленным относится вид *C. eurystoma v. parvula*, который был отмечен во всех биотопах. Его раковинка центристомного типа (устье расположено в центре), шаровидная, относительно небольшая (длина 20–30 мкм, ширина 23–38 мкм) с кру-

глым, слегка вогнутым устьем. В состав раковинки входят мелкие и крупные минеральные частицы (песчинки), которые располагаются вокруг устья и образуют воротничок. Самые крупные песчинки чаще концентрируются на задней поверхности раковинки.

Форма раковинки у амебы вида *S. humicola* овальная (длина 27–35 мкм, ширина до 20 мкм), характеризуется преобладанием кремниевых частиц неправильной формы (рис. 2В). Устье округлое, без воротничка.

Необычен среди тестацей вид *Assulina muscorum*, который отличается наличием коричневой окраски. Яйцевидная раковинка *A. muscorum* имеет прочную оболочку и составлена из перекрывающихся эллиптических пластинок (рис. 2С). Устье зауженное и зубчатое, по краю состоящее из органического материала. В заповеднике «Кивач» этот вид встречался только в почвах сосновых насаждений, поскольку он предпочитает сфагновые и зеленые мхи. В Карелии

Таблица 1. Видовой состав и численность раковинных амеб в 1 г сухого субстрата, обнаруженных в почвах заповедника «Кивач»

Номер объекта в осях значимых компонент	Вид	Биотоп				
		Осинник разно- травно- злаковый	Ельник чернич- ный	Ельник хвощево- сфагно- вый	Сосняк лишайни- ковый	Сосняк бруснич- ный
1	<i>Alabasta militaris</i> (Duckert et al., 2018)	0	154	0	166	326
2	<i>Arcella arenaria</i> (Greeff, 1866)	0	0	0	0	169
3	<i>Archerella flavum</i> (Archer, 1877)	90	160	0	0	0
4	<i>Assulina muscorum</i> (Greeff, 1888)	0	0	0	113	188
5	<i>Centropyxis aerophila</i> (Deflandre, 1929)	156	177	175	0	0
6	<i>C. aerophila</i> var. <i>sphagnicola</i> (Deflandre, 1929)	0	169	155	0	0
7	<i>C. elongata</i> (Penard, 1890)	0	0	172	0	0
8	<i>C. orbicularis</i> (Deflandre, 1929)	191	0	0	156	266
9	<i>C. sylvatica</i> (Deflandre, 1929)	180	0	0	0	0
10	<i>C. sylvatica</i> var. <i>minor</i> (Bonnet & Thomas, 1955)	0	0	0	0	230
11	<i>Corythion delamarei</i> (Bonnet & Thomas, 1960)	0	0	0	0	170
12	<i>C. dubium</i> (Taranek, 1871)	0	0	57	0	254
13	<i>Cryptodiffugia minuta</i> (Playfair, 1917)	0	0	0	0	93
14	<i>Cyclopyxis arcelloides</i> (Penard, 1902)	0	0	156	0	0
15	<i>C. eurystoma</i> (Deflandre, 1929)	0	135	172	143	246
16	<i>C. eurystoma</i> var. <i>parvula</i> (Bonnet et Thomas, 1960)	208	185	184	126	281
17	<i>C. kahli</i> (Deflandre, 1929)	0	105	0	0	0
18	<i>C. ambigua</i> (Bonnet et Thomas, 1960)	0	125	0	0	0
19	<i>Diffugia globulosa</i> (Dujardin, 1837)	0	150	0	0	0
20	<i>D. pristis</i> (Penard, 1902)	0	0	0	0	159
21	<i>Euglypha ciliata</i> var. <i>glabra</i> (Wailles, 1915)	0	0	0	112	237
22	<i>E. compressa</i> var. <i>glabra</i> (Cash, 1915)	0	0	0	0	131
23	<i>E. laevis</i> (Ehrenberg, 1845)	0	0	0	84	173
24	<i>E. rotunda</i> (Ehrenberg, 1845)	0	0	0	0	234
25	<i>E. strigosa</i> var. <i>glabra</i> (Wailles, 1898)	0	0	0	0	270
26	<i>E. tuberculata</i> (Dujardin, 1841)	0	0	0	0	142
27	<i>Heleopera sylvatica</i> (Penard, 1890)	0	139	0	0	0
28	<i>Hyalosphenia subflava</i> (Cash and Hopkinson, 1909)	0	0	0	138	0
29	<i>Nebela tinctoria</i> (Leidy, 1879)	0	0	0	149	257
30	<i>Plagiopyxis callida</i> (Penard, 1910)	0	175	0	0	0
31	<i>P. labiata</i> (Penard, 1910)	0	160	110	0	253

Таблица 1. Продолжение

Номер объекта в осях значимых компонент	Вид	Биотоп				
		Осинник разно- травно- злаковый	Ельник чернич- ный	Ельник хвощево- сфагно- вый	Сосняк лишайни- ковый	Сосняк бруснич- ный
32	<i>Schoenbornia humicola</i> (Schönborn, 1964)	179	216	0	134	252
33	<i>Scutiglypha scutigera</i> (Foissner et Schiller, 2001)	0	0	0	93	0
34	<i>Tracheleuglypha acolla</i> (Bonnet and Thomas, 1955)	172	0	0	0	185
35	<i>Trigonopyxis arcula</i> (Penard, 1912)	0	0	0	0	182
36	<i>T. minuta</i> (Schönborn and Peschke, 1988)	0	0	0	173	198
37	<i>Trinema complanatum</i> (Penard, 1890)	142	176	0	145	245
38	<i>T. enchelys</i> (Ehrenberg, 1838)	0	96	0	98	154
39	<i>T. lineare</i> (Penard, 1890)	177	0	125	141	382
40	<i>T. penardi</i> (Thomas & Chardez, 1958)	173	0	0	0	136
Количество особей		1668	2322	1306	1971	5813
Число видов		10	15	9	15	27

моховой ярус сосняков чаще представлен родами *Hylocomium*, *Polytrichum*, *Cetraria*, *Sphagnum*.

Среди обнаруженных шести видов раковинных амеб рода *Centropyxis* наиболее часто встречается *C. aerophila* (см. табл. 1).

Он отличается полусферической в профиль раковинкой (длина 50–85 мкм, ширина 40–65 мкм) с центрально-эксцентричным устьем, расположенным в углублении брюшной стороны (рис. 2D).

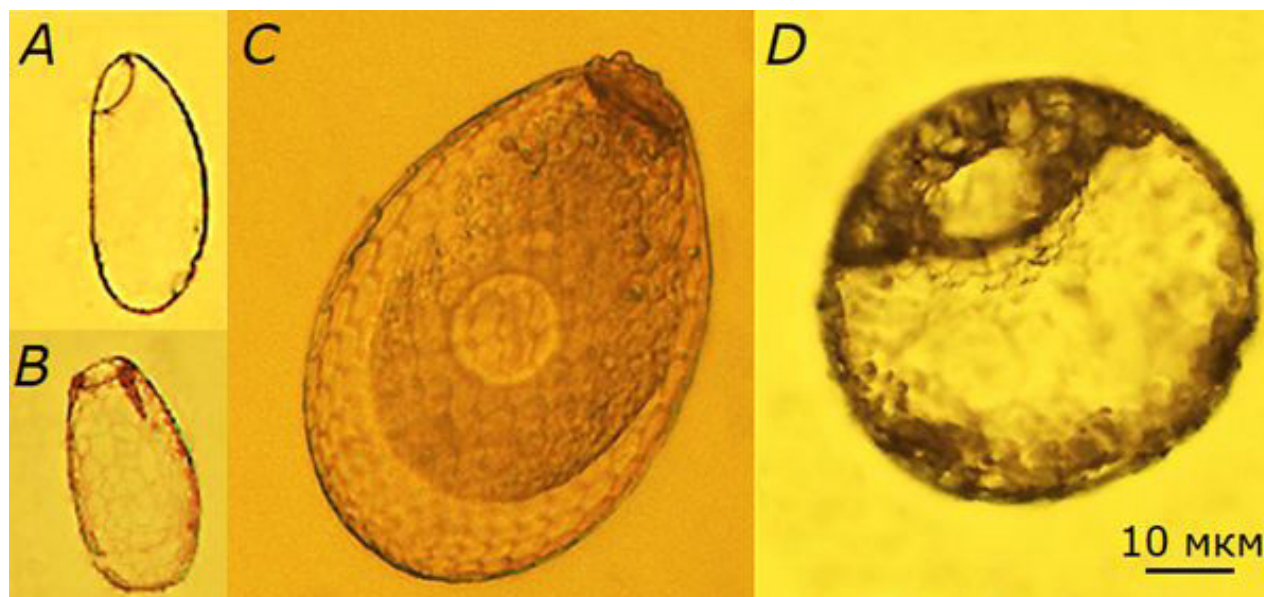


Рис. 2. Представители раковинных амеб в почвах заповедника «Кивач»: А – *T. lineare* (Penard, 1890); В – *S. humicola* (Schönborn, 1964); С – *A. muscorum* (Greeff, 1888); D – *C. aerophila* (Deflandre, 1929)

Fig. 2. Species of testate amoebae in the soil of the Kivach Reserve : A – *T. lineare* (Penard, 1890); B – *S. humicola* (Schönborn, 1964); C – *A. muscorum* (Greeff, 1888); D – *C. aerophila* (Deflandre, 1929)

Среди всех изученных биогеоценозов заповедника «Кивач» наибольшее число доминирующих видов выявлено в сосняках и ельнике черничном, где индекс Симпсона (мера доминирования), показывающий значимую долю фоновых представителей в видовом составе биоценоза, имеет наибольшее значение (табл. 2). Здесь численно превосходят виды *Alabasta militaris*, *C. eurystoma*, *C. eurystoma* var. *parvula*, *S. humicola*, *T. complanatum*, *T. enchelys*. Наоборот, в ельнике хвощево-сфагновом индекс Симпсона самый низкий, что говорит о небольшом количестве доминантов в сообществе.

Наибольшее разнообразие сообщества раковинных амёб в видовом и количественном соотношении отмечено в сосняке брусничном, и индекс Шеннона (видового разнообразия) имеет самое высокое значение

среди других изученных биотопов (см. табл. 1, 2). Увеличение индекса Бергера – Паркера в двух биотопах (осинник разнотравно-злаковый и ельник хвощево-сфагновый) свидетельствует об уменьшении разнообразия раковинных амёб в этих биотопах, напротив, в сосновых биогеоценозах (сосняк брусничный и лишайниковый). Как в осиннике, так и в ельнике хвощево-сфагновом замечен один и тот же доминирующий вид – *C. eurystoma* var. *parvula* (максимальное количество раковинок в обоих биотопах).

Среди еловых биогеоценозов наибольшее число раковинных амёб выявлено в почвах ельника черничного – 15 видов с преобладанием *A. militaris*, *Plagiopyxis callida*, *S. humicola* и *T. complanatum* (см. табл. 1). Только в ельнике хвощево-сфагновом отмечены виды *Centropyxis elongata*, *Corythion dubium*, *Cyclopyxis arcelloides* (см. табл. 1).

Таблица 2. Индексы разнообразия сообщества почвенных раковинных амёб (Testacea) в изучаемых биотопах

Коэффициент	Биотоп				
	Осинник разнотравно-злаковый	Ельник хвощево-сфагновый	Ельник черничный свежий	Сосняк брусничный	Сосняк лишайниковый
Симпсона, <i>C</i>	0.897	0.881	0.931	0.960	0.931
Шеннона, <i>H'</i>	2.284	2.156	2.689	3.252	2.688
Бергера – Паркера	0.125	0.141	0.093	0.066	0.088

Компонентный анализ позволил определить основные направления изменчивости сообщества раковинных амёб. Две значи-

мые компоненты, отражающие самые существенные отличия, составляют более 60 % (табл. 3).

Таблица 3. Факторные нагрузки главных компонент раковинных амёб по исследуемым биотопам

Факторные нагрузки	Главные компоненты (ГК)	
	ГК 1	ГК 2
Ельник черничный	0.192	0.631
Ельник хвощево-сфагновый	0.197	0.577
Осинник разнотравно-злаковый	0.483	0.253
Сосняк лишайниковый	0.611	-0.219
Сосняк брусничный	0.564	-0.396
Дисперсия	1.68	1.40
Дисперсия, %	33.61	28.08

Первая главная компонента представлена сообществом раковинных амёб, которое доминирует практически во всех биотопах, она включает виды: *C. eurystoma*, *C. eurystoma* v. *parvula*, *S. humicola*, *T. complanatum*, *T. lineare*

(рис. 3). Вторая главная компонента составляет сообщество, где тестаци *C. aerophila*, *C. aerophila sphagnicola*, *P. labiata* являются структурообразующими видами в почвах еловых биоценозов и осиннике (см. рис. 3).

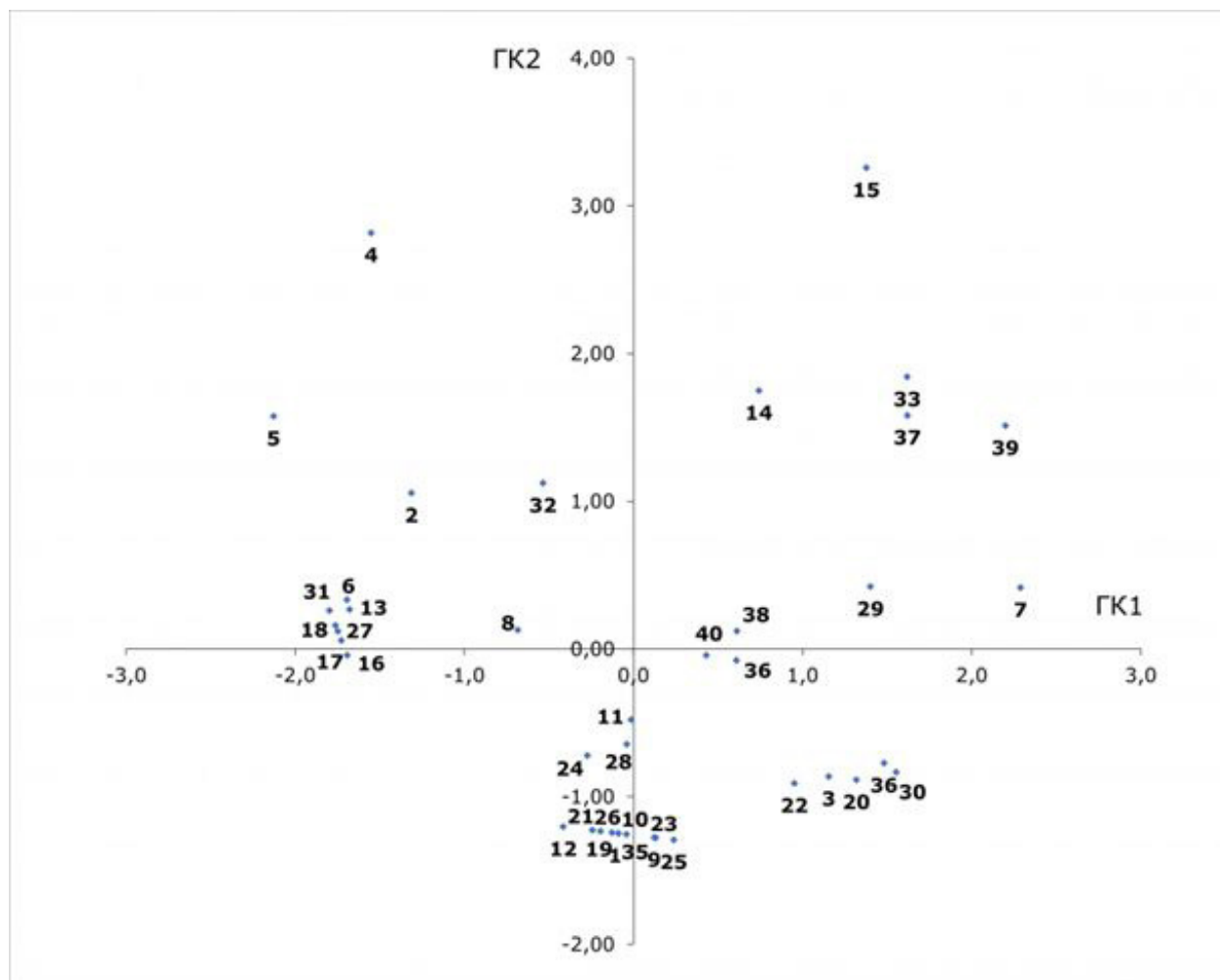


Рис. 3. Ординация исследуемых объектов раковинных амеб в осях значимых главных компонент и участие в формировании сообщества (биотоп). Цифрами указаны номера объектов (раковинные амебы) в осях значимых компонент (см. табл. 1)

Fig. 3. Ordination of the studied testate amoebae in axes of the main components and participation in the community formation (biotope). Numbers indicate the objects (testate amoebae) in the axes of significant components (table 1).

За двухлетний период исследования (2020–2021 гг.) наблюдается схожая сезонная динамика исследуемых тестацей. Для большинства обнаруженных видов характерно изменение численности в течение вегетационного периода. В середине лета отмечено наибольшее количество особей видов *T. lineare* и *S. humicola*, а к осени наблюдается их спад (рис. 4). Число видов *T. minuta* и *P. labiata*, наоборот, возрастает в начале осени. На территории заповедника «Кивач», как и в Ботаническом саду ПетрГУ, эти виды имеют аналогичную сезонную динамику (Валдаева, Лябзина, 2021). Высокая плотность в пробах видов *Arcella arenaria*, *A. militaris*, *Trigonopyxis arcuata*, *Euglypha laevis* и *Cryptodiffugia minuta* отмечена в сентябре.

Обсуждение

Почвы заповедника «Кивач» характеризуются высоким видовым разнообразием

раковинных амеб, которое связано с хорошо сформированными многолетними биотопами. Например, в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике насчитывается 47 видов тестацей (Малышева, Мазей, 2017), а в Ботаническом саду ПетрГУ – только 7 (Валдаева, Лябзина, 2021).

Высокое разнообразие раковинных амеб в почвах сосновых лесов, вероятно, связано с механическим составом почв исследуемой местности. Благодаря хорошей аэрации в песчаных подзолах сосняков интенсивнее происходит минерализация органических соединений, что создает благоприятные условия для жизнедеятельности видов тестацей с минеральной раковиной. Многие виды представителей рода *Cyclopyxis* имеют широкое распространение в сосновых лесах Западной Сибири (Булатова, 2010). *T. lineare* является доминирующим во многих типах биотопов различных климатических поясов

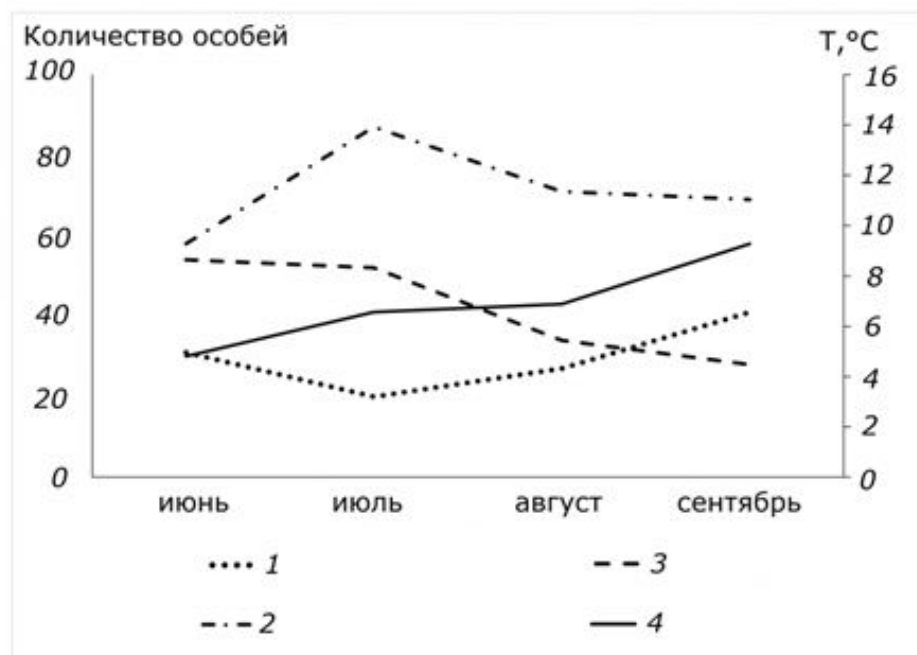


Рис. 4. Сезонная динамика раковинных амёб сосняка брусничного в летне-осенний период 2020 г.

Цифрами отмечены виды: 1 – *T. minuta*; 2 – *T. lineare*; 3 – *S. humicola*; 4 – *P. labiata*

Fig. 4. Seasonal population dynamics of the species of testate amoebae in in the cranberry pine forest during the summer-autumn period of 2020. Species of testate amoebae are marked with numbers: 1 – *T. minuta*; 2 – *T. lineare*; 3 – *S. humicola*; 4 – *P. labiata*

(Булатова, 2010; Комаров, 2017; Creevy et al., 2018; Souto et al., 2021). Данный вид встречается как в еловом лесу, так и в осиннике. Сходство между этими биогеоценозами по видовому и количественному составам амёб, вероятно, связано с тем, что первоначально на месте осинника был еловый биоценоз, который ранее подвергся пирогенному воздействию. Как известно, ельники после пожаров и рубок сменяются высокопродуктивными мелколиственными лесами (Ермолова, 2017).

Превалирующий в наших исследованиях в сосняках *A. muscorum* может встречаться в других регионах в торфяных почвах еловых лесов (Magnan et al., 2019). При этом он имеет различную степень окраски раковинки. Чаще всего встречаются прозрачные раковинки (Schonborn, Peschke, 1990). Изменение пигментации отмечается и у других видов тестаей, например, цвет раковинки у вида *Heleopera rosea* может варьировать от прозрачного до винно-красного вследствие увеличения концентрации минеральных частиц (Бабешко, 2015).

Форма раковинки у тестаей более-менее постоянная, но могут возникать дополнительные образования. У *C. aerophila* расположенное на углубленной брюшной по-

верхности щелевидное ротовое отверстие перекрывается нависающим козырьком из крупных частиц, благодаря которому достигается изоляция, обеспечивающая наименьшее испарение влаги (Комаров, 2017). Чаще всего наблюдается у этого вида серый оттенок раковинки за счет мелких песчинок. Кроме того, отмечают, что амёба имеет симбиоз с диатомовыми водорослями (Мазей, Цыганов, 2006). Этот вид также имеет широкое распространение в средней полосе, его отмечают в подзолистых почвах (Мазей, Ембулаева, 2009; Комаров, 2017).

Обнаруженные в ельнике хвощево-сфагновом виды *Centropyxis elongata*, *Corythion dubium*, *Cyclopyxis arcelloides* также встречаются в сфагновых болотах юга европейской части России, в толще торфяных почв и подушках зеленых мхов горной местности Кавказа и Камчатки (Цыганов и др., 2007; Бабешко и др., 2017; Малышева и др., 2017; Цыганов и др., 2020).

В течение вегетационного сезона происходит изменение видового состава раковинных амёб в почве. Это может быть связано с их миграцией в толще почвы из одного горизонта в другой под действием токов воды (Рахлеева и др., 2011). Сезонность раковинных амёб зависит и от влажности субстрата.

Так, в лесных почвах средней полосы в период высокой влажности (осень) наблюдается подъем численности *C. orbicularis* (Трулова, Мазей, 2012).

Заключение

В исследуемых биогеоценозах заповедника «Кивач» обнаружено 40 видов раковинных амеб, принадлежащих к 17 родам, из них наибольшее количество выявлено *Cyclopyxis eurystoma*, *C. eurystoma v. parvula*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema complanatum* и *T. lineare*, численность которых составляет более 40 % в пробах. Такие виды, как *Centropyxis elongata*, *C. orbicularis*, *Cyclopyxis kahli*, *C. ambigua*, *Euglypha rotunda*, *Plagiopyxis callida*, *P. labiata*, *Schoenbornia humicola* и *Tracheleuglypha acolla*, отмечены впервые на территории Карелии. В сосновых биогеоценозах отмечено наибольшее количество *Centropyxis aerophila*, его раковинка имеет полусферическую форму с расположенным сбоку устьем, над которым нависает «козырек» из крупных минеральных частиц. Такое строение позволяет дольше сохранять влагу внутри раковинки при засухе. Благодаря хорошей аэрации в песчаных подзолах сосняков интенсивнее происходит минерализация органических соединений, что создает благоприятные условия для жизнедеятельности видов тестацей с минеральной раковинкой.

Библиография

- Бабешко К. В. Экологические предпочтения сфагнобионтных раковинных амеб и их использование для реконструкции гидрологического режима болот в голоцене : Дис. ... канд. биол. наук. Пенза, 2015. 106 с.
- Бабешко К. В., Цыганов А. Н., Мазей Ю. А. Раковинные амебы болотных экосистем в природном парке Вулканы Камчатки // Природное наследие России: Сб. науч. ст. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию нац. заповед. дела и Году экологии в России (Пенза, 23–25 мая 2017 г.). Пенза, 2017. С. 220–221.
- Бахмет О. Н. Путеводитель почвенной экскурсии. Почвы экологического ряда сосняков среднетаежной подзоны (государственный природный заповедник «Кивач»). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. 36 с.
- Булатова У. А. Фауна и экология раковинных амеб (Rhizopoda, Testacea) сосновых лесов Томской и Кемеровской областей // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 58–67.
- Валдаева Е. В., Лябзина С. Н. Состав и структура населения раковинных амеб (Rhizopoda, Testacea) в почвах Ботанического сада ПетрГУ // Hortus botanicus. 2021. Т. 16. С. 176–187.
- Ермолова Л. С. Закономерности возрастной динамики растительных сообществ мелколиственных лесов Ярославской области // Комплексные стационарные исследования в лесах южной тайги. Памяти М. В. Рубцова. М.: КМК, 2017. С. 225–254.
- Комаров А. А. Структура сообществ почвообитающих раковинных амеб Печоро-Илычского заповедника : Дис. ... канд. биол. наук. Пенза, 2017. 124 с.
- Кошкарлова А. В., Гренадерова А. В. Почвенная нанофауна в естественных и пирогенно преобразованных лиственничниках Средней Сибири // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Абакан, 2018. С. 66–67.
- Кулюкина Е. В., Карташев А. Г., Денисова Т. В. Пространственное распределение раковинных амеб

- в ризосфере сосны и ели // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2016. № 4. С. 18–32.
- Кулюкина Е. В., Карташев А. Г., Денисова Т. В. Пространственное распределение раковинных амёб в подкрановой зоне берёзы и тополя // Вестник СурГУ. 2018. Вып. 4 (22). С. 22–32.
- Мазей Ю. А., Ембулаева Е. А. Изменение сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента в Среднем Поволжье // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 1 (37). С. 13–23.
- Мазей Ю. А., Цыганов А. Н. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 300 с.
- Малышева Е. А., Мазей Ю. А. Раковинные амёбы Кавказского государственного природного биосферного заповедника // Природное наследие России. Пенза, 2017. С. 236–237.
- Надпорожская М. А., Павлов Б. А., Мирин Д. М., Якконен К. Л., Седова А. М. Влияние лесных пожаров на формирование профиля подзолов // Биосфера. 2020. Т. 12, № 1–2. С. 32–44.
- Особо охраняемые природные территории Республики Карелия. Петрозаводск, 2017. 432 с.
- Рахлеева А. А., Семенова Т. А., Стриганова Б. Р., Терехова В. А. Динамика зоомикробных комплексов при разложении растительного опада в ельниках южной тайги // Почвоведение. 2011. № 1. С. 44–55.
- Рахлеева, А. А., Корганова Г. А. К вопросу об оценке численности и видового разнообразия раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоологический журнал. 2005. Т. 84, № 12. С. 1427–1436.
- Трулова А. С., Мазей Ю. А. Сезонная динамика структуры сообщества раковинных амёб в Среднем Поволжье // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. 2012. № 29. С. 397–404.
- Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н. Почвы и почвенный покров заповедника Кивач // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2006. № 10. С. 131–152.
- Цыганов А. Н., Комаров А. А., Мазей Н. Г., Борисова Т. В. Динамика видовой структуры сообщества раковинных амёб в ходе сукцессии «водоем – болото» в голоцене на примере болота Мочуля (Калужская область, Россия) // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 5. С. 586–598.
- Цыганов А. Н., Мазей Ю. А. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб заболоченного озера в Среднем Поволжье // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 4. С. 405–415.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии (сборник научных трудов, посвященный памяти А. И. Баканова). Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. С. 91–129.
- Bobrov A. Planhoogenraadia liboica sp. nov. a new testate amoebae species from mountain forest soils in China // Protistology. 2019. Vol. 13, No 2. P. 64–66.
- Carballeira R., Pontevedra-Pombal X. Diversity of Testate Amoebae as an Indicator of the Conservation Status of Peatlands in Southwest Europe // Diversity. 2021. Vol. 13, No 6. P. 269.
- Creevy A., Andersen R., Rowson J., Payne R. Testate amoebae as functionally significant bioindicators in forest-to-bog restoration // Ecological Indicators. 2018. Vol. 84. P. 274–282.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4 (1). P. 9.
- Magnan G., Le Stum-Boivin É., Garneau M., Grondin P., Fenton N., Bergeron Y. Holocene vegetation dynamics and hydrological variability in forested peatlands of the Clay Belt, eastern Canada, reconstructed using a palaeoecological approach // Boreas. 2019. Vol. 48, No 1. P. 131–146.
- Malchik A. G., Rodionov P. V., Tishchuk A. A. Assessment of the condition of industrially contaminated soils of Kuzbass by bioindication // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. Vol. 688, No 1. P. 012003.
- Schonborn W., Peschke T. Evolutionary studies on the Assulina-Valkanovia complex (Rhizopoda, Testacea-filosa) in Sphagnum and soil // Biol. Fertil. Soils. 1990. Vol. 9. P. 95–100.
- Souto M. S., Gonçalves V., Pontevedra-Pombal X., Raposeiro P. M. Distribution of testate amoebae in bryophyte communities in São Miguel Island (Azores Archipelago) // Biodiversity data journal. 2021. Vol. 9. P. 1–23.

Благодарности

Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук Ирине Владимировне Курьиной (Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск) за помощь в определении видов раковинных амёб.

TESTATE AMOEBAE (RHIZOPODA, TESTACEA) IN THE BIOGEOCENOSES OF THE KIVACH RESERVE

VALDAEVA
Elena Viktorovna

Bachelor, Petrozavodsk State University, elenvaldv@gmail.com

LYABZINA
Svetlana Nikolaevna

D.Sc., Petrozavodsk State University, slyabzina@petrsu.ru

Keywords:

Testacea
testate amoebae
species composition
dominance structure
seasonal dynamics
soils
forest biocenoses

Summary: Communities of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) were studied in soil biogeocenoses of the Kivach Reserve. 40 species of testofilosids belonging to 17 genera were found in five studied biotopes (motley grass-grass aspen forest, cranberry and lichen pine forest, horsetail-sphagnum and blueberry spruce forest). The structure of the protozoan population was considered in the humus layer. The greatest species and quantitative diversity of testofilosids was noted in pine biogeocenoses, it was represented by the following species: *Assulina muscorum*, *Euglypha ciliata* var. *glabra*, *Euglypha laevis*, *Nebela tinctoria*, *Trigonopyxis minuta*. Principal Component Analysis established two significant components: the first determines the species that are dominant and are found in many of the studied biotopes (*Cyclopyxis eurystoma*, *C. eurystoma* v. *parvula*, *Schoenbornia humicola*, *Trinema complanatum*, *T. lineare*), the second component determines testate amoebae community that is found in the soils of aspen and spruce biocenoses (*Archerella flavum*, *Centropyxis aerophila*, *Centropyxis sylvatica*, *Cyclopyxis arcelloides*, *Cyclopyxis kahli*, *Cyclopyxis ambigua*, *Heleopera sylvatica*, *Plagiopyxis callida*). Seasonal dynamics of activity was revealed for some species of testate amoebae: in summer, *T. lineare* and *S. humicola* testaceae occur in the mass with a peak of activity in mid-July, and *Trigonopyxis minuta* and *Plagiopyxis labiata* species increase their numbers in early autumn.

Received on: 25 November 2020

Published on: 25 December 2020

References

- Babeshko K. V. Cyganov A. N. Mazey Yu. A. Testate amoebae of swamp ecosystems in the Nature Park Volcanoes of Kamchatka, Prirodnoe nasledie Rossii: Sb. nauch. st. Mezhdunar. nauch. konf., posvyasch. 100-letiyu nac. zapoved. dela i Godu ekologii v Rossii (Penza, 23–25 maya 2017 g.). Penza, 2017. C. 220–221.
- Babeshko K. V. Ecological preferences of sphagnobiont shell amoebae and their use for reconstruction of the hydrological regime of bogs in the Holocene: Dip. ... kand. biol. nauk. Penza, 2015. 106 p.
- Bahmet O. N. The guide of the soil excursion. Soils of the ecological series of pine forests of the Middle Taiga subzone (Kivach State Nature Reserve). Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2017. 36 p.
- Bobrov A. Planhoogenraadia liboica sp. nov. a new testate amoebae species from mountain forest soils in China, Protistology. 2019. Vol. 13, No 2. P. 64–66.
- Bulatova U. A. Fauna and ecology of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) of pine forests in the Tomsk and Kemerovo regions, Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2010. No. 2 (10). P. 58–67.
- Carballeira R., Pontevedra-Pombal X. Diversity of Testate Amoebae as an Indicator of the Conservation Status of Peatlands in Southwest Europe, Diversity. 2021. Vol. 13, No 6. P. 269.
- Creevy A., Andersen R., Rowson J., Payne R. Testate amoebae as functionally significant bioindicators in forest-to-bog restoration, Ecological Indicators. 2018. Vol. 84. P. 274–282.
- Cyganov A. N. Komarov A. A. Mazey N. G. Borisova T. V. The dynamics of the species structure of testate amoebae communities during a waterbody-to-mire succession in the holocene on the example of Mochulya mire, Kaluga region, Russia, Zoologicheskii zhurnal. 2020. T. 99, No. 5. P. 586–598.
- Cyganov A. N. Mazey Yu. A. Species composition and structure of the testate amoebae community of a boggy lake in the Middle Volga region, Uspehi sovremennoy biologii. 2007. T. 127, No. 4. P.

405–415.

- Ermolova L. S. Regularities of age dynamics of plant communities of small-leaved forests of the Yaroslavl region, Kompleksnye stacionarnye issledovaniya v lesah yuzhnoy taygi. Pamyati M. V. Rubcova. M.: KMK, 2017. P. 225–254.
- Fedorec N. G. Morozova R. M. Bahmet O. N. Solodovnikov A. N. Soils and the soil cover of the Kivach Nature Reserve, Trudy Karel'skogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2006. No. 10. P. 131–152.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis, Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4 (1). P. 9.
- Komarov A. A. The structure of communities of soil-dwelling shell amoebas of the Pechora-Ilych Reserve: Dip. ... kand. biol. nauk. Penza, 2017. 124 p.
- Korganova G. A. To the question of the assessment of the abundance and species diversity of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) in taiga soils, Zoologicheskiy zhurnal. 2005. T. 84, No. 12. P. 1427–1436.
- Koshkarova A. V. Grenaderova A. V. Soil nanofauna in natural and fire-induced deciduous forests of Central Siberia, Ekologiya Yuzhnoy Sibiri i sopredel'nyh territoriy. Abakan, 2018. P. 66–67.
- Kulyukina E. V. Kartashev A. G. Denisova T. V. Spatial distribution of testate amoebae in the rhizosphere of pine and spruce, Vestnik Rossiyskogo universiteta druzhby narodov. Seriya: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti. 2016. No. 4. P. 18–32.
- Kulyukina E. V. Kartashev A. G. Denisova T. V. Spatial distribution of testate amoebae in the sub-crown zone of birch and poplar, Vestnik SurGU. 2018. Vyp. 4 (22). P. 22–32.
- Magnan G., Le Stum-Boivin É., Garneau M., Grondin P., Fenton N., Bergeron Y. Holocene vegetation dynamics and hydrological variability in forested peatlands of the Clay Belt, eastern Canada, reconstructed using a palaeoecological approach, Boreas. 2019. Vol. 48, No 1. P. 131–146.
- Malchik A. G., Rodionov P. V., Tishchuk A. A. Assessment of the concition of industrially contaminated soils of Kuzbass by bioindication, IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. Vol. 688, No 1. P. 012003.
- Malysheva E. A. Mazey Yu. A. Testate amoebae of the Caucasian State Natural Biosphere Reserve, Prirodnoe nasledie Rossii. Penza, 2017. P. 236–237.
- Mazey Yu. A. Cyganov A. N. Freshwater testate amoebae M.: Tovarischestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2006. 300 p.
- Mazey Yu. A. Embulaeva E. A. Changing the soil-dwelling testate amoebae communities along the forest-steppe gradient in the Middle Volga Region, Aridnye ekosistemy. 2009. T. 15, No. 1 (37). P. 13–23.
- Nadporozhskaya M. A. Pavlov B. A. Mirin D. M. Yakkonen K. L. Sedova A. M. The influence of forest fires on the formation of the profile of podzols, Biosfera. 2020. T. 12, No. 1–2. P. 32–44.
- Rahleeva A. A. Semenova T. A. Striganova B. R. Terehova V. A. Dynamics of zoomicrobial complexes during the decomposition of plant litter in the spruce forests of the southern taiga, Pochvovedenie. 2011. No. 1. P. 44–55.
- Schonborn W., Peschke T. Evolutionary studies on the Assulina-Valkanovia complex (Rhizopoda, Testacea-filosia) in Sphagnum and soil, Biol. Fertil. Soils. 1990. Vol. 9. P. 95–100.
- Shitikov V. K. Rozenberg G. S. Biodiversity assessment: an attempt at formal generalization, Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii (sbornik nauchnyh trudov, posvyaschenny pamyati A. I. Bakanova). Tol'yatti: SamNC RAN, 2005. P. 91–129.
- Souto M. S., Gonçalves V., Pontevedra-Pombal X., Raposeiro P. M. Distribution of testate amoebae in bryophyte communities in São Miguel Island (Azores Archipelago), Biodiversity data journal. 2021. Vol. 9. P. 1–23.
- Specially protected natural territories of the Republic of Karelia. Petrozavodsk, 2017. 432 p.
- Trulova A. S. Mazey Yu. A. Seasonal dynamics of the community structure of testate amoebae in the Middle Volga Territory, Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V. G. Belinskogo. 2012. No. 29. P. 397–404.
- Valdaeva E. V. Lyabzina S. N. Composition and population structure of testate amoebae (Rhizopoda, Testacea) community in the soils of Botanical Garden of PetrSU, Hortus botanicus. 2021. T. 16. P. 176–187.



УДК УДК 504.754.065, (470.324)

БИОПОВРЕЖДЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ДЕРЕВЬЕВ В ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯХ Г. КИРОВА

ЗИНОВЬЕВ

Владислав Вячеславович

Вятский государственный университет,

vladislavzinovjev@yandex.ru

ПЕСТОВ

Сергей Васильевич

кандидат биологических наук, Вятский государственный

университет, atylotus@mail.ru

Ключевые слова:

повреждение листьев
фитофаги
зеленые насаждения
хлорозы листьев
некрозы листьев
фитопатогенные
грибы

Аннотация: В статье представлены результаты исследования различных вредителей, повреждающих листья семи видов древесных растений – березы повислой, липы мелколистной, рябины обыкновенной, вяза гладкого, тополя дрожащего, дуба черешчатого и черемухи обыкновенной на территории города Кирова. Нами обследованы семь парков и скверов, которые находятся в жилых и промышленных районах. Для изучения были проведены выборки листьев по 100 штук с каждого участка для каждого вида растения. Сбор материала производился во время вегетационного периода 2020 г. Всего было выявлено 15 типов повреждений на исследуемых породах деревьев. Из всех типов повреждений листья только 10 относились к повреждениям, вызванным членистоногими фитофагами, остальные пять типов повреждений были вызваны другими причинами. Также на различных по своему назначению и охранному статусу территориях единично встречались повреждения минами, вызванные инвазионным вредителем липы мелколистной – липовой молью-пестрянкой (*Phyllonorictes issikii*). В ходе исследования было выяснено, что повреждения, вызванные сосущими насекомыми, которые представлены различными видами тлей, являлись самыми массовыми (37.4 % от общего количества проанализированных листовых пластинок) из всех наблюдаемых типов повреждений. Единичными на территории г. Кирова были повреждения, вызванные галловыми тлями (меньше 1 %) и минирующими мушками (меньше 1 %), которые встречались на вязе гладком и березе повислой соответственно. Индикаторами условий урбанизированной среды являются галлообразователи и сосущие насекомые. Интенсивность повреждения грызущими насекомыми не связана напрямую с уровнем антропогенного воздействия.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 27 мая 2021 года

Подписана к печати: 06 декабря 2021 года

Введение

В современных реалиях все большую важность приобретают исследования, направленные на изучение влияния техногенных факторов на природные сообщества. Зеленые насаждения городов являются важной частью современной городской инфраструктуры. Древесные насаждения в черте городских поселений выполняют важные функции. Зеленые зоны создают условия

для физического и эмоционального отдыха граждан, являются важным естественным биологическим фильтром атмосферного воздуха в крупных городах. К зеленым насаждениям относятся парки, сады, скверы, а также насаждения улиц, бульваров и набережных (Федорова, 2009).

Насекомые-фитофаги являются неотъемлемым компонентом лесных экосистем. Они выполняют важную роль в формировании потоков веществ и энергии, регули-

руют состояние древесных насаждений и их устойчивость. При достижении высокого уровня численности популяции насекомые-фитофаги могут причинять серьезный ущерб лесным экосистемам и лимитировать продукцию этих экосистем, вызывать снижение устойчивости, нарушать средозащитные и другие функции (Мозолевская и др., 2010).

Преобразованная техносферой городская среда является по многим параметрам достаточно специфической как для растительного, так и для животного мира. В городских экосистемах видовой состав древесных насаждений может быть расширен по сравнению с естественными экосистемами данной природной зоны. Известно, что загрязнители влияют на насекомых-фитофагов и прямо, и косвенно – через кормовые растения (Турмухаметова, 2017; Бельская, Воробейчик, 2015). Воздействие промышленных и иных типов изменения качества окружающей среды на растения меняет видовой состав насекомых-фитофагов (Тарасова, 2004).

Членистоногие фитофаги являются одним из действующих факторов, который вызывает ослабление древесных растений в зеленых насаждениях городов. Внешние проявления деятельности этих членистоногих, которые выражаются в виде повреждений целостности листьев и различных морфологических изменений, приводят к снижению декоративности растений и кустарников в зеленых посадках городов. Доказано, что при деформации листовой пластинки изменяется количество и соотношение фотосинтетических пигментов, что вызывает угнетение фотосинтеза (Пестов и др., 2018). Численность популяции фитофагов напрямую зависит от состояния растений, на которых они живут и питаются.

Проблема повреждения членистоногими фитофагами зеленых древесных насаждений актуальна во всем мире. Многие зарубежные коллеги также активно изучают проблему взаимодействия насекомых-фитофагов и растений, на которых они обитают (Гляковская и др., 2018; Hahn, Maron, 2018; Estevão, Kleber, 2016; Egerer et al., 2018).

Целью нашего исследования является изучение интенсивности повреждений листьев аборигенных древесных растений фитофагами и фитопатогенными микроорганизмами в парковых насаждениях города Кирова.

Город Киров – административный центр Кировской области. Расположен в бассейне реки Вятки, в среднем ее течении. Среднегодовая температура воздуха – 1.6 °С. Средне-

годовое количество осадков – 582 мм. Город оказывает влияние на климатические условия. Средняя годовая температура в городе на несколько градусов выше, чем за его пределами. Таким образом, увеличивается продолжительность периода с положительными температурами, снижается относительная влажность воздуха, увеличивается число дней с туманами. Совокупность этих условий формирует уникальную биоту, не имеющую аналогов в дикой природе (Ашихмина и др., 2012).

В настоящее время зеленое хозяйство г. Кирова находится в неудовлетворительном состоянии. В соответствии со СНиП 2.07.01-89 «Градостроительство. Планировка и застройка городских и сельских поселений» площадь озелененной территории общего пользования (парков, садов, скверов, бульваров) в крупных городах должна составлять 16 м² на человека. Как следует из генерального плана г. Кирова (2008 г.), обеспеченность зелеными насаждениями общего пользования составляет 6.1 м² на человека. В целом состояние зеленых насаждений в городе можно охарактеризовать как крайне неудовлетворительное (Новикова, Рябова, 2015).

Зеленые насаждения неравномерно распределены по городу. Если его центральная часть сравнительно озеленена, то новые районы имеют крайне малую площадь озеленения. Зеленые зоны и лесопарки занимают площадь 269 тыс. га. Зеленые территории города испытывают сильнейшее антропогенное и техногенное давление. В растительных объектах городской территории в течение ряда лет изучается содержание тяжелых металлов – Cu, Zn, Hg, Co, Ni, Mn, Pb, Cr. Наблюдаются симптомы отравления растений тяжелыми металлами, внешне проявляющиеся в замедлении их роста и развития, изменении цвета и увядании листьев, уродливости и недоразвитости стволов и корневой системы (Ашихмина и др., 2012).

Материалы

Материал был собран в первой декаде июля 2020 г. на территории г. Кирова как в промышленных и селитебных районах, так и в районах, имеющих особый охранный статус (ООПТ) (рис. 1).

В общей сложности сбор материала проводился в семи парках города. В селитебной зоне находились парк Аполло, парк имени С. М. Кирова, Александровский сад, сквер имени 50-летия СССР, парк имени Ю. А. Гагари-

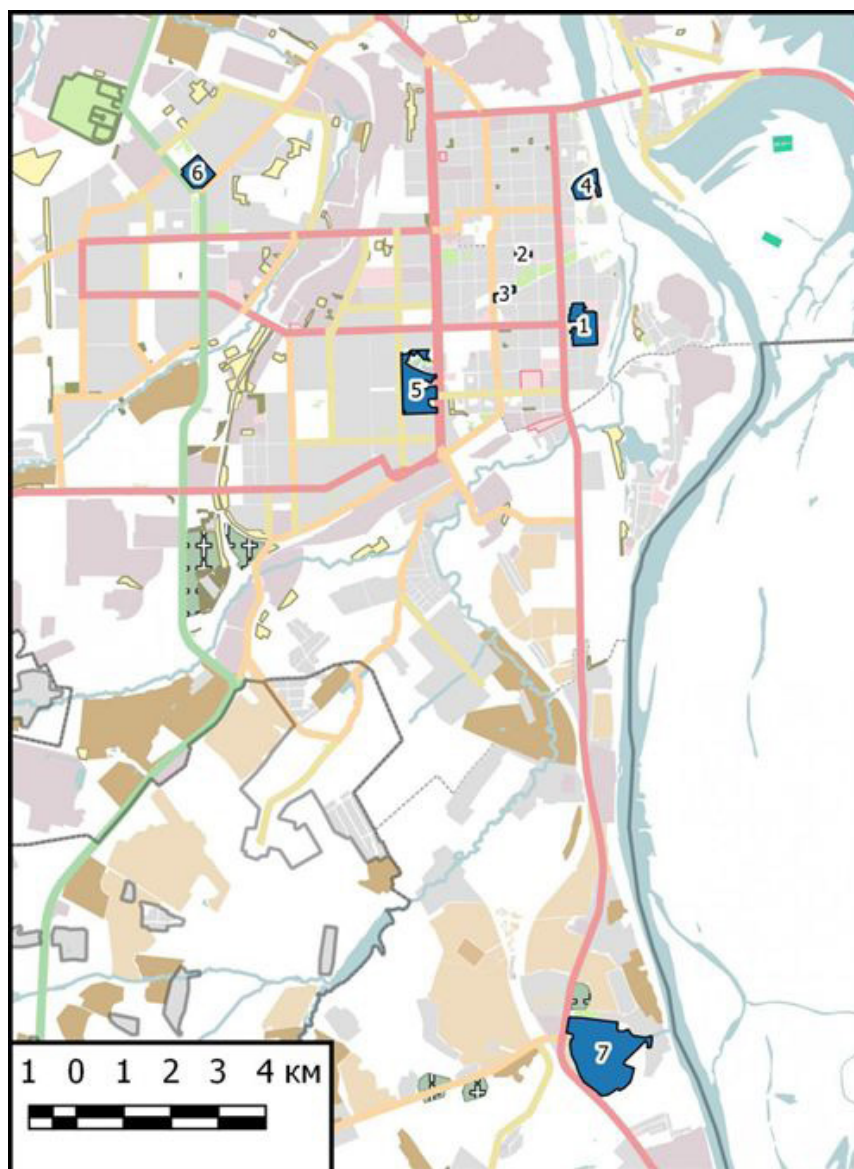


Рис. 1. Карта расположения районов пробных участков в г. Кирове: 1 – парк имени Ю. А. Гагарина, 2 – парк Аполло, 3 – сквер 50-летия СССР, 4 – Александровский сад, 5 – парк имени С. М. Кирова, 6 – парк Победы, 7 – Дендрологический парк лесоводов Кировской области

Fig. 1. Map of the location of the sample areas in the city of Kirov: 1 – Gagarin Park, 2 – Apollo Park, 3 – the Square of the 50th Anniversary of the USSR, 4 – Alexandrovsky Garden, 5 – Kirov Park, 6 – Victory Park, 7 – Arboretum Park of Foresters of the Kirov region

на. В промышленном районе города – парк Победы. Дендрологический парк лесоводов Кировской области, где также проводились исследования, является особо охраняемой природной территорией.

Методы

Сбор материала проводился таким образом, что выборка для каждого вида дерева на определенном участке состояла из 100 листьев (по 10 листьев с 10 деревьев). Выбор отдельных деревьев и листовых пластинок осуществлялся случайным образом. Отбиралась для изучения листва только тех видов растений, которые являются аборигенными для местной экосистемы, не име-

ют видимых повреждений крон и стволов и произрастают на всех участках исследования в достаточном количестве для изучения по данной методике (Mingaleva et al., 2011).

Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе Past. 2.17, для оценки значимости различий использовали критерий Фишера. Построение графиков осуществлялось в программе Excel 2007 for Windows.

Результаты

В ходе сбора биоматериала для исследования нами было выявлено 6 видов деревьев, отвечающих критериям, которые мы описали выше. Всего было обнаружено 15

типов повреждений листвы на исследуемых породах деревьев. Из всех типов повреждений только 10 относились к повреждениям, вызванным членистоногими фитофагами, остальные 5 типов были вызваны другими факторами. Все типы повреждения, вызванные разными причинами, варьировались в диапазоне различных значений и повреждали каждый вид растения по-разному. Наиболее повреждаемой породой дерева всеми патогенами являлась осина, а наименее – вяз гладкий (таблица).

Самой массовой группой повреждений являлись сосущие насекомые, которые были представлены различными видами тлей. Единично встречались повреждения, вызванные минирующими мушками, гал-

ловыми тлями и такой тип повреждения, как свертывание листа. Из повреждений, которые были вызваны не членистоногими фитофагами, самыми массовыми были пятнистости. Грызущие вредители и минеры стали единственными, которые повреждали все без исключения виды растений. В основном комплекс минеров был представлен минами, образованными чешуекрылыми минерами, также единично на березе встречались минирующие мушки. Галлообразование встречалось на всех породах кроме дуба черешчатого. Все галлообразователи были представлены галловыми клещиками, только на вязе гладком встречались галлы, образованные галловыми тлями (см. табл.).

Средняя повреждаемость листьев аборигенных деревьев (%) в г. Кирове на период вегетационного сезона 2020 г.

Группа повреждений	Береза	Липа	Рябина	Вяз гладкий	Осина	Дуб черешчатый	Черемуха
Галловые клещики	9.7	28.7	0.7	10.3	17.5	–	39.0
Галловые тли	–	–	–	1.0	–	–	–
Чешуекрылые минеры	0.7	4.4	50.0	2.0	0.5	5.0	7.0
Минирующие мушки	0.3	–	–	–	–	–	–
Грубое объедание	5.7	0.3	0.2	0.7	1.5	–	–
Краевые погрызы	17.7	11.9	24.7	6.3	19.5	17.0	19.0
Скелетирование	–	2.7	0.3	0.7	35.5	4.0	–
Дырчатые погрызы	21.3	9.9	16.5	12.3	25.0	28.0	37.0
Свертывание листа	–	–	–	0.3	1.0	–	–
Сосущие насекомые	47.7	82.3	7.8	37.3	35.0	51.0	1.0
Пятнистости	4.3	3.6	46.8	21.0	39.0	10.0	4.0
Ржавчина	3.3	–	26.5	–	54.0	–	3.0
Хлорозы	5.3	1.6	6.0	4.3	0.5	–	–
Некрозы	0.3	3.1	3.8	2.7	1.0	15.0	–
Мучнистая роса	26.3	–	–	–	7.0	67.0	–

Для того чтобы минимизировать возможные ошибки в трактовке результатов исследования и факторов, которые повлияли или могут повлиять на полную картину повреждений листовых пластинок, мы будем обращать внимание только на те виды повреждений, которые были обнаружены на участках исследования как минимум в количестве 10 % на каком-либо из участков выборки листвы.

Береза повислая (*Betula pendula*) встречалась на четырех участках исследования (Дендрологический парк лесоводов Кировской области, парк Победы, парк имени С. М. Кирова и сквер 50-летия СССР).

Среди членистоногих фитофагов листья березы больше всего повреждали сосущие

вредители (47.7 %). Такие виды повреждений, как скелетирование и свертывание листьев, выявлены не были. Давление со стороны членистоногих, которые минируют листья, оставалось на довольно низком уровне. Повреждения грызущими насекомыми, выразившиеся в дырчатых и краевых погрызах, были на уровне около 20 %.

Среди повреждений листвы, вызванных не насекомыми, преобладает такой тип, как мучнистая роса (26.3 %). Пятнистости, ржавчина и хлорозы встречались на 3–5 % исследуемых листьев. Некроз листьев был на уровне только 0.3 %.

Из полученных данных (рис. 2) о распределении типов и количестве повреждений листвы на участках исследования можно

сделать вывод о том, что наибольшее суммарное количество поврежденных листьев было обнаружено на участке парк Победы, территория которого находится в промышленном районе города. Повреждения, вызванные грызущими фитофагами и галловыми клещиками, преобладают в селитебных районах исследования. Разница в повреждаемости этими группами вредителей в раз-

ных условиях была статистически значимой. Пятнистости присутствовали только на листьях деревьев, произрастающих в сквере 50-летия СССР. Такой вид повреждений, как мучнистая роса и ржавчина, наиболее массово встречается на тех деревьях березы, которые произрастают на территории, находящейся под сравнительно большим антропогенным прессом.

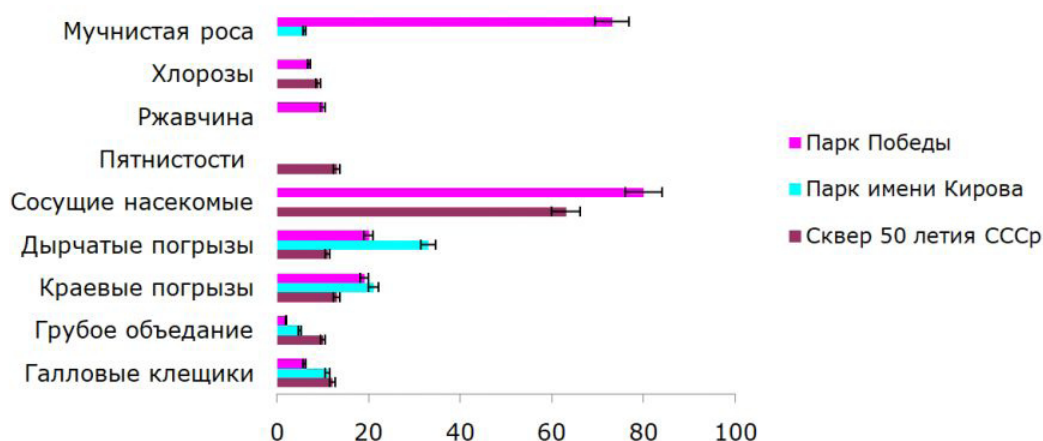


Рис. 2. Сравнение интенсивности повреждений листьев березы (%) в г. Кирове
Fig. 2. Comparison of the intensity of damage to birch leaves (%) in Kirov

На территории г. Кирова произрастают два вида липы – липа сердцевидная (*Tilia cordata*), являющаяся наиболее массовым видом, и липа пушистая (*Tilia tomentosa*), встречающаяся на редких и изолированных участках города. Нами изучалась липа сердцевидная. Данный вид произрастал во всех без исключения районах исследования.

Во всем комплексе вредителей своей наибольшей численностью выделялись сосущие насекомые (82.3 %). Немаловажно, что среди минирующих вредителей на листьях липы были обнаружены мины инвазионного вида липовой моли-пестрянки (*Phyllonorictor issikii*). Из повреждений, которые были вызваны прочими патогенами, наиболее массовыми являлись пятнистости (38.6 %).

Как видно из представленной диаграммы (рис. 3), комплекс вредителей липы имеет примерно одинаковую структуру на разных участках. Стоит отметить то, что сосущие насекомые, которые практически на всех участках вызывают наиболее массовые повреждения листьев, в наименьшем количестве были обнаружены в Дендропарке

– участке исследования, который является особо охраняемой природной территорией и расположен на самом отдаленном расстоянии от промышленных объектов городской инфраструктуры. Пятнистости, вызванные различными паразитическими грибами, преобладают в парке имени С. М. Кирова. К тому же из графиков можно увидеть, что деятельность грызущих вредителей на всех участках находится в одних и тех же пределах при небольших отклонениях.

Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) произрастала на всех исследуемых участках кроме сквера 50-летия СССР. Среди членистоногих фитофагов наибольшее количество повреждений было вызвано минирующими вредителями (около 50 %). Грызущие вредители были отмечены на уровне до 25 %. Единично встречались галлообразователи. Сосущие насекомые находились на уровне 7.8 %.

Среди повреждений, вызванных болезнями, вирусами и грибами, выделяются пятнистости (46.8 %) и ржавчина (26.5 %), хлорозы и некрозы встречались единично. Мучнистая роса выявлена не была.

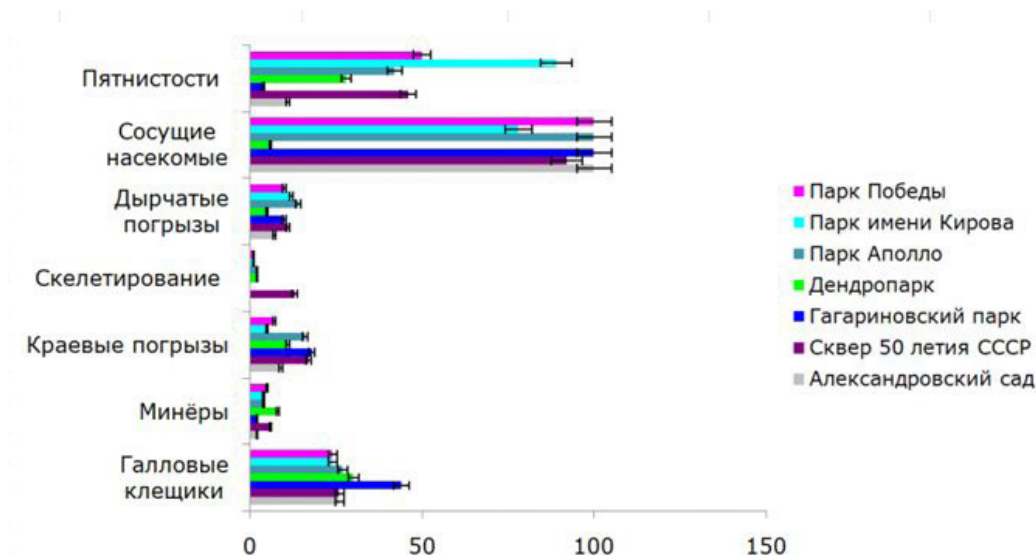


Рис. 3. Сравнение интенсивности повреждений листьев липы (%) в г. Кирове
Fig. 3. Comparison of the intensity of damage to linden leaves (%) in Kirov

Распределение групп повреждений (рис. 4) на листьях рябины показывает, что число листьев, на которых обитают минирующие насекомые, достигает своего минимума на участке исследования, который находится в промышленной зоне города. Если в зеленых насаждениях, произрастающих в селитебных и рекреационных зонах, численность минеров остается на стабильно высоком уровне, то, сравнивая эти данные с цифрами, полученными из зеленых насаждений в промышленных районах, можно увидеть, что интенсивность минирования листьев

снижается в несколько раз. Значимо большей по сравнению с остальными участками была повреждаемость рябины пятнистостями в Дендропарке. Дендропарк является рекреационной, особо охраняемой природной территорией, которая находится на достаточно большом удалении от источников загрязнения атмосферного воздуха, воды и почвы. Возможно, именно отсутствие этих факторов и повлияло на массовое размножение фитопатогенных грибов, которые вызывают пятнистости на рябине.

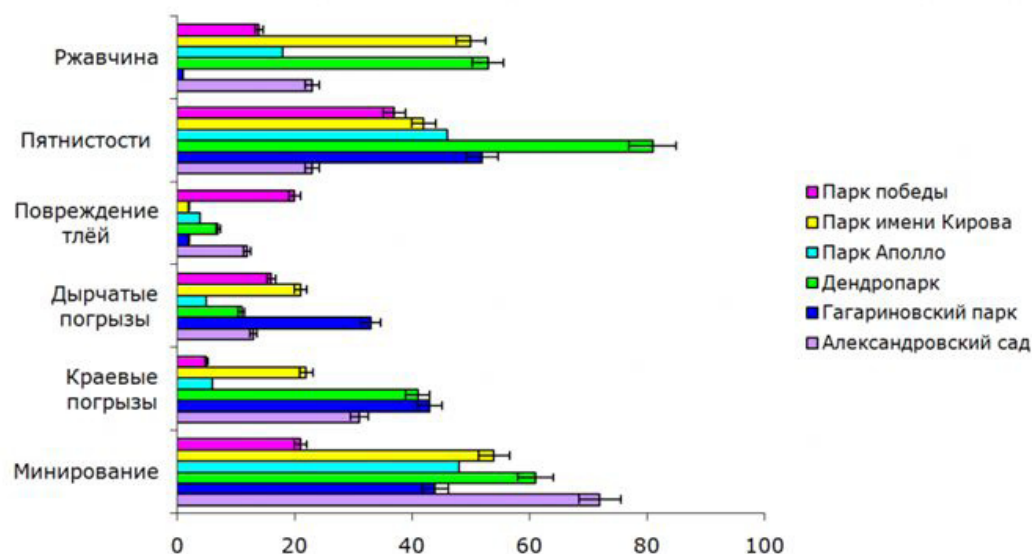


Рис. 4. Сравнение интенсивности повреждений листьев рябины (%) в г. Кирове
Fig. 4. Comparison of the intensity of damage to rowan leaves (%) in Kirov

Сбор листьев вяза гладкого (*Ulmus laevis*) проводился в зеленых насаждениях, находящихся в парке Аполло, Гагариновском парке и Дендрологическом парке лесоводов Кировской области. Все территории, где произрастал вяз, являются лесопарковыми, также их можно охарактеризовать как относительно не загрязненные различными типами поллютантов. На вязе гладком нами было обнаружено 12 типов повреждений. Самыми массовыми были повреждения листьев, вызванные сосущими насекомыми, доля которых составила 37.3 % из всего собранного материала. Также стоит выделить присутствие галлообразующих насекомых на уровне 11.3 %. В общем комплексе галлообразователей на вязе нами были обнаружены галлы, вызванные членистоногими

семейства Pemphigidae в количестве 11 % от общего числа листьев, где присутствовали галлы.

Все территории, где произрастал вяз, можно охарактеризовать как относительно незагрязненные, но на ООПТ наблюдалось резкое увеличение численности галловых клещиков (рис. 5), в то время как на селитебных они встречались единично. Важно отметить ситуацию с повреждениями вяза гладкого тлей, которая была обычным вредителем в селитебных районах, однако на ООПТ данных вредителей обнаружено не было. Также количество обнаруженных пятнистостей на листьях резко возрастает на участке парк Аполло и достигает своего минимума в Дендропарке, причины такого явления мы объяснить не можем.

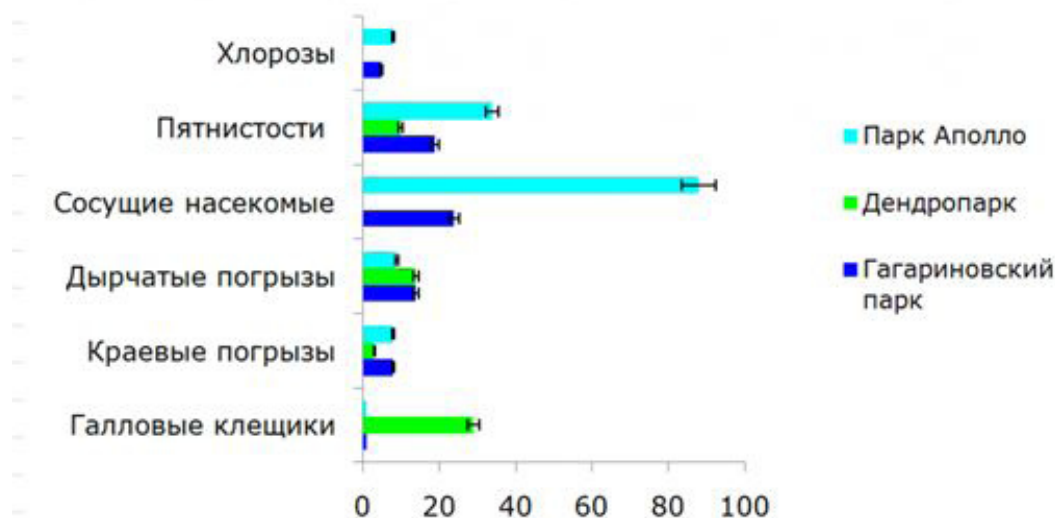


Рис. 5. Сравнение интенсивности повреждений листьев вяза гладкого (%) в г. Кирове
Fig. 5. Comparison of the intensity of damage to the leaves of white elm (%) in Kirov

Тополь дрожащий (*Populus tremula*) встречался только на двух участках – Дендрологический парк лесоводов Кировской области и парк Победы. Данный вид растений в наибольшей степени был поврежден листогрызами, вызывающими скелетирование (процент скелетирования составлял порядка 35.5 %). Также в равной степени со скелетированием осину повреждали и сосущие вредители (35 %). Галловые клещики обнаруживались в 17.5 % случаев, а минирование носило крайне редкий, единичный характер (0.5 %). В основном комплекс членистоногих филлофагов на осине был представлен листогрызущими вредителями. Также почти на половине собранного и изученного биоматериала была обнаружена ржавчина (54 %) и довольно часто пятнистость (39 %). Хлорозы,

некрозы и мучнистая роса носили единичный характер.

Дуб черешчатый и черемуха обыкновенная произрастали в Александровском саду и Дендрологическом парке соответственно. Грызущие и минирующие насекомые повреждали дуб и черемуху с практически одинаковой интенсивностью (см. рис. 5), стоит отметить тот факт, что членистоногие, вызывающие скелетирование, на черемухе обыкновенной обнаружены не были. Сосущие насекомые активно повреждали дуб черешчатый, повреждаемость листьев была на уровне 51 %, на черемухе обыкновенной данный тип вредителей встречался единично и редко. Обратная ситуация зафиксирована с галлообразующими насекомыми: если на черемухе галлообразователи были заме-

чены на 39 % собранных листьев, то на дубе их не было вовсе.

Среди повреждаемости различного рода патогенами стоит отметить заражение дуба черешчатого мучнистой росой на уровне 64 % и практически полное отсутствие каких-либо видимых следов грибов, бактерий и вирусов на листьях черемухи обыкновенной.

Обсуждение

Исходя из данных о пространственном распределении повреждений листьев березы повислой (*Betula pendula*) можно говорить о положительном влиянии деятельности человека на приспособленность к выживанию и размножению таких патогенов, которые своей жизнедеятельностью вызывают повреждения мучнистой росой и ржавчиной.

Липовая моль-пестрянка – вредитель, повреждающий листья липы мелколистной (*Tili cordata*), был впервые обнаружен Т. Курматовой в 1963 г. в Японии. В 1977 г. вид был отмечен в Приморье, а в 1983 г. – в Корее (Ермолаев, 2011). В настоящее время ареал обитания минера значительно расширился, этот вредитель обнаружен во многих городах России, а также (с 1990-х гг.) – во многих странах Европы. На территории г. Кирова на протяжении 2015–2018 гг. проводился мониторинг численности популяции данного вида (Зиновьев, 2019). Популяция липовой моли-пестрянки варьировалась в разных пределах, достигая своего минимума в 2017 г., а затем резко повышая свою численность в 2018 г. На территории г. Кирова в 2020 г. также был замечен этот вредитель, но его популяция оставалась на довольно низком уровне, что может свидетельствовать о том, что вид находится на начальной стадии развития инвазии и не до конца адаптировался к комплексу факторов, которые характеризуют исследуемую территорию.

Библиография

- Ашихмина Т. Я., Домрачева Л. И., Широких И. Г. и др. Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги Европейского Северо-Востока. Киров: ООО «Радуга-ПРЕСС», 2012. 282 с.
- Бельская Е. А., Воробейчик Е. Л. Изменение трофической активности филлофагов березы в градиенте загрязнения выбросами среднеуральского медеплавильного завода // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22, № 3. С. 486–495.
- Ермолаев И. В. Экологические последствия инвазии *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в липовых лесах Удмуртии // Зоологический журнал. 2011. Т. 90, № 6. С. 717–723.
- Гляковская Е. И., Жоров Д. Г., Буга С. В. Фенологические группы инвазивных видов членистоногих-фитофагов – вредителей зеленых насаждений Гродненского Понеманья // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. Біялогія. 2018. № 4. С. 49–53.
- Зиновьев В. В. Липовая моль-пестрянка *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) в городе Киров // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов: XXVI Всероссийская молодежная научная конференция (с элементами научной школы), посвященная 75-ле-

Различная интенсивность повреждения листьев сосущими насекомыми может быть связана с давлением со стороны деятельности человека. На территориях, относительно более подверженных влиянию антропогенной деятельности, популяция сосущих насекомых находится на уровне выше, чем на территориях, которые отдалены от объектов промышленной и транспортной инфраструктуры. Наши данные о повышении роли сосущих насекомых в урбанизированной среде согласуются с данными ранее проведенных исследований в других регионах (Mingaleva et al., 2011). Очаги распространения повреждаемости галловыми клещиками не носят какого-либо закономерного распределения по отношению к антропогенной деятельности.

Заключение

На семи участках на территории г. Кирова в течение вегетационного сезона 2020 г. было оценено повреждение листьев семи видов деревьев вредителями и болезнями. В ходе исследования было выявлено 15 типов повреждений. Наиболее распространенными были повреждения, вызванные членистоногими фитофагами. Из всех видов деревьев наиболее сильно повреждалась осина, наименее – вяз гладкий. Сосущие насекомые представлены различными видами тлей, они были самыми массовыми из всех наблюдаемых повреждений листовой. Единственными типами повреждений, которые присутствовали на всех видах деревьев, были повреждения, вызванные грызущими насекомыми. Таким образом, галлообразователи и сосущие насекомые могут являться индикаторами условий урбанизированной среды. Интенсивность повреждения грызущими насекомыми напрямую не связана с уровнем антропогенного воздействия.

- тию А. И. Таскаева. Сыктывкар, 2019. С. 49–53.
- Мозолевская Е. Г., Селиховкин А. В., Ижевский С. С. и др. Лесная энтомология. М.: Академия, 2010. 416 с.
- Новикова Ю. О., Рябова Е. В. Особенности цветочно-декоративного озеленения г. Кирова // Экология родного края: проблемы и пути решения: Сб. материалов Всероссийской научно-практической конференции (22–24 апреля 2015 г.). Киров, 2015. С. 19–22.
- Пестов С. В., Тычинкина И. Г., Огородникова С. Ю. Влияние галловых клещей на состояние ассимиляционного аппарата липы сердцевидной // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 44. С. 188–201.
- Тарасова О. В. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: Видовой состав и особенности динамики численности : Дис. ... д-ра с.-х. наук. Новосибирск, 2004. 180 с.
- Турмухаметова В. И. Оценка состояния лиственных деревьев и состава филлофагов в условиях г. Йошкар-Олы // Самарский научный вестник. 2017. Т. 6, № 4. С. 80–84.
- Федорова Н. Б. Зеленые насаждения Санкт-Петербурга и мониторинг их состояния // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2009. № 5. С. 202–206.
- Estevão A., Kleber D. Herbivory – induced stress: Leaf developmental instability is caused by herbivore damage in early stages of leaf development // Ecological Indicators. 2016. Vol. 61, No 2. P. 359–365.
- Egerer M. H., Liere H., Lin B. B., Jha S., Bichier P., Philpott S. M. Herbivore regulation in urban agroecosystems: Direct and indirect effects // Basic and Applied Ecology. 2018. Vol. 29. P. 44–54.
- Hahn P., Maron J. Plant water stress and previous herbivore damage affect insect performance // Ecological entomology. 2018. Vol. 43. Issue 1. P. 47–54.
- Mingaleva N. A., Pestov S. V., Zagirova S. V. Health status and biological damage to tree leaves in green areas of Syktyvkar // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, No 3. P. 310–318.

BIOLOGICAL DAMAGE OF TREE LEAVES IN GREEN SPACES OF THE CITY OF KIROV

ZINOVJEV

Vladislav Vyacheslavovich *Vyatka state university, vladislavzinovjev@yandex.ru*

PESTOV

Sergey Vasiljevich *PhD, Vyatka state university, atylotus@mail.ru*

Keywords:

leaf damage
phytophages
green spaces
leaf chlorosis
leaf necrosis
phytopathogenic fungi

Summary: The article presents the results of a study of various pests that damage the leaves of seven species of woody plants – silver birch, small-leaved linden, rowan, white elm, trembling poplar, pollard oak and bird cherry on the territory of the city of Kirov. We surveyed seven parks and squares, which are located in residential and industrial areas. For the study, samples were carried out of 100 leaves for each type of plant from each site. The material was collected during the growing season of 2020. In total, 15 types of damage were detected on the studied tree species. Of all the types of damage to foliage, only 10 types were caused by arthropod phytophages, the remaining five types were caused by other causes. Also, mine damage caused by the invasive pest of the small-leaved linden – the linden moth – midget moth (*Phyllonorycter issikii*) was found on territories that were different in their purpose and conservation status. During the study, it was found out that the damage caused by sucking insects, which are represented by various species of aphids, were the most massive (37.4 % of the total number of analyzed leaf blades) of all the observed types of damage. The damage caused by gall aphids (less than 1 %) and leaf miner flies (less than 1 %), which were found on white elm and silver birch, respectively, were isolated on the territory of the city of Kirov. Indicators of urbanized environment conditions are gall-forming and sucking insects. The intensity of damage caused by gnawing insects is not directly related to the level of anthropogenic impact.

Received on: 27 May 2020

Published on: 06 December 2020

References

- Ashihmina T. Ya. Domracheva L. I. Shirokih I. G. Features of urban ecosystems of the southern taiga subzone of the European Northeast. Kirov: OOO «Raduga-PRESS», 2012. 282 p.
- Bel'skaya E. A. Vorobeychik E. L. Change in the trophic activity of birch phyllophages in the gradient of pollution by emissions of the middle-Ural copper smelter, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2015. T. 22, No. 3. P. 486–495.
- Egerer M. H., Liere H., Lin B. B., Jha S., Bichier P., Philpott S. M. Herbivore regulation in urban agroecosystems: Direct and indirect effects, Basic and Applied Ecology. 2018. Vol. 29. P. 44–54.
- Ermolaev I. V. Ecological consequences of invasion of *Phyllonorycter issikii* (Lepidoptera, Gracillariidae) in lime forests of Udmurtia, Zoologicheskiy zhurnal. 2011. T. 90, No. 6. P. 717–723.
- Estevão A., Kleber D. Herbivory – induced stress: Leaf developmental instability is caused by herbivore damage in early stages of leaf development, Ecological Indicators. 2016. Vol. 61, No 2. P. 359–365.
- Fedorova N. B. Green spaces of St. Petersburg and monitoring of their condition, Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik. 2009. No. 5. P. 202–206.
- Glyakovskaya E. I. Zhorov D. G. Buga S. V. Phenological groups of invasive species of arthropods – phytophages – pests of green spaces of the Grodno region, Vesnik Vicebskaga dzyarzhaynaga universiteta. Biyalogiya. 2018. No. 4. P. 49–53.
- Hahn P., Maron J. Plant water stress and previous herbivore damage affect insect performance, Ecological entomology. 2018. Vol. 43. Issue 1. P. 47–54.
- Mingaleva N. A., Pestov S. V., Zagirova S. V. Health status and biological damage to tree leaves in green areas of Syktyvkar, Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, No 3. P. 310–318.
- Mozolevskaya E. G. Selihovkin A. V. Izhevskiy S. S. Forest entomology. M.: Akademiya, 2010. 416 p.
- Novikova Yu. O. Ryabova E. V. Features of floral and decorative gardening in Kirov, Ekologiya rodnogo kraya: problemy i puti resheniya: Sb. materialov Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferencii (22–24 aprelya 2015 g.). Kirov, 2015. P. 19–22.

- Pestov S. V. Tychinkina I. G. Ogorodnikova S. Yu. The influence of gall mites on the state of the assimilation apparatus of the small-leaved lime tree, Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2018. No. 44. P. 188–201.
- Tarasova O. V. Insects-phylophages of urban green spaces: Species composition and features of population dynamics: Dip. ... d-ra s, h. nauk. Novosibirsk, 2004. 180 p.
- Turmuhametova V. I. Assessment of the state of deciduous trees and the composition of phyllophages in the conditions of Yoshkar-Ola, Samarskiy nauchnyy vestnik. 2017. T. 6, No. 4. P. 80–84.
- Zinov'ev V. V. Linden moth-midget moth Phyllonorycter issikii (Lepidoptera, Gracillariidae) in the city of Kirov, Aktual'nye problemy biologii i ekologii: Materialy dokladov: XXVI Vserossiyskaya molodezhnaya nauchnaya konferenciya (s elementami nauchnoy shkoly), posvyaschennaya 75-letiyu A. I. Taskaeva. Syktyvkar, 2019. P. 49–53.



УДК 504.06

ИССЛЕДОВАНИЕ УРОВНЯ ШУМА НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДА ПЕТРОЗАВОДСКА

ИОФФЕ

Анастасия Олеговна

Петрозаводский государственный университет,

ana.ioffe@gmail.com

ГАВРИЛОВА

Ольга Ивановна

Петрозаводский государственный университет, ogavril@mail.ru

Ключевые слова:

шум
шумомер
экологическое
загрязнение
шумовая карта

Аннотация: Шумовое загрязнение – важнейший экологический показатель городской среды. Шум является одним из наиболее агрессивных видов загрязненности городских территорий. В статье представлен литературный обзор понятия шумового загрязнения, указано влияние шума на человека. Исследована городская территория (город Петрозаводск) на предмет шумового загрязнения. Для исследования была выбрана основная часть города (за исключением отдаленных районов – Сулажгора, Пятый поселок, Соломенное). Измерение проводилось прибором «Шумомер ШУМ-1М30». Изучены показатели шума в разное время года, а также на различных по интенсивности использования территориях – парки, скверы, вдоль автомобильных дорог и магистралей. В процессе исследования было выполнено 3274 измерения. В период листвы (летний период) минимальное значение уровня шума 25 дБА наблюдалось в парках и скверах, где достаточное количество зеленых насаждений. Максимальное значение 52 дБА наблюдалось в районе крупных городских магистралей. В осенний (безлиственный) период минимальное значение уровня шума – 30 дБА, максимальное значение – 59 дБА наблюдалось также в районе крупной городской магистрали и составило 606 автотранспортных средств в час, в т. ч. 45 грузовых автотранспортных средств. По результатам исследования составлены шумовые карты, которые отражают уровни шумового загрязнения городской среды в летний и осенний периоды. Построение карты выполнялось при помощи программного обеспечения SOUNDPLAN с последующей обработкой в Adobe Photoshop. Исследование шумового загрязнения г. Петрозаводска показало, что в целом уровень шума в городе в рамках нормы. Наиболее шумные участки наблюдаются в местах скопления автомашин, а также в местах, в которых отсутствует озеленение.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. А. Литвинова

Получена: 17 июня 2019 года

Подписана к печати: 29 декабря 2021 года

Введение

В крупных городах с развитой системой промышленности и транспортной инфраструктурой население подвергается воздействию разнообразных антропогенных факторов, которые существенно изменяют окружающую среду и оказывают отрицательное влияние на здоровье населения. Шум явля-

ется одним из наиболее агрессивных видов загрязненности городских территорий, государственных учреждений и жилых домов (Макашев, Петров, 2008; Карагодина и др., 1983; Архангельский, Кирилов, 2012; Лунц, 1974). Во многих городах России составлены шумовые карты, отражающие характер воздействия акустических полей на население.

Создание шумовой карты города – способ борьбы с повышенным уровнем шумового загрязнения городов. С помощью карты можно оценить состояние шумового режима улиц. Поэтому составление таких карт, способствующих грамотному проектированию зеленых насаждений и перераспределению транспортных потоков, является актуальной задачей на сегодняшний день (Архангельский, Кирилов, 2012; Суворов, Шкаринов, 1979; Беликов, 2012; Гордеев, Кулагин, 2014; Зурабова, 2011; Приборы..., 2015; Лагутина и др., 2019).

Уровень шума в 20–30 дБ практически безвреден для человека. Это естественный шумовой фон, без которого невозможна человеческая жизнь. Уровень шума в ночное время (с 22 до 7 ч утра) не должен превышать 35 дБ (СН 2.2.4/2.1.8 562–96..., 2021; ГОСТ Р 53187–2008..., 2009; Подольский, 1996; Карагодина, 1979). Превышение этих значений может привести к появлению психосоматических заболеваний (Макашев, Петров, 2008; ГОСТ 12.1.003–83..., 2002; Лунц, 1974; Лыков и др., 2019; Погонишева и др., 2015).

Материалы

Измерение шума проводилось на территории города Петрозаводска (Республика Карелия, РФ). Для исследования была выбрана основная часть города (за исключением отдаленных районов – Сулажгора, Пятый поселок, Соломенное) (рис. 1). Площадь исследуемой территории составляет 4.98 км.

Данная территория включает большое количество оживленных магистралей: пр. Ленина, пр. А. Невского, ул. Чапаева, ул. Красноармейская, ул. Кирова и др. Значительное количество светофоров в центральной части города является одной из причин повышенного уровня шума (в момент старта уровень шума в 3–10 раз выше, чем уровень шума равномерно работающей машины). Уплотнительная застройка центральной части города также является причиной повышенного шумового уровня (шум работающих строительных машин, уменьшение количества зеленых насаждений с целью увеличения площадей, предназначенных для жилого строительства).



Рис. 1. Место проведения исследования

Fig. 1. Study area

Методы

Измерение проводилось прибором «Шумомер ШУМ-1М30», предназначенным для измерения уровней стационарных неимпульсных звуков (шумов) относительно порогового значения в лабораторных и производственных условиях (Приборы и методы...,

2015).

Измерение проводилось в режиме А, который применяется для проведения измерений в окружающей среде, на рабочем месте. Измерение уровня шума осуществлялось летом и осенью (после опадения листвы), а также при отсутствии атмосферных

осадков и сильного ветра. Уровень шума измеряли в точках, удаленных на 5 м от автотранспортной магистрали. Для точности каждого результата длительность вычисления составляла не менее 5 мин. Микрофон шумомера направляли в сторону источника шума на расстоянии полуметра от наблюдателя. Для получения максимального значения уровня шума были проведены расчеты количества автотранспортных средств в течение дня (в трех временных промежутках). Пиковое значение количества машин пришлось на промежуток с 12:00 до 15:00 во всех исследуемых точках (расчет проводился с постобработкой видеозаписей). Максимальное значение автомобильного потока наблюдалось на пр. А. Невского и составило 606 автотранспортных средств в час, в т. ч. 45 грузовых автотранспортных средств.

Построение карты выполнялось при помощи программного обеспечения SOUNDPLAN с последующей обработкой в Adobe Photoshop.

Результаты

В процессе исследования было выполнено 3274 измерения. Для каждой точки из серии измерений выделялись максимальное и минимальное значения уровня шума. В летний период минимальное значение

уровня шума 25 дБА наблюдалось в парках и скверах. Это связано с наличием зеленых насаждений, их многоярусной посадкой и возможностью выполнять роль шумозащитных экранов. Максимальное значение 52 дБА наблюдалось на ул. Ровио, что связано с неравномерными посадками вдоль автомобильной дороги без признаков ярусности. В осенний (безлиственный) период минимальное значение уровня шума зафиксировано на уровне 30 дБА на ул. Лизы Чайкиной. Максимальное значение 59 дБА наблюдалось на Лососинском шоссе (полное отсутствие зеленых насаждений). Максимальные значения в большинстве случаев приурочены к местам задержки транспортного потока (пешеходный переход, светофор). Также уровень шума повышен в местах, где создано неграмотное озеленение (однорядная разреженная посадка) или оно вообще отсутствует. Распределения уровней шума в зависимости от интенсивности представлены на рис. 2 и 3.

В осенний (безлиственный) период преобладают значения уровня шума в промежутке от 38 до 42 дБА (29.4 %), в летний период – от 30 до 34 дБА (29.5 %), что связано со способностью зеленых насаждений уменьшать уровень шума.

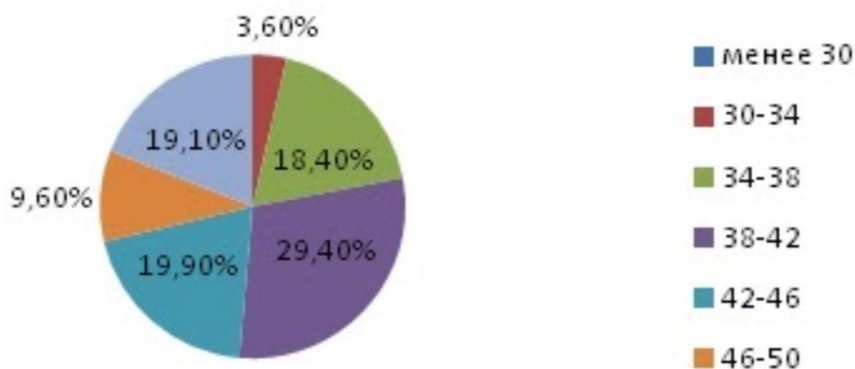


Рис. 2. Соотношение максимальных значений уровня шума осенью (без листьев)

Fig. 2. The ratio of the maximum values of the noise level in autumn (without leaves)

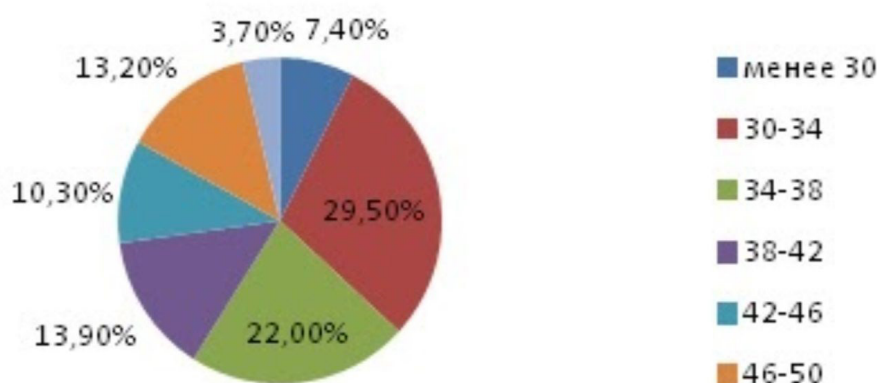


Рис. 3. Соотношение максимальных значений уровня шума летом
Fig. 3. The ratio of the maximum values of the noise level in summer

Обсуждение

Шумовые карты города наглядно показывают проблемные зоны, позволяют определить источники шумового загрязнения и его причины. По результатам исследования составлены шумовые карты, которые отражают уровни шумового загрязнения городской среды в летний (рис. 4) и осенний (рис. 5) пе-

риоды. Территории с критическим уровнем шума требуют быстрого реагирования, создания эстетически красивых многоядных зеленых насаждений вдоль улиц города. Ассортимент древесных пород позволяет создать многогранные композиции и по максимуму отказаться от размещения шумозащитных экранов, т. к. архитектура города не позволяет их повсеместное использование.

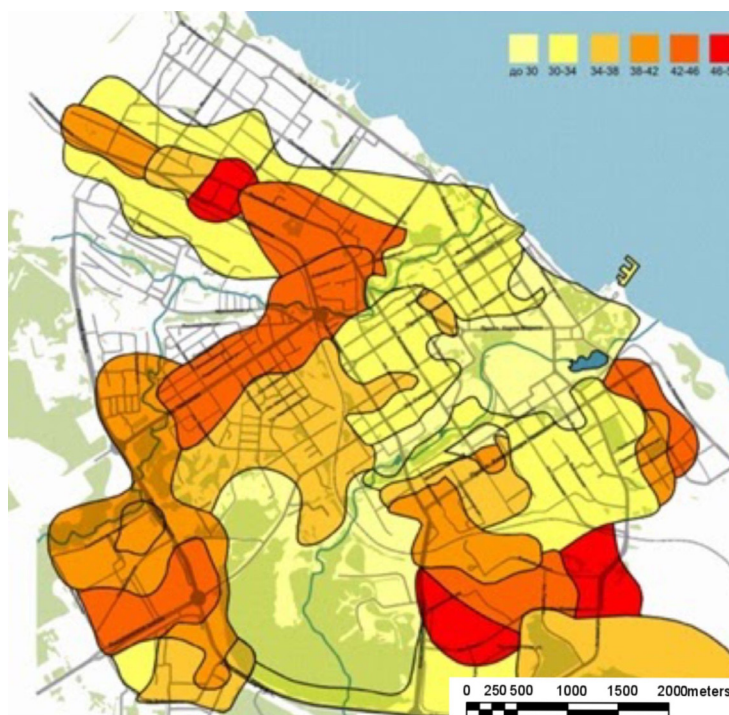


Рис. 4. Шумовая карта г. Петрозаводска в летний период
Fig. 4. Noise map of Petrozavodsk city in the summer

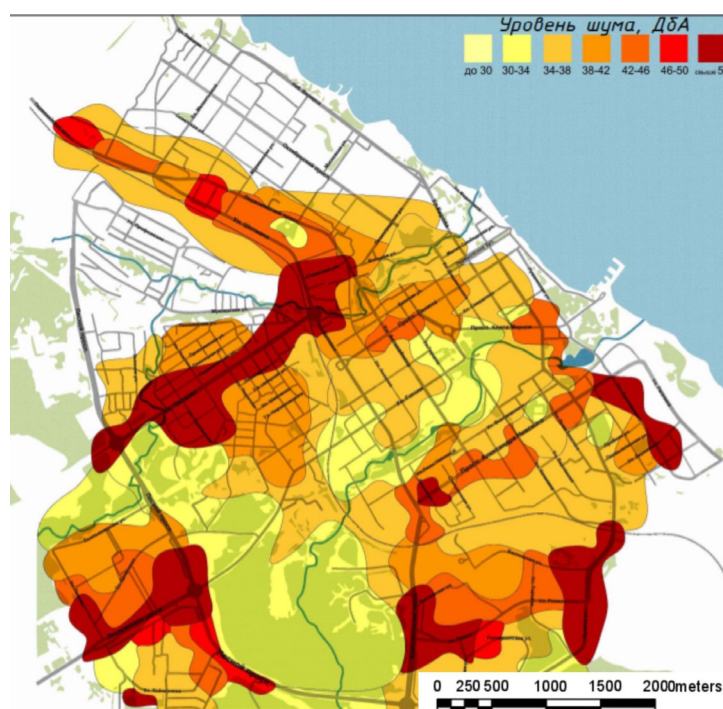


Рис. 5. Шумовая карта г. Петрозаводска в осенний период
Fig. 5. Noise map of Petrozavodsk city in the autumn

Заключение

Шум – один из видов экологического загрязнения, источник дискомфорта для жителей города, провокатор различных заболеваний. Поэтому борьба с негативным шумом – важнейшее мероприятие в крупных городах и селах. Различные методы борьбы с шумовым загрязнением позволяют существенно снизить его негативное воздействие.

Исследование шумового загрязнения г. Петрозаводска показало, что в целом уровень шума в городе в рамках нормы. Наиболее шумные участки наблюдаются в местах скопления автомашин, а также в местах, в которых отсутствует озеленение. В летний пе-

риод минимальное значение уровня шума 25 дБ наблюдалось в парках и скверах. Это связано с наличием зеленых насаждений. Максимальное значение 52 дБ зафиксировано на крупной магистрали города – ул. Ровио. В осенний (безлиственный) период минимальное значение уровня шума зафиксировано 30 дБ на ул. Лизы Чайкиной. Максимальное значение 59 дБ наблюдалось на Лососинском шоссе.

Для улучшения экологической ситуации рекомендуется создание грамотного озеленения наиболее проблемных зон, а также перераспределение автомобильных потоков.

Библиография

- Архангельский В. И., Кириллов В. Ф. Гигиена и экология человека . М., 2012. 176 с.
- Беликов А. О. Уменьшение уровня автомобильного шума на городских улицах // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 9: Исследования молодых ученых. 2012. № 10. С. 62–63.
- Гордеев Ю. А., Кулагин А. А. Шумозащитные свойства зеленых насаждений на урбанизированных территориях // Вестник Удмуртского государственного университета. Биология. Науки о земле. 2014. Вып. 1. С. 7–13.
- ГОСТ Р 53187–2008. Акустика. Шумовой мониторинг городских территорий . М.: Стандартинформ, 2009.
- ГОСТ 12.1.003–83. Шум. Общие требования безопасности . М.: ИПК Изд-во стандартов, 2002.
- Зурабова И. В. Зеленые насаждения на улицах города как инструмент улучшения экологической ситуации в дворовых пространствах // Научный потенциал молодых ученых для инновационного развития строительного комплекса Нижнего Поволжья: материалы Международной научно-практической конференции, 24 декабря 2010 г., г. Волгоград: в 2-х ч. Ч. II. Волгоград: ВолгГАСУ, 2010. С. 258–260.
- Карагодина И. Л. Борьба с шумом и вибрацией в городах . М.: Медицина, 1979. 160 с.
- Карагодина И. Л., Осипов Г. Л., Шишкин И. А. Городские, коммунально-жилищные шумы и борьба с

- ними . М.: Медицина, 1983. 168 с.
- Лагутина Н. В., Новиков А. В., Сумарукова О. В. Оценка изменения уровня шума от наземного транспорта г. Москвы // Материалы VIII Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием «Защита от шума и вибрации», 19–21 марта, Санкт-Петербург. СПб., 2019. С. 534–542.
- Лунц Л. Б. Городское зеленое строительство . М.: Стройиздат, 1974. 287 с.
- Лыков И. Н., Николаева Т. С., Рахимов К. В. Экологические и социальные аспекты шумового загрязнения окружающей среды // Экология урбанизированных территорий. 2019. № 2. С. 80–84.
- Макашев В. А., Петров С. В. Опасные ситуации техногенного характера и защита от них: Учеб. пособие . М.: ЭНАС, 2008. 224 с.
- Погонышева И. А., Погонышев Д. А., Крылова А. А. Влияние шума на психофизиологические параметры и работоспособность организма человека // Вестник Нижневартковского государственного университета. 2015. № 1. С. 87–93.
- Подольский В. П. Воздействие транспортного шума, вибрации и электромагнитного излучения в зоне влияния автодорог . Воронеж, 1996. 98 с.
- Приборы и методы измерений и нормирование шума , 2015. URL: <http://delta-grup.ru/bibliot/16/70.htm> (дата обращения: 16.10.2021).
- СН 2.2.4/2.1.8 562–96. «Шум на рабочих местах, в помещениях жилых и общественных зданий и на территории жилой застройки» . URL: <https://base.garant.ru/71692342/> (дата обращения: 16.10.2021).
- Суворов Г. А., Шкаринов Л. Н. Влияние на организм человека и животных интенсивных и длительных шумовых воздействий // Экологическая физиология человека. М.: Наука, 1979. С. 240–291.

INVESTIGATION OF THE NOISE LEVEL IN THE CITY OF PETROZAVODSK

IOFFE

Anastasiya Olegovna

Petrozavodsk State University, ana.ioffe@gmail.com

GAVRILOVA

Olga Ivanovna

Petrozavodsk State University, ogavril@mail.ru

Keywords:

noise
sound level meter
environmental
pollution
noise pollution map

Summary: Noise pollution is the most important ecological indicator of the urban environment. Noise is one of the most aggressive types of urban pollution. The article presents a literary review of the concept of noise pollution and indicates the effect of noise on humans. The urban area (the city of Petrozavodsk) was investigated for noise pollution. The main part of the city was chosen for the study (with the exception of remote areas – Sulazhgora, 5-settlement, Solomennoye). The measurement was carried out with a device-sound level meter SHUM-1M30. Noise indicators were studied at different times of the year in areas of different intensity of use – parks, squares, along motorways and highways. In the course of the study, 3274 measurements were performed. During the foliage period (summer period), a minimum noise level of 25 dBA was observed in parks and squares, where there is a sufficient amount of green spaces. The maximum value of 52 dBA was observed in the area of major urban highways. In the autumn (leafless period), the minimum value of the noise level was 30 dBA, the maximum value of 59 dBA was also observed in the area of a major urban highway, where the traffic density was up to 606 vehicles per hour, including 45 cargo vehicles. Based on the results of the study, noise maps were compiled that reflect the levels of noise pollution of the urban environment in the summer and autumn. The maps were compiled with SOUNDPLAN software with subsequent processing in Adobe Photoshop. The study of noise pollution in the city of Petrozavodsk showed that, in general, the level of noise pollution in the city is within the norm. The noisiest areas are observed in places of vehicle clusters, as well as in places where there is no landscaping.

Reviewer: N. A. Litvinova

Received on: 17 June 2019

Published on: 29 December 2020

References

- Acoustics. Noise monitoring of urban areas. M.: Standartinform, 2009.
- Arhangel'skiy V. I. Kirillov V. F. Hygiene and human ecology. M., 2012. 176 p.
- Belikov A. O. Reducing traffic noise on city streets, Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 9: Issledovaniya molodyh uchenykh. 2012. No. 10. P. 62–63.
- Gordeev Yu. A. Kulagin A. A. Noise-protective properties of green spaces in urbanized areas, Vestnik Udmurtskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle. 2014. Vyp. 1. P. 7–13.
- Instruments and methods of measurement and noise regulation, 2015. URL: <http://delta-grup.ru/bibliot/16/70.htm> (data obrascheniya: 16.10.2021).
- Karagodina I. L. Osipov G. L. Shishkin I. A. Urban, communal and residential noise and the fight against it. M.: Medicina, 1983. 168 p.
- Karagodina I. L. Combating noise and vibration in cities. M.: Medicina, 1979. 160 p.
- Lagutina N. V. Novikov A. V. Sumarukova O. V. Assessment of changes in the noise level from ground transport in Moscow, Materialy VIII Vserop. nauchno-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem «Zashchita ot shuma i vibratsii», 19–21 marta, Sankt-Peterburg. SPb., 2019. P. 534–542.
- Lunc L. B. Urban green building. M.: Stroyizdat, 1974. 287 p.
- Lykov I. N. Nikolaeva T. S. Rahimov K. V. Ecological and social aspects of noise pollution of the environment, Ekologiya urbanizirovannykh territoriy. 2019. No. 2. P. 80–84.
- Makashev V. A. Petrov S. V. Dangerous situations of man-made nature and protection from them. M.: ENAS, 2008. 224 p.
- Noise at workplaces, in the premises of residential and public buildings and on the territory of residential development. URL: <https://base.garant.ru/71692342/> (data obrascheniya: 16.10.2021).

Noise. General safety requirements. M.: IPK Izd-vo standartov, 2002.

Podol'skiy V. P. Impact of traffic noise, vibration and electromagnetic radiation in the area of influence of motorways. Voronezh, 1996. 98 p.

Pogonysheva I. A. Pogonyshev D. A. Krylova A. A. Influence of noise on psychophysiological parameters and working capacity of the human body, Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta. 2015. No. 1. P. 87–93.

Suvorov G. A. Shkarinov L. N. The effect of intense and prolonged noise exposure on the human and animal organism, Ekologicheskaya fiziologiya cheloveka. M.: Nauka, 1979. P. 240–291.

Zurabova I. V. Green spaces on city streets as a tool for improving the environmental situation in courtyard spaces, Nauchnyy potencial molodyh uchenykh dlya innovacionnogo razvitiya stroitel'nogo kompleksa Nizhnego Povolzh'ya: materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii, 24 dekabrya 2010 g., g. Volgograd: v 2-h ch. Ch. II. Volgograd: VolgASU, 2010. C. 258–260.



УДК 598.112.3:612.56

НЕОБЫЧНАЯ ВЕЧЕРНЯЯ АКТИВНОСТЬ УШАСТЫХ КРУГЛОГОЛОВОК (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) НА БАРХАНЕ САРЫКУМ (РЕСПУБЛИКА ДАГЕСТАН, РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ)

ОКШТЕЙН
Игорь Леонидович

Институт теоретической и экспериментальной физики имени А. И. Алиханова Национального исследовательского центра «Курчатовский институт», okstain@mail.ru

ЧЕРЛИН
Владимир Александрович

д. б. н., Дагестанский государственный университет, cherlin51@mail.ru

Ключевые слова:
ушастая круглоголовка
Phrynocephalus mystaceus
сумеречная активность
температура тела
Сарыкум
Дагестан

Аннотация: В разные сезоны 2019 и 2021 гг. у ушастых круглоголовок (*Phrynocephalus mystaceus*) на бархане Сарыкум (Дагестан) обнаружена сумеречная активность. С наступлением вечера ящерицы сначала зарывались в песок или уходили в норы (первичная вечерняя активность), но примерно через 50 мин., часто уже в глубоких сумерках, вновь выходили на поверхность и продолжали активность иногда почти в полной темноте еще примерно 30 мин. (вторичная вечерняя активность, сумеречная). Основная мотивация для сумеречной активности на Сарыкуме может быть связана с необходимостью дополнительного питания, поскольку пищевых объектов для них на бархане в дневное время по ряду причин недостаточно, а вечером там наблюдается массовый лет мелких кормовых насекомых. Сумеречная активность отмечалась у ушастых круглоголовок и в Астраханской области, но там мотивация для нее была явно другая. Вечерняя или даже ночная активность описана в литературе и для некоторых других обычно дневных видов рептилий. Некоторые из них при этом грелись в ночное время под лампами накаливания, используемыми в антропогенных ландшафтах для освещения (анолисы, агамиды). В этом случае лампы давали им возможность нагреваться до температур, позволяющих реализовать полную активность. Другие виды оставались активными после захода солнца, пока температуры внешней среды позволяли им удерживать температуру тела у минимальной границы температуры полной активности (анолисы, вараны, агамиды). Кардинальное отличие описанной нами сумеречной активности ушастых круглоголовок заключалось в том, что они в это время делали все, что и днем (питались, самцы пытались спариваться с самками, гоняли друг друга и подростков, осуществляли другие социальные коммуникации и т. п.), только температуры тела у них находились в диапазоне примерно на 10° ниже, чем днем.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Г. А. Лада

Получена: 22 ноября 2021 года

Подписана к печати: 16 декабря 2021 года

Введение

При изучении экологии ушастых круглоголовков (*Phrynocephalus mystaceus*) на бархане Сарыкум в Республике Дагестан (РФ) авторы обнаружили, что их суточная активность не заканчивалась после того, как они вечером покидали поверхность почвы.

Исследователям, когда-либо изучавшим экологию ушастых круглоголовков, было известно, что эти ящерицы – типично дневные, активные исключительно в жаркое дневное время при высоких температурах внешней среды и тела. Поэтому совершенно невероятно даже предположение о том, что они могут быть активны вечером, после захода солнца. Тем не менее наши наблюдения показали, что на Сарыкуме эти дневные ящерицы встречались активными даже в плотных сумерках, иногда почти в полной темноте (Окштейн и др., 2021).

Задача настоящей работы – описание сумеречной активности типично дневного вида ящериц, выявление ее отличительных особенностей и постановка ряда экологических и физиологических вопросов, проявившихся в данной ситуации, ответы на которые еще только предстоит найти.

Материалы

Исследования экологии ушастых круглоголовков проводились нами на бархане Сарыкум в Республике Дагестан летом и осенью 2019 и 2021 гг. В течение этого времени было зарегистрировано более 80 эпизодов сумеречной активности ушастых круглоголовков.

Методы

При исследовании экологии и суточной активности ушастых круглоголовков мы регистрировали утреннее появление круглоголовков из ночных убежищ (из ночных нор или из поверхностного слоя песка с глубины 3–4 см), дневную активность, а затем подготовку норы для ночевки и уход в ночное убежище.

Наблюдения за поведением ушастых круглоголовков мы проводили на регулярных маршрутах, а также в процессе подробного изучения поведения этих ящериц на полигоне размером 100 x 40 м. В процессе работы мы производили индивидуальное мечение круглоголовков, нанося на их спины номера большого размера с помощью спиртового маркера черного цвета. Эти номера были легко заметны издали, позволяли идентифицировать особей и наблюдать за их индивидуальным поведением, перемещениями,

причем не только на свету в дневное время, но и в глубоких сумерках, и даже в темноте в свете фонаря. Эти номера хорошо читались в течение всего сезона работы, а в отдельных случаях более или менее отчетливо были видны даже следующей весной.

Температуры тела ящериц измеряли с помощью электротермометра Mastech MS6512 фирмы Precision Mastech Enterprises. Температуры внешней среды (температуру воздуха на высоте 3 см над поверхностью почвы, температуру поверхности почвы, температуру в песке на глубине 5, 10 и 15 см) измеряли с помощью цифровых электротермометров DC-2 с выносными датчиками, размещенными на временной метеорологической площадке непосредственно в месте проведения работ. Методика термобиологических исследований описывалась нами ранее (Черлин, 2014 и др.).

В тексте часто используется термин «полная активность», который стоит определить. Полная активность – это тип активности, при котором рептилии находятся в физиологическом состоянии, в полной мере 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 (Черлин, 2014).

Все температуры в данной статье указываются в градусах Цельсия.

Результаты

В подавляющем большинстве географических точек, где живут ушастые круглоголовки, исследователи отмечали, что их дневная активность заканчивалась обычно примерно к 19–20 часам (Бадмаева и др., 1981; Банников и др., 1977; Богданов, 1960, 1962, 1965; Богданов, Сударев, 1989; Божанский, 2014; Джамирзоев и др., 2013; Доронин, 2013; Ждокова, 2013; Киреев, 1983; Литвинов, Югов, 2013; Лотиев, 2020; Мазанаева, 2009, 2020; Никольский, 1915; Параскив, 1956; Саид-Алиев, 1979; Тertyшников, 2002; Тertyшников, Горовая, 1984; Хонякина, 1962а, б, 1964; Черлин, Музыченко, 1983а; Шаммаков, 1981; Шнитников, 1928; Roitberg et al., 2000 и др.). К этому времени круглоголовки либо выкапывали ночную нору, либо тонули в песке, закапываясь в его поверхностный слой боковыми движениями тела. После этого исследователи отмечали их появление на поверхности только следующим утром.

На Сарыкуме мы отметили активность ушастых круглоголовок, которая отличалась от ожидаемой, многократно описанной другими авторами. Здесь, как и в других местах, круглоголовки вначале завершали дневную активность к 17:46–19:48, когда солнце переставало сильно греть и температуры окружающей среды заметно снижались. Не имея возможности поддерживать высокую температуру тела, ящерицы остывали, а затем закапывались в песок латеральными движениями так, что на поверхности оставалась только голова. В таком положении они пребывали примерно до 19:30–20:00 (в целом около 50 мин.). Затем, когда сгущались сумерки, некоторые ящерицы вылезали из нор или выкапывались из песка (рис. 1), и уже почти в полной темноте начинали вести вторую часть своей вечерней активности – сумеречную активность (табл. 1).

В ходе сумеречной активности круглоголовки успешно охотились на насекомых,

самцы преследовали молодых особей и друг друга. В сумерках мы наблюдали три неудавшихся попытки спаривания: в двух из них самец не смог догнать убегающую самку, а в одном случае самка приняла позу отказа от спаривания. Мало того, ящерицы активно коммуницировали друг с другом, скручивая и раскручивая хвост (рис. 2) и применяя другие демонстративные поведенческие реакции (топтанье на месте и т. п.).

При неожиданной встрече с человеком круглоголовки от него убегали, активно применяя различные уловки, как днем, многократно меняя направление движения в зависимости от перемещения человека, затаиваясь у основания кустов, забегая в непроглядную для человека зону за растительностью и прикапываясь там и др., т. е. вполне творчески и оперативно применяли весь репертуар своих защитных поведенческих реакций.



Рис. 1. Ушастые круглоголовки добровольно выкапываются из песка для начала вечерней активности. А – 17.06.2021, 19:55, фото В. А. Черлина. В – 22.06.2021, 19:20, фото с видео И. Л. Окштейна. Фотографии, сделанные с видеозаписей (рис. 1В, рис. 2) темные, недостаточно четкие и контрастные. Но технические возможности не позволяли сделать их более качественными. А если их все-таки сильно улучшить, применив Photoshop или другую подобную программу, то пропадет понимание того, что фото сделано почти ночью. Поэтому мы их оставили такими, какие они есть

Fig. 1. The toad-headed agama voluntarily dug out of the sand for the beginning of the evening activity. А – 17.06.2021, 19:55, photo by V. A. Cherlin. В – 22.06.2021, 19:20, photo from the video by I. L. Okshtein. The photographs taken from the video recordings (Fig. 1B, Fig. 2) are dark, insufficiently clear and contrasting. But the technical capabilities did not allow making them better. And if they would be improved by using Photoshop or another similar program, then the understanding that the photo was taken almost at night disappeared. Therefore, we left them as they are

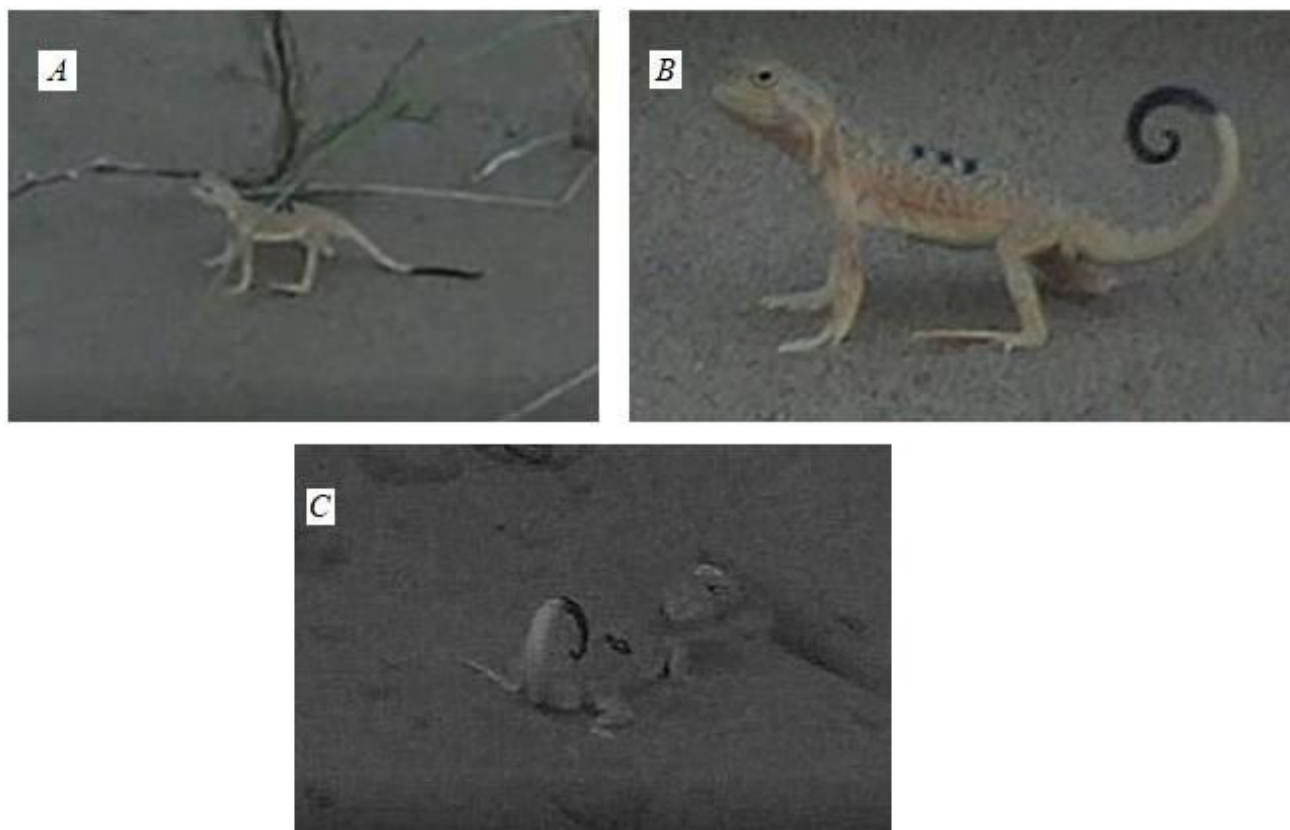


Рис. 2. Активность меченых ушастых круглоголовок на поверхности в сумерках. А – 22.06.2021, 19:30. В – 22.06.2021, 19:35. Фото с видео И. Л. Окштейна

Fig. 2. Activity of the toad-headed agama on the surface at dusk. А – 22.06.2021, 7:30 pm. В – 22.06.2021, 19:35. Photo from the video by I. L. Okshtein

Таблица 1. Время протекания вечерней активности ушастых круглоголовок на бархане Сарыкум в 2021 г.

Месяц	Время окончания дневной и вечерней активности (вместе с остыванием)		Время начала сумеречной активности		Время окончания сумеречной активности	
	час.	n	час.	n	час.	n
Июнь	17:34–19:48	8	19:31–20:03	14	19:58–20:23	7
Август	17:11–18:18	5	18:18–19:01	11	18:56–19:09	12

Перебегая с места на место на достаточно большие расстояния, ящерицы оставались приблизительно в границах своих «дневных» индивидуальных участков. Однако иногда сумеречная активность происходила далеко за границами их участков (например, у одного самца участки его дневной и сумеречной активности оказались разделены расстоянием более 50 м).

В результате можно констатировать, что в период сумеречной активности круглоголовки делали все то же самое, что и при дневной активности.

В сумерках круглоголовки были активны в среднем полчаса. Причем эта часть их ак-

тивности проходила зачастую уже в плотных сумерках или даже почти в темноте (см. рис. 1, 2).

Завершалась сумеречная активность полным закапыванием в песок латеральными движениями туловища либо выкапыванием ночных нор. Последние зарегистрированные нами встречи ушастых круглоголовок во время сумеречной активности на Сарыкуме происходили примерно в 20:10–20:20.

За период наблюдений 2019 и 2021 гг. мы зарегистрировали на бархане Сарыкум более 80 эпизодов сумеречной активности ушастых круглоголовок. В июне 2021 г. мы наблюдали 43 эпизода сумеречной актив-

ности, которую проявили 22 из 44 регулярно наблюдавшихся нами особей (7 из 15 самцов, 11 из 16 самок, 4 из 13 молодых особей предположительно 2020 г. рождения).

Двухфазная вечерняя активность на Сарыкуме типично дневного и высокотемпературного вида – ушастой круглоголовки – явление в целом необычное. Несмотря на то, что оно встречается здесь регулярно, опубликованные материалы по экологии этих ящериц непосредственно на Сарыкуме (Джамирзоев и др., 2013; Мазанаева, 2009, 2020; Хонякина, 1962а, б, 1964; Roitberg et al., 2000 и др.) показали, что до нас на бархане Сарыкум это явление никто не наблюдал.

Обсуждение

Типы вечерней активности ушастых круглоголовок

Как мы уже говорили в разделе «Результаты», ситуация с окончанием дневной активности получается достаточно однородная для всех мест обитания – круглоголовки заканчивают активность примерно к 19–20 часам. Но эта одинаковость результатов, выраженных в публикациях цифрами, на деле оказывается лишь кажущейся. На самом деле у ушастых круглоголовок можно наблюдать два сильно различающихся сценария их вечернего поведения.

Первый сценарий: ушастые круглоголовки активны во второй половине дня, иногда в жаркий сезон – после дневного перерыва. Они продолжали свою вечернюю активность примерно до 19:00–20:00. К этому времени активность ящериц постепенно затухала. Это сценарий обычный, который наблюдали исследователи в разных географических точках в разные сезоны года. Он описан практически во всех публикациях, цитированных выше, за исключением упомянутых ранее наших наблюдений на бархане Сарыкум (Окштейн и др., 2021). Эту обычную, привычную ситуацию можно назвать первичной вечерней активностью.

Второй сценарий: после окончания первичной вечерней активности к вечеру ушастые круглоголовки уходили на ночевку в норы или прикапывались в верхнем слое песка. Но после этого, примерно после 19:30, они вновь выходили на поверхность и некоторое время продолжали активность уже в глубоких сумерках или даже почти в темноте примерно до 20:20, иногда – позже. Это сценарий непривычный, но реально существующий. Его впервые обнаружила группа И. Л. Окштейна на бархане Сарыкум летом 2019 г.

Этот второй цикл вечерней активности можно назвать вторичной вечерней (сумеречной) активностью. Далее будет показано, что вторичная вечерняя активность отличается от первичной важными особенностями.

При обсуждении результатов наших наблюдений мы столкнулись с критикой по поводу выводов о сумеречной активности ушастых круглоголовок. По мнению оппонентов, сами исследователи могли вспугивать ящериц, которые при этом выскакивали из песка или нор, после чего бегали от наблюдателей. Но это возражение опровергается тем обстоятельством, что в процессе наблюдений за отдельными ящерицами мы регистрировали на поверхности одновременно и в тех же местах многих круглоголовок разных полов и возрастов, которые определенным образом взаимодействовали друг с другом и проявляли другие формы активности (питание, элементы регуляции температуры и т. п.). Таким образом, сумеречная активность была у них массовая, а не единичная, связанная с беспокоящей работой исследователей.

Температурные условия при вечерней активности ушастых круглоголовок

По нашим данным из Средней Азии и непосредственно с бархана Сарыкум, в период дневной активности ушастые круглоголовки имеют диапазон температур тела при полной активности («диапазон добровольных температур тела») 34–44.5°, а температуры термостабилизации («предпочитаемые») у них ~39–40° (Черлин, Музыченко, 1983а; Черлин, 2014).

Когда на Сарыкуме заканчивалась первичная вечерняя активность, т. е. когда круглоголовки, проведя вторую половину дня на поверхности, примерно в 18:30 начинали уходить в ночные убежища, температура их тела оказывалась 35–36°, т. е. была близка к нижней границе температуры полной активности для этого вида. Это мы наблюдали в Туркменистане на ст. Репетек в Каракумах (Черлин, Музыченко, 1983а; рис. 3), в Узбекистане в Кызылкумах, а также в Дагестане на Сарыкуме (рис. 4).

При этом в конце дневной активности интенсивность солнечного излучения резко ослабевала, сокращалась и разница между температурой тела и температурами внешней среды – воздуха (рис. 5) и особенно поверхности почвы (рис. 6).

Температуры тела ящериц в ходе вторичной вечерней (сумеречной) активности у ушастых круглоголовок на бархане Сарыкум

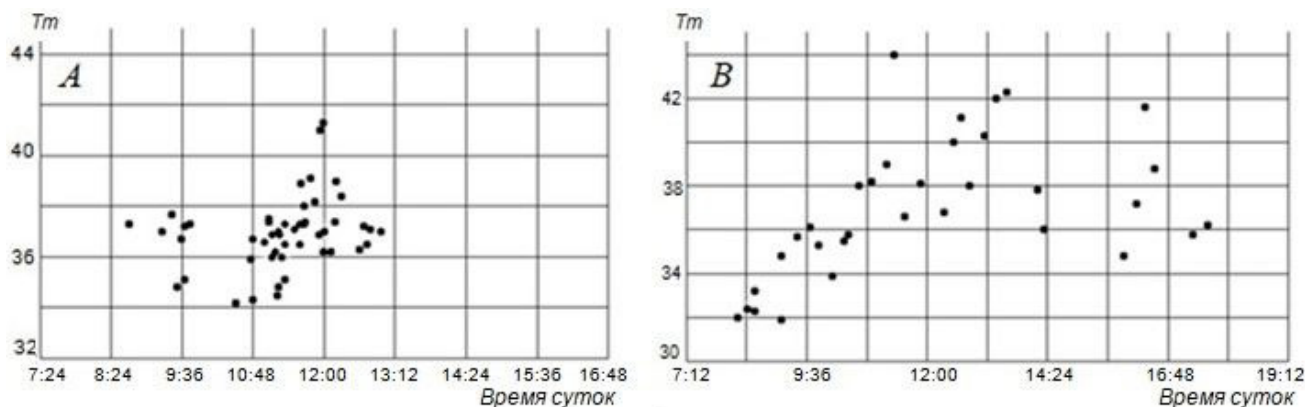


Рис. 3. Режим суточной активности и температура тела ушастых круглоголовок в состоянии полной активности по времени суток в апреле и сентябре (А) и в июне – июле (В) на ст. Репетек (Каракумы, Туркменистан). T_m – температура тела (ректальная) (Черлин, Музыченко, 1983а)

Fig. 3. Regime of daily activity and body temperature of toad-headed agamas in the state of full activity by time of day in April – September (A) and in June – July (B) at st. Repetek (Karakum, Turkmenistan). T_m – body temperature (rectal) (Cherlin, Muzychenko, 1983a)

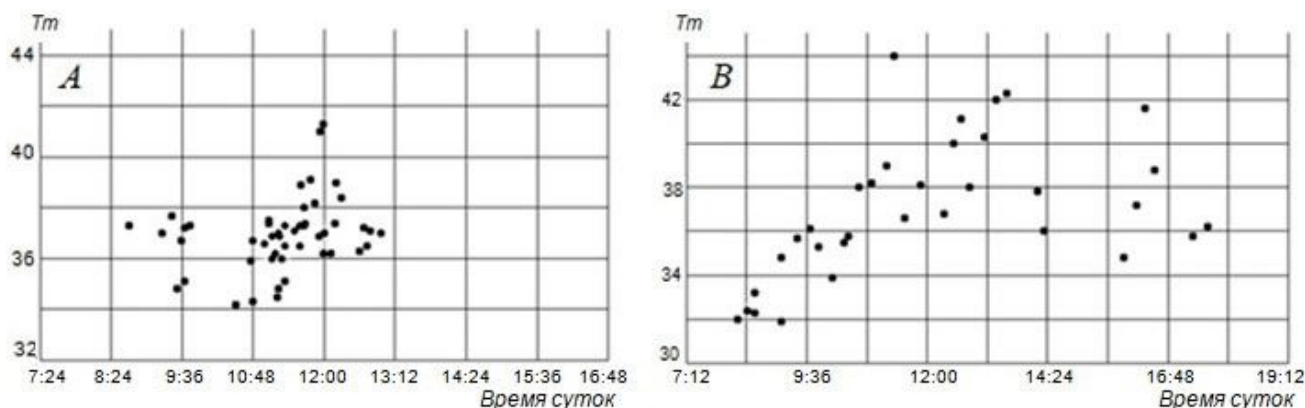


Рис. 4. Режим суточной активности и температура тела ушастых круглоголовок в состоянии полной активности по времени суток в мае (А) и июле (В) на бархане Сарыкум. T_m – температура тела (ректальная)

Fig. 4. Regime of daily activity and body temperature of toad-headed agamas in the state of full activity by time of day in May (A) and July (B) on the Sarykum dune. T_m – body temperature (rectal)

находились в пределах $25.9\text{--}31.4^\circ$, в среднем 29.1 ± 1.7 , $n = 15$ (табл. 2).

Температурные условия внешней среды в это время приведены в табл. 3.

Летом на бархане Сарыкум при перебежках в период вторичной вечерней активности круглоголовки все время держали тело приподнятым над грунтом, а при остановках либо закапывались в песок, либо продолжали держать тело приподнятым над почвой. Температура песка в это время в поверхностном слое (на глубине 3 см), куда закапывались круглоголовки, и особенно в ночных норках, куда они иногда уходили (примерно на глубине 15 см), была выше, чем на поверхности (см. табл. 3). Значит, при нахождении в грунте ящерицы, хотя и несильно, но все-таки согревались, а стоя на поверхности – охлаждались. Таким образом, очевидно,

что по крайней мере часть поведения круглоголовок при сумеречной активности была терморегуляционно ориентирована. Дополнительным аргументом в пользу терморегуляционного значения нахождения в грунте в закопанном состоянии при вторичной вечерней активности служит тот факт, что в сумерках 22.06.2021, когда температура воздуха была достаточно высока (не $25\text{--}31^\circ$, как обычно, а $31.7\text{--}33.9^\circ$), все три индивидуально наблюдавшихся в этот момент круглоголовки в ходе сумеречной активности в грунт не закапывались.

Обращает на себя внимание то, что в период вторичной вечерней активности ушастые круглоголовки старались погреться на или в почве при температурах внешней среды (а следовательно, и тела) $25\text{--}31^\circ$, причем они имели возможность повысить темпе-

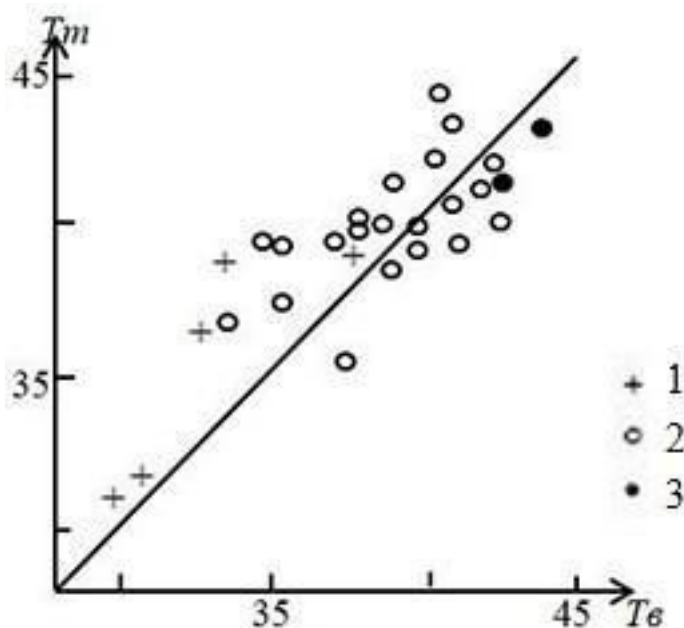


Рис. 5. Зависимость температуры тела (T_m) от температуры воздуха (T_a) у ушастых круглоголовков при утренней активности на ст. Репетек (Каракумы, Туркменистан). Условные обозначения для утренней активности: 1 – нагревание, 2 – термостабилизирующее поведение, 3 – добровольный перегрев. Прямая на графике отмечает равенство температур тела и воздуха (Черлин, Музыченко, 1983а)

Fig. 5. Dependence of body temperature (T_m) on air temperature (T_a) in toad-headed agamas during morning activity at st. Repetek (Karakum, Turkmenistan). Legend for morning activity: 1 – heating, 2 – thermostabilizing behavior, 3 – voluntary overheating. The straight line on the graph marks the equality of body and air temperatures (Cherlin, Muzychenko, 1983a)

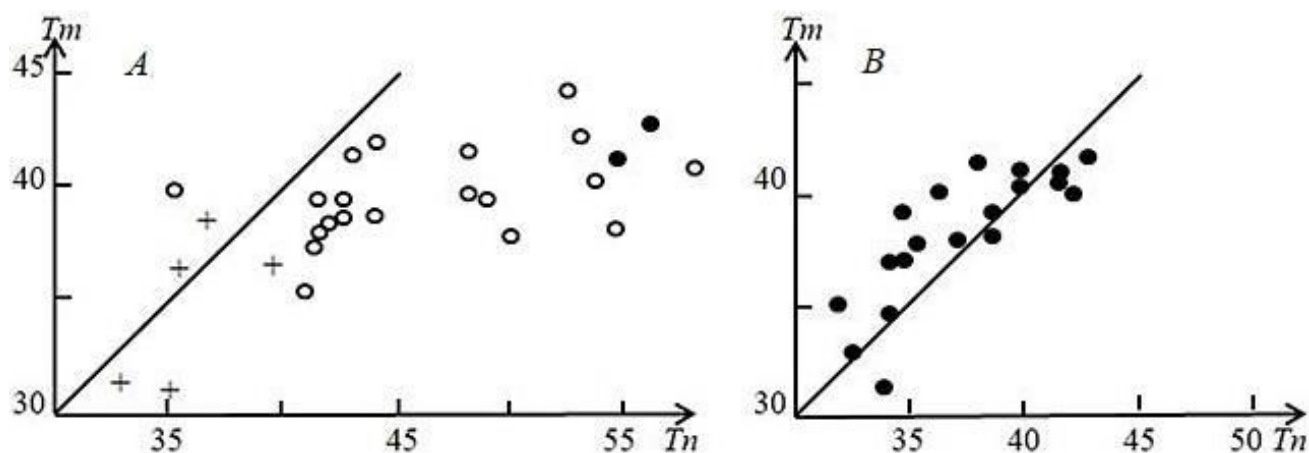


Рис. 6. Зависимость температуры тела (T_m) от температуры почвы (T_n) у ушастых круглоголовков при утренней (А, условные обозначения как на рис. 5) и вечерней (В) активности на ст. Репетек (Каракумы, Туркменистан). Прямые на графике отмечают равенство температур тела и поверхности почвы (Черлин, Музыченко, 1983а)

Fig. 6. Dependence of body temperature (T_m) on soil temperature (T_n) in toad-headed agamas during morning (A, legend as in Fig. 5) and evening (B) activity at st. Repetek (Karakum, Turkmenistan). The straight lines on the graphs marks the equality of body and soil surface temperatures (Cherlin, Muzychenko, 1983a)

Таблица 2. Температура тела ушастых круглоголовков при вторичной вечерней активности на бархане Сарыкум в 2021 г.

Месяц	Ректальная температура при сумеречной активности	n
Июнь	25.9–31.4	15
Август	28.9–29.7	3

Таблица 3. Характерные температуры внешней среды в 20:00 в середине июня на бархане Сарыкум

Показатель температуры среды	Температура
Температура воздуха на высоте 3 см	25–31
Температура поверхности песка	28.5–29.9
Температура песка на глубине 3 см	30.0–34.3
Температура песка на глубине 15 см	32.7

ратуру своего тела максимум до 34°. А уже при температурах среды выше ~32° они не стремились повышать температуру тела. То есть в этой ситуации уровень температуры тела в 25.9–31.4° был им достаточен и они могли реализовывать при нем полную активность, которая была характерна для них днем, только при 34–44.5°.

Данные, любезно предоставленные нам Н. А. Литвиновым, об условиях активности ушастых круглоголовок в Досанге (Астраханская область) весной и осенью 2012 и 2013 гг., говорят о том, что последние встречи ушастых круглоголовок вечером происходили там в легких сумерках (последняя встреча была в 20:17). Температура воздуха в это время была 26.9–32.6°, поверхности почвы 28.0–33.4°, а ректальная температура круглоголовок 29.3–31.5°. Эти данные соответствуют материалам, полученным на Сарыкуме при вторичной вечерней активности.

В результате ушастые круглоголовки на бархане Сарыкум и в Астраханской области (возможно, и в некоторых других местах) демонстрируют двухфазную вечернюю активность. Ящерицы были активны днем при высоких температурах внешней среды и имели диапазон температур тела при полной активности 34–44.5°. А вечером, в поздних сумерках и даже почти в темноте, в период вторичной вечерней активности они демонстрировали практически все те же, что и днем, формы активности и вполне хорошую подвижность. Но делали они это при температурах тела примерно на 10° ниже, чем днем.

По нашим представлениям, возможны по крайней мере два варианта интерпретации этой необычной ситуации. Первый вариант – у ушастых круглоголовок по каким-то причинам есть физиологическая возможность быть активными при намного более широком диапазоне температур тела, чем диапазон полной активности, проявляющийся днем. Реакция максимизации температуры тела (Черлин, 2014) заставляет их быть активными при температурах тела, близких к максимальной температуре полной актив-

ности, насколько этот уровень температур тела в данных условиях достигим. И, кроме того, у них здесь имеются очень важные мотивации, заставляющие их находиться в активном состоянии вечером, даже почти в полной темноте (например, необходимость дополнительного вечернего питания). В результате круглоголовки оказываются активными при более низких температурах тела, чем днем, хотя реакция максимизации температуры тела заставляет их нагреваться до максимально возможных в данных условиях температур, прижимаясь к более теплой, чем воздух, поверхности почвы или закапываясь в еще не остывшие слои песка. Второй вариант – у ушастых круглоголовок есть два диапазона температур полной активности, разделенные хиатусом примерно в 10°. Хотя этот вариант не вписывается в представления об организации терморегуляции у этих ящериц и у рептилий в целом. Ничего подобного пока не отмечено ни у одного другого вида, ни у одной другой группы рептилий!

Световые условия при вечерней активности ушастых круглоголовок

По наблюдениям разных исследователей, в различных географических точках вечерняя активность ушастых круглоголовок оканчивалась примерно в 19–20 часов и лишь иногда продолжалась до 21 часа. Но о световых условиях при окончании вечерней активности круглоголовок никто из авторов ничего не писал. А в свете рассматриваемой нами проблемы этот материал достаточно важен.

Информацию пришлось собирать по крупицам, по полевым записям, в личных разговорах с исследователями, искать климатические данные в литературе и Интернете.

По нашим данным и материалам других авторов удалось восстановить информацию о том, что в Средней Азии, в частности в Туркмении и Узбекистане, ушастые круглоголовки действительно встречались вечером примерно до 19:30–20:20. Это была явная первичная вечерняя активность. Но важное обстоятельство заключается в том, что око-

ло 20 часов в Каракумах и Кызылкумах было еще достаточно светло, и этих ящериц встречали только пока было светло.

Нам самим приходилось много работать в Каракумах, Кызылкумах, в других среднеазиатских песках во все сезоны года, в разных биотопах, населенных ушастыми круглоголовками, и днем, и вечером, и ночью. Но никаких намеков на вечернюю активность этих ящериц после захода солнца мы никогда и нигде не отмечали. Подобное же положение дел подтвердили нам А. Ю. Целлариус и Ю. Г. Меньшиков, долгое время работавшие в Репетекском заповеднике в Каракумах (Туркменистан) и в Кызылкумском заповеднике (Узбекистан), а также Г. В. Пологинова, Н. А. Литвинов, И. Ю. Барсуков и С. Б. Пугач, работавшие в разное время с этими ящерицами в окрестностях поселка Досанг (Астраханская область). В вечернее время, когда внешняя температура и уровень солнечной радиации существенно снижались, дневная актив-

ность ушастых круглоголовок заканчивалась, и примерно в 19–20 часов они уходили в ночные убежища (Литвинов, Югов, 2013). По сведениям, любезно предоставленным нам Н. А. Литвиновым, наиболее поздняя встреча ушастой круглоголовки была зарегистрирована им в 20:17, и это было только начало сумерек, т. е. еще почти в светлое время.

Получается, что летом примерно в 20 часов, когда ушастые круглоголовки заканчивают свою активность, в Каракумах и Кызылкумах еще достаточно светло, в Астраханской области и в Калмыкии начинаются сумерки, а на Сарыкуме уже плотные сумерки, т. е. почти темно. Так ли это, а если так, то почему?

Материалы табл. 4 показывают, что по чисто географическим и астрономическим причинам в Средней Азии заход солнца происходит примерно на час позже, чем в более северных широтах на юге России.

Таблица 4. Время захода солнца в разных точках обитания ушастых круглоголовок на 15 апреля, 15 июня и 1 сентября

Географическое место	Время захода солнца по датам			Источник в Интернете
	15.04	15.06	01.09	
Ашхабад	19:42	20:31	19:38	https://voshod-solnca.ru/sun/ашхабад
Элиста	18:50	19:57	18:41	
Астрахань	18:35	19:41	18:26	https://ru.365.wiki/world/russia/
Махачкала	18:32	19:30	18:24	

Что же касается сравнения районов Астраханской области, Калмыкии и Сарыкума, то здесь тоже есть некоторые географические обстоятельства. Дело в том, что и в Калмыкии, и в Досанге рельеф местности, где живут ушастые круглоголовки, более или менее равнинный и лишь слегка волнистый. Сарыкум же – бархан, на север и восток от которого тянутся равнинные степи. А вот с запада располагается хоть и не высокий, но все-таки горный Кумторкалинский хребет, с юга – более высокий хребет Нарат-Тюбе. Таким образом, вечером, на закате, прежде всего Кумторкалинский хребет загораживает Сарыкум от заходящего солнца, и это, скорее всего, способствует тому, что сумерки спускаются на бархан немного раньше, чем на другие соседние, но открытые для вечерних солнечных лучей регионы. Именно поэтому, видимо, на бархане Сарыкум темнеет немного раньше, чем в Калмыкии и Астраханской области, т. е. примерно в 20 часов

на Сарыкуме уже почти темно, а в Калмыкии и в Досанге еще только начинает смеркаться. Следовательно, вполне логично, что если в опубликованных материалах, касающихся разных географических точек, написано, что круглоголовки оканчивают активность примерно в 20 часов, то на самом деле это может означать, что в Средней Азии это будет еще засветло, на юге России – начало сумерек, а на Сарыкуме – глубокие сумерки.

Единственную «пограничную» ситуацию описали В. И. Бадмаева с соавторами в Калмыкии (регион, территориально близкий к дагестанскому Сарыкуму), где весной последних круглоголовок отмечали в 19:00, в июне – в 20:00, в июле – в 21:00 (Бадмаева и др., 1981). Дело в том, что 21:00 – время, когда наверняка уже было или совсем темно, или это были плотные сумерки. Хотя и тут об условиях освещенности авторы статьи, к огромному сожалению, ничего не упомянули.

Но из всех остальных выделяются устные воспоминания Е. А. Дунаева. Он рассказал нам, что при работе в песках около пос. Досанг в Астраханской области он встречал активных ушастых круглоголовок (и самок,

и самцов, и подростков) вечером, уже практически в темноте, иногда до 22 часов. Круглоголовки были вполне активны, и он некоторых из них сфотографировал (рис. 7).



Рис. 7. Ушастые круглоголовки на поверхности в плотных сумерках. Фотографии сделаны 06.08.2010 в 20:01 Е. А. Дунаевым в окрестностях пос. Досанг (Астраханская область) и любезно предоставлены нам автором

Fig. 7. The toad-headed agamas on the surface in dense twilight. Photos were taken on 06.08.2010, 20:01 by E. A. Dunaev near Dosang village (Astrakhan region) and kindly provided to us by the author

Литературные данные о ночной активности дневных видов рептилий

Некоторые авторы пытались рассматривать, анализировать и обсуждать проблему дневной / ночной активности ящериц (Vidan et al., 2017; Team, 2021). Правда, эти работы анализируют лишь внешние, статистические стороны связи активности ящериц с факторами внешней среды – среднегодовой температурой, среднегодовой ночной температурой, среднегодовым увлажнением, сезонностью параметров, аридностью и т. п. (Vidan et al., 2017). Поразительно то, что авторы посчитали, что их работа – первая, в которой предприняты попытки объяснить, зачем ящерицы активны ночью, с чем это вообще связано и что до сих пор это никому не известно. Результатом их работы явились выводы о том, что ночная активность не проявляется у ящериц, живущих в высоких широтах и высоко в горах, потому что ночью в этих регионах слишком низкие температуры. И эти очевидные выводы они посчитали «пионерными».

Однако, наверное, здесь имеет смысл вспомнить о работах, касающихся, например, термобиологии таких ночных видов, как сцинковые гекконы, *Teratoscincus scincus* (Черлин и др., 1983). В них подробно показано, что весь режим суточной и сезонной активности жестко связан с суточной динамикой и взаимодействием температурных условий на поверхности почвы и в ее глубине

(т. е. в убежищах ящериц), что ящерицы поддерживают определенную динамику температуры своего тела, разнообразно используя условия на поверхности и в норах. Норы используются ими иногда как место, куда можно уйти от слишком высоких температур на поверхности, а иногда – как «грелки», где можно погреться, если на поверхности слишком прохладно (Черлин, Музыченко, 1983б). В других работах продемонстрированы эколого-физиологические связи динамики условий на поверхности почвы и в убежищах с режимом протекания сезонных физиологических циклов (Черлин, Целлариус, 1981; Черлин, 2014 и др.). Другими словами, сейчас уже имеется достаточно объемный материал, позволяющий понять закономерности формирования режимов дневной и ночной активности у разных групп рептилий и даже его прогнозировать (Cherlin, 1991, 2015).

Есть некоторые группы змей и ящериц, которые весной и осенью активны днем, а в летнюю жару переходят на ночную активность. Таковы множество видов гекконов (Gekkota – Крымов, 2021), среднеазиатские эфы (*Echis multisquamatus* – Черлин, Целлариус, 1981), гюрзы (*Macrovipera lebetina* – Черлин, Шепилов, 2014) и многие другие змеи и ящерицы (Богданов, 1960, 1962, 1965; Богданов, Сударев, 1989).

Для дальнейшего обсуждения нашей темы нам придется еще раз вернуться к понятию «дневные» ящерицы. Кроме темпе-

ратуры, оно включает характеристику дневного света, т. е. освещенности. Другими словами, дневные ящерицы – это те, которые активны в дневное, светлое время суток. Вот здесь и начинаются неопределенности и несогласованности, примеры которых демонстрируют опубликованные материалы о ночной активности ящериц, в норме являющихся дневными видами.

Имеются публикации, которые говорят о возможной ночной активности заборных игуан *Sceloporus jarrovi* и *S. virgatis* (Duncan et al., 2003). Правда, об активности этих ящериц в ночное время авторы судят исключительно по тому, что они встречаются в питании (в гнездах) мелких сов. Однако многие ящерицы в теплых регионах ночуют не в норах и других укрытиях, а на поверхности почвы или на ветках. Так часто делают, например, степные агамы (*Trapelus sanguinolentus*) в Средней Азии, которые летом часто проводят ночь либо на поверхности почвы, либо на ветках кустов. Теоретически мелкие совы могут охотиться на подобных ящериц и в ночное время, несмотря на то, что последние ночью спят. Но мелкие совы (как, например, сычи в Средней Азии) часто начинают активность и охоту не в полной темноте, а только при наступлении сумерек. В это время дневные ящерицы заканчивают дневную активность, вполне могут еще двигаться, устраиваясь на ночлег, и в это время с большой вероятностью могут стать их жертвой. Следовательно, наличие дневных ящериц в гнездах или в рационе мелких сов однозначно не говорит о том, что эти ящерицы активны ночью. В цитируемой нами статье нет прямых наблюдений за поимкой активных заборных игуан совами ночью. Так что, по нашему мнению, вывод о ночной активности этих ящериц в данной работе не доказан.

Другая публикация описывает ночную активность дневного гребенчатого анолиса (*Anolis cristatellus*) при лунном свете (Brisbane, van den Burg, 2020). Работы проводились на острове Доминика (Малые Антильские острова) в середине января 2019 г. В данном случае авторы непосредственно наблюдали, как анолисы примерно в 20 часов по местному времени питались мелкими лягушками, и даже привели в статье соответствующие фотографии. Таким образом, ночная (вечерняя) активность дневных ящериц документально подтверждена.

Однако, без всякого сомнения, объяснить ночную активность анолисов, не изучая тем-

пературные условия, практически невозможно. К сожалению, авторы не исследовали причины и условия, способствовавшие данной ситуации. Мы попытались сами восстановить недостающие материалы. В январе температуры воздуха в Доминике днем достигают 30°, а ночью опускаются примерно до 25° или немного ниже (География Доминики, 2021; Климат Доминики, 2021). Но анолисы были встречены примерно в 20 часов, т. е. в самом начале темного периода, а значит, температура явно не успевала в это время упасть ниже 27–29°.

Данные из различных литературных источников показывают, что температура тела гребенчатых анолисов при полной активности находится в очень узких пределах 29–30° (Huey, Webster, 1976; Lister, 1976). Следовательно, в начале ночи, а точнее – поздним вечером температуры воздуха позволяли гребенчатым анолисам иметь температуру тела, близкую к нижней границе диапазона температур их полной активности, или даже вообще достигать этого диапазона. То есть температурные условия давали им возможность быть активными в это время. А яркий лунный свет дополнял эффект, допускающий и активизирующий такую вечернюю активность. Таким образом, описанная ситуация с анолисами имеет вполне понятные причины и объяснимые условия. Она является типичным примером продолжения, «растягивания» дневной активности, т. е. примером первичной вечерней активности.

Эти и другие материалы позволяют заключить, что типично дневные виды рептилий могут переходить на вечерне-ночной образ жизни, но чаще всего в особых случаях, когда внешние климатические условия позволяют им поддерживать важнейшие физиологические параметры (в частности и прежде всего – температуру тела) в границах, допускающих полную активность. В природных условиях должны быть достаточно веские причины для такой смены поведения. Видимо, основная причина – это питание: в течение дня по ряду обстоятельств ящерицам не хватает питания, а ночью у лампы, где собираются насекомые, «добрать» недостающее количество корма достаточно просто, и это не требует больших энергетических затрат.

Ряд описанных в литературе вариантов необычной вечерне-ночной активности типично дневных видов рептилий касается некоторых представителей варанов. Вся их биология, экология, строение колбочек в глазах (Röll, Horn, 1999 и др.) свидетельству-

ют о том, что это типично дневные виды. Тем не менее в литературе есть указания на сумеречную и даже ночную активность в природе по крайней мере у 9 видов варанов – *Varanus spenceri*, *V. panoptes*, *V. tristis*, *V. glebopalma*, *V. rosenbergi*, *V. melinus*, *V. glauerli*, *V. salvator*, *V. dumerilli*, а в условиях неволи у *V. acanthurus*, *V. giganteus*, *V. indicus*, *V. keithhornei*, *V. mertensi*, *V. varius* (Bohme, Ziegler, 1997; Cota et al., 2008; Irwin et al., 1996a, b; Jones, 1998; Trembauth, 2000; Yong et al., 2008 и др.).

Есть предположения о том, что *V. glebopalma* питается в основном в первые два часа после захода солнца (Christian, 1977; Wilson, Knowles, 1988). В природе активность, охоту и питание этих ящериц отмечали в 18:30–19:00 и с 19 до 21 часа. Тем не менее радиотелеметрические исследования экологии *V. glebopalma* вечерней и ночной активности у них не выявили (Sweet, 1999). С. Свит посчитал, что наблюдавшаяся другими исследователями вечерняя и ночная активность варанов являлась результатом того, что они беспокоили ящериц во время работы.

Однако этих варанов наблюдали охотящимися и поедающими лягушек примерно с 20 до 23 часов при температуре воздуха 19.5° (Rhind et al., 2013). Не исключено, что наличие или отсутствие активности в разных работах отражают популяционные и / или сезонные различия. Возможно также, что варанов из мест их ночевки вытесняют какие-то хищники (Rhind et al., 2013). Кроме того, замечено, что в ночное время *V. glebopalma* предпочитают засадную, «поджидательную» стратегию охоты, что вообще не характерно для варанов. Именно это может способствовать тому, что они могут охотиться при низкой освещенности (Rhind et al., 2013). Мало того, по нашему мнению, возможности охоты в сумерках и ночью у варанов способствует то, что в их биологии, в ориентации во внешней среде, при социальных коммуникациях и при охоте большое значение имеет, кроме зрения, еще и осязательная информация, получаемая при помощи языка, похожего на змеиный, которым они ощупывают все вокруг. Исследуя таким образом следы на почве, они способны различать знакомых варанов, обитающих на данной территории, находить пищевые объекты и получать другую важную информацию, что мы наблюдали при работе с серыми варанами, *Varanus griseus*, в Кызылкумах (Целлариус и др., 1991). Осязание

у *V. glebopalma* в значительной степени может замещать информацию зрительную и давать возможность быть активными почти без света.

В этой же связи можно предположить, что вечернюю и ночную активность можно было бы ожидать, например, у обитающих в тропических регионах, живущих в теплой лесной подстилке мелких сцинковых ящериц, хотя пока нам такие опубликованные данные не известны. Но по устным сообщениям А. П. Лисачева, в Малайзии он наблюдал ночную активность бронзовых мабуй (*Eutropis macularia*) примерно при 25°. Причем в основном их активность на поверхности проявлялась именно ночью, а не днем, не утром или вечером, когда они, видимо, грелись в верхнем слое подстилки при более высоких температурах. Кроме того, в тех же районах ночную активность проявляли сцинки родов *Lygosoma* и *Sphenomorphus*. В целом же среди сцинковых ящериц Евразии 20 видов могут быть признаны ночными, 165 видов – дневными и 22 вида – способными вести и дневной, и ночной образ жизни (Vidan et al., 2017).

Интересные материалы имеются по экологии хентаунской круглоголовки (*Phrynocephalus rossikowi*). Этот мелкий вид круглоголовок распространен в нижнем течении Амударьи, в Каракалпакии и прилегающих районах Узбекистана (Банников и др., 1977). Их находили на узкой полосе щебня, протянувшейся вдоль левого берега Амударьи, и на других щебнистых равнинах. Данных об экологии этого вида ящериц в литературе немного. Наиболее подробные исследования на эту тему проводились Д. А. Бондаренко в Дейнауском районе Чарджоуской области летом и осенью (Бондаренко, 1984). Он показал, что эти ящерицы, обитая иногда на песках, могут, как песчаные круглоголовки, закапываться в верхний слой почвы боковыми движениями тела, и так же они роют норки (Бондаренко, 1984).

По его устному сообщению, в июле, когда температуры среды были очень высокими, круглоголовки были активны в двухпиковом режиме. После короткого периода утренней активности круглоголовки уходили с поверхности и вновь начинали появляться только после 18 часов. Пик активности приходился примерно на 20 часов. Последние круглоголовки встречались уже в сумерках. Этот вид оказался очень неустойчив к высокой температуре среды.

В начале августа у хентаунских круглого-

ловок наблюдалось два пика активности – утренний и вечерний. Утром круглоголовки появлялись, когда температура поверхности почвы была около 25°. Максимальная активность ящериц в первой и второй половине дня – при температуре воздуха 32–34°, почвы – 35–42°. В середине дня в их активности наступал перерыв. Ящерицы уходили с поверхности при температуре воздуха 36–37°, почвы – 46–48°. При таких температурах они не могли находиться на поверхности. Их биотопы располагались на открытой, хорошо прогреваемой каменистой поверхности, которая, разогреваясь за день, длительное время сохраняла высокую температуру, неблагоприятную для хентаунских круглоголовок. Это определяло продолжительность дневного перерыва в их активности. В это время температура в норах ящериц на глубине 15 см была около 34.5°, что для них вполне комфортно. Вечером ящерицы появлялись поздно, при температуре воздуха 36–39°, почвы – 42–44°. Исчезали они с поверхности к 20:30, когда температура воздуха снижалась до 32–33°, почвы – до 27–28°. Отдельные особи сохраняли активность в сумерках и прекращали ее, затаившись на поверхности с наступлением темноты. Этим объясняется раннее начало утренней активности у хентаунских круглоголовок: ящерицы, оставшиеся на поверхности с вечера, утром быстро разогревались и рано начинали активность.

Осенью (в конце октября) цикл активности хентаунских круглоголовок был неустойчивым в связи с переменной погодой. Активность их была однопиковой. Утром активные круглоголовки появлялись на поверхности с 7:30. Они начинали активно передвигаться по территории и питаться при температурах среды не ниже 20°. Прекращалась активность с заходом солнца и наступлением темноты. В это время температура воздуха и поверхности почвы снижалась до 25° и ниже. А в пасмурную, ветреную погоду, когда температуры внешней среды не поднимались выше 12–14°, хентаунские круглоголовки уже не встречались (Бондаренко, 1979, 1982).

Хотя прямых измерений температуры тела хентаунских круглоголовок Д. А. Бондаренко не производил, но по его же косвенным данным можно сделать предварительное заключение о температурах тела при их полной активности. Скорее всего, активность хентаунских круглоголовок днем начиналась при температурах тела примерно от 30–32°,

а заканчивалась – около 37–39°.

Исследования на близкородственных видах показали, что у пестрой круглоголовки *Phrynocephalus versicolor* максимальная зарегистрированная температура (максимальная температура полной активности) была 38.5° (Кропачев, 2013), а у круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus* этот показатель составлял, по одним данным, 40.9° (Югов и др., 2014), по другим – 41.3° (Окштейн, 2016). К сожалению, по материалам многих авторов минимальные температуры полной активности определить не удастся вследствие недостаточной определенности примененной методики исследований. Но, по данным И. Л. Окштейна, минимальная температура полной активности у круглоголовки-вертихвостки составляет примерно 35.7° (Окштейн, 2016). У тибетской круглоголовки *Phrynocephalus theobaldi* минимальная температура полной активности была 32°, максимальная – около 39° (Nanhoe, Ouboter, 1987). Таким образом, температурные характеристики активности хентаунских круглоголовок вполне укладываются в диапазоны близкородственных видов.

Следовательно, у хентаунских круглоголовок, так же как и у ушастых, наблюдалась вечерняя активность, вплоть до почти полной темноты. При этом, судя по материалам наблюдений, вечерняя активность этих круглоголовок происходила в температурных условиях, которые позволяли им удерживать температуру тела хотя бы на нижнем уровне диапазона температуры полной активности – 30–32°. Скорее всего, это было окончание дневной активности, т. е. первичная вечерняя активность.

Если описанные выше случаи иллюстрируют чисто природные ситуации, позволяющие увидеть вечернюю активность дневных видов, то есть и другие случаи, описывающие вечернюю активность дневных рептилий, связанную с деятельностью человека. Речь идет об агамах колонистов *Agama agama* (Amadi et al., 2021) и о грузинской ящерице *Darevskia rudis* (Afsar et al., 2018). Оба эти случая, по сути, похожи друг на друга. Дело в том, что и агама, и грузинская ящерица были активны в вечернее и ночное время под осветительными лампами накаливания, которые использовались человеком для освещения и были закреплены на стенах домов. При этом у агам были изучены и температуры тела. Охотящиеся после захода солнца под лампами ящерицы

имели значительно более высокую температуру тела (в среднем 36.18°), чем неактивные ящерицы (в среднем 31.94°). При этом днем агамы имели среднюю температуру тела при активности примерно 36° (James, Porter, 1979). То есть агамы в период ночной активности с помощью ламп накаливания поддерживали у себя такую же температуру тела, что и днем при солнечном свете. Однако вариации в температуре тела были значительно выше у ящериц, добывающих пищу, чем у неактивных ящериц. Вероятно, это происходило из-за необходимости курсировать между теплом под лампами накаливания и более прохладными участками, где приходилось охотиться. Регрессионный анализ температуры тела в зависимости от времени у охотящихся и не охотящихся ящериц подтвердил предположение о том, что эти ящерицы поддерживали температуру тела путем активной терморегуляции, в то время как у неактивных и, следовательно, не греющихся ящериц в течение того же периода времени температура тела снижалась. Но данные этой работы не позволили определить, является ли основной мотивацией ночной активности использование ламп накаливания для терморегуляции или для охоты (Amadi et al., 2021).

Такая же ночная активность, связанная с использованием ночных осветительных ламп, отмечается иногда у мелких анолисов (Amadi et al., 2021).

Все описанные в литературе случаи вечерней активности дневных ящериц являются естественным окончанием, угасанием их дневного цикла активности, т. е. это первичная вечерняя активность. И закономерностью этого типа вечерней активности является то, что ящерицы заканчивают суточный цикл, постепенно остывают, переходя в малоактивное состояние, и рано или поздно уходят в ночные убежища или просто в места ночевки (например, на поверхности). Оканчивается первичная вечерняя активность у всех этих видов при температурах тела, приближающихся к минимальной температуре диапазона полной активности, из которого температура их тела не выходит.

Характерные особенности, предположительные причины и смысл вторичной вечерней активности

Обобщив все описанные выше факты о феномене вторичной вечерней активности у ушастых круглоголовок на бархане Сарыкум, можно однозначно заключить следующее. Во время вторичной вечерней активности

ушастые круглоголовки проявляют полную активность, демонстрируя большинство тех же элементов своего поведения (питание, социальные контакты, хотя и несколько ослабленные, попытки спаривания и т. п.), что и днем. При этом характерной особенностью вторичной вечерней активности является то, что они проявляют почти весь репертуар своей дневной полной активности, но только при температурах тела примерно на 10° ниже, чем днем!

Мы, естественно, задались вопросом о смысле, назначении этого явления. Ведь совершенно очевидно, что если дневной, высокотемпературный вид переходит на время к почти ночной активности, значит, на то должны быть очень веские причины. Судя по всему, на Сарыкуме, как и при переходе дневных видов к ночной активности у ламп освещения, о чем мы рассказывали выше, основная мотивация связана с питанием. По нашим наблюдениям, днем на поверхности песка на бархане не так много беспозвоночных, которые могли бы стать пищей для круглоголовок. Мало того, днем на бархане часто дуют очень сильные ветры, которые просто сдувают с поверхности все мелкие, в том числе и кормовые, объекты. Учитывая это, а также то, что на Сарыкуме большая плотность популяции этих ящериц, можно предположить, что у ушастых круглоголовок может ощущаться дефицит в количестве корма, который можно добыть днем. В сумерках же, особенно летом, идет массовый лёт всевозможных насекомых, особенно жуков (разные виды мелких хрущей и т. п.). Мы наблюдали, что даже в очень плотных сумерках круглоголовки активно за ними охотятся и поедают. Более того, сумеречная активность позволяет охотиться и за пределами «дневного» индивидуального участка (см. рис. 1).

Однако данные о сумеречной активности ушастых круглоголовок в окрестностях пос. Досанг показывают, что во вторичной вечерней активности пищевая мотивация не всегда может быть ведущей. Дело в том, что в песках под Досангом в дневное время достаточно много насекомых, которые могут служить круглоголовкам пищей. Следовательно, здесь пищевые потребности не могут быть мотивационными стимулами для них вести сумеречную активность. Здесь должны быть другие мотивации.

В конце августа 2021 г. нами было выявлено резкое уменьшение частоты социальных контактов между круглоголовками при днев-

ной активности. В ходе сумеречной активности социальные контакты также почти прекратились, однако сама сумеречная активность сохранила свою продолжительность и температурные параметры, сдвинувшись по времени примерно на час раньше вслед за моментом наступления темноты (см. табл. 1 и 2, по освещенности и температурам во всех указанных точках 19 ч. в конце августа соответствовали 20 ч. в июне). Видимо, в качестве дополнительного времени для социальных контактов сумеречная активность имеет меньшее значение, чем для питания. Сеголетки, родившиеся (судя по размерам) в июле – августе, в конце августа вели сумеречную активность так же, как и взрослые особи.

Как мы уже упоминали выше, кроме прочего, часть вторичной вечерней активности ушастых круглоголовок была связана еще и с терморегуляцией.

Можно предложить по крайней мере еще

одно соображение по поводу мотивации сумеречной активности ушастых круглоголовок на юге России. Достаточно давно, когда существовала связь песчаных пустынь Средней Азии и территорий Северного Кавказа, ушастые круглоголовки заселили эти регионы. Из результатов наших исследований видно, что термофизиологические характеристики (диапазон температуры полной активности, температуры термостабилизации) у круглоголовок из этих регионов не различаются. Логично предположить, что есть и другие физиологические особенности, которые могут оставаться у них стабильными и неизменными. В частности, таковыми могут быть особенности генетически закрепленных физиологических суточных (циркадных) и сезонных ритмов активности. Из материалов табл. 4 видно, что когда в районе Махачкалы, т. е. на бархане Сарыкум, солнце уже заходит, в Средней Азии (Ашхабад) оно будет светить еще больше часа (рис. 8).



Рис. 8. Время захода солнца и проявлений вторичной вечерней активности в разных регионах, населенных ушастыми круглоголовками

Fig. 8. Time of sunset and manifestations of secondary evening activity in different regions inhabited by toad-headed agamas

Значит, несмотря на то, что солнце в Дагестане уже садится, по физиологическим циркадным суточным ритмам у дагестанских ушастых круглоголовок, скорее всего, еще должна продолжаться активность. Видимо, это может быть важной мотивацией, мешающей им полностью завершить дневной цикл активности адекватно условиям освещенности и температуры.

Можно предположить, что, когда освещенность начинает падать, инсоляция ослабевает и температуры внешней среды понижаются, это является для дневных высокотемпературных ушастых круглоголовок физиологически закрепленным сигналом для завершения дневной активности. Подчиняясь ему, ящерицы уходят с поверхности, зарываясь в верхний слой песка или выкапы-

вая ночную норку. Далее сам по себе сигнал ухода в убежища, реализовавшись, ослабевает, а циркадные ритмы суточной активности ящериц входят в конфликт с внешними условиями и начинающейся фазой ночного сна. И, подчиняясь этой циркадной ритмике, круглоголовки вновь выходят на поверхность, продолжая активность даже в условиях, которые, по нашему представлению, не совсем для этого подходят. Заканчивается эта вторичная вечерняя активность у круглоголовков, видимо, когда температурные условия или какие-то другие непонятные пока обстоятельства становятся слишком неподходящими.

При этом, как уже говорилось выше, у этих ящериц, видимо, имеются и не известные пока физиологические особенности, позволяющие им быть активными при существенно более низких температурах тела, чем днем.

Описанное предположение может касаться не только Дагестана, но и других мест юга России, где живут ушастые круглоголовки (Астраханская область, Калмыкия) и где они встречались иногда вплоть до 21 часа (Бадмаева и др., 1981 и др.).

Таким образом, ушастые круглоголовки, живущие на юге России, проявляют вторичную вечернюю активность в период времени, когда в Средней Азии, т. е. на их исходной территории, солнце еще светит и остальные условия позволяют быть полностью активными (см. рис. 8).

Однозначных экспериментальных доказательств этой закономерности у нас нет, но вся логика наблюдаемых явлений, с одной стороны, не опровергает подобное утверждение, с другой – говорит о том, что существование такой закономерности вполне допустимо.

Из всего сказанного ясно одно – мотивации вести вечернюю и сумеречную активность у ушастых круглоголовков могут быть различными, но при этом явно присутствуют некоторые пока не известные физиологические характеристики, которые позволяют им в это время быть активными в полном объеме, только при температурах тела, существенно ниже, чем днем.

В результате наблюдений появился ряд новых вопросов, на которые пока нет ответов.

Обращает на себя внимание одно обстоятельство: во всех регионах, по крайней мере на территории бывшего СССР, населенных

ушастыми круглоголовками, они заканчивают свою дневную активность, т. е. первичную вечернюю активность, примерно в 20:00. Это похоже на проявление врожденных, видоспецифичных циркадных ритмов. Мотивации, заставляющие ушастых круглоголовков в отдельных регионах вести вторичную вечернюю активность, требуют отдельного, дополнительного изучения.

Не исключено, что ушастые круглоголовки активны в двух самостоятельных температурных режимах. В дневное время – при температурах тела в диапазоне примерно 34–44°, а поздним вечером – в совершенно другом температурном режиме при температурах тела примерно 27–32°, то есть на 5–12° ниже! Как устроена, как организована термофизиология ушастых круглоголовков, что она позволяет им иметь два температурных режима активности, два диапазона температур тела при полной активности, разделенных хиатусом примерно в 10°? Как может быть организована у них регуляция температуры тела и как это вообще возможно?

Ушастые круглоголовки активны вечером до того времени, когда уже практически окончательно стемнеет. Мы наблюдали, когда круглоголовка уже почти в темноте заметила небольшого жука на расстоянии около 6 м, подбежала к нему и съела. Как они видят в условиях критического недостатка света? Ведь их глаза приспособлены для того, чтобы видеть, наоборот, при очень ярком свете!

Заключение

Ушастые круглоголовки на бархане Сарыкум проявляют необычную для них, как типично дневных видов, вечернюю и даже сумеречную активность. Вначале, заканчивая первичную активность вечером, они уходят с поверхности в убежища. Но затем через некоторое время вновь выходят и начинают вторичную вечернюю активность уже почти в полной темноте (примерно до 21:00).

В течение сумеречной активности круглоголовки делают почти все то же, что они делают днем: питаются, осуществляют социальные коммуникации, самцы пытаются спариваться с самками и т. п.

Температуры тела ушастых круглоголовков при вторичной сумеречной активности находятся в диапазоне, который примерно на 10° ниже, чем при дневной активности.

Мотивация для вечерней и сумеречной активности именно на Сарыкуме связана,

видимо, с необходимостью дополнительного питания, поскольку пищевых объектов для них на бархане в дневное время по ряду причин недостаточно, а вечером там наблюдается массовый лёт мелких кормовых насекомых.

Мотивации для вечерней и сумеречной

активности у ушастых круглоголовков в разных местах могут быть различными. Но при этом явно присутствуют некоторые пока не известные физиологические характеристики, которые позволяют им в это время быть активными в полном объеме, но при температурах тела существенно ниже, чем днем.

Библиография

- Бадмаева В. И., Лебеденко Н. А., Савина Н. А. Суточная активность ушастой круглоголовки в Калмыкии // Вопросы герпетологии: Авторефераты докладов. Пятая Всесоюзная герпетологическая конференция. Ашхабад, 22–24 сентября 1981 г. 1981. Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1981. С. 11–12.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Богданов О. П. Фауна Узбекской ССР. Земноводные и пресмыкающиеся. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1960. 260 с.
- Богданов О. П. Пресмыкающиеся Туркмении. Ашхабад: Изд-во АН Туркм. ССР, 1962. 235 с.
- Богданов О. П. Экология пресмыкающихся Средней Азии. М.: Наука, 1965. 257 с.
- Богданов О. П., Сударев О. Н. Экология пресмыкающихся. Ташкент: Укитвувчи, 1989. 128 с.
- Божанский А. Т. Ушастая круглоголовка // Красная книга Астраханской области. Астрахань: Астраханский гос. ун-т: Издательский дом «Астраханский университет», 2014. С. 265–266.
- Бондаренко Д. А. Некоторые сведения по экологии хентаунской круглоголовки // Материалы 11 конференции молодых ученых по проблемам охраны живой природы ВНИИ охраны природы МСХ. М., 1979. С. 41–42.
- Бондаренко Д. А. Экология хентаунской круглоголовки в летне-осенний период // Вестник зоологии. 1982. № 5. С. 55–59.
- Бондаренко Д. А. Хентаунская круглоголовка // Природа. 1984. № 4. С. 48–49.
- География Доминики. URL: https://ru.abcdef.wiki/wiki/Geography_of_Dominica (дата обращения 01.10.2021).
- Джамирзоев Г. С. и др. Редкие позвоночные животные заповедника «Дагестанский» / Под ред. Г. С. Джамирзоева и С. А. Букреева. Махачкала: Государственный заповедник «Дагестанский», 2013. 372 с. (Труды заповедника «Дагестанский». Вып. 6).
- Доронин И. В. Ушастая круглоголовка // Красная книга Ставропольского края. Ставрополь: ООО «Астерикс», 2013. С. 144.
- Ждокова М. К. Ушастая круглоголовка // Красная книга Республики Калмыкия. Т. 1. Животные. Элиста: ЗАОР «НПП «Джангар», 2013. С. 94–95.
- Киреев В. А. Земноводные и пресмыкающиеся. Животный мир Калмыкии. Элиста, 1983. 112 с.
- Климат Доминики. URL: <http://www.world-globe.ru/countries/dominica/climate/> (дата обращения 01.10.2021).
- Кропачев И. И. Термобиология пестрой круглоголовки Кулагина, *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909 (Squamata: Agamidae) на северной границе ареала вида, в Туве // Известия Самарского научного центра. 2013. Т. 15, № 3 (7). С. 2319–2327.
- Крымов Н. Г. Гекконы Австралии и Океании. Распространение. Содержание. Разведение. Барнаул: Алтай, 2021. 596 с.
- Литвинов Н. А., Югов М. В. Температура тела и микроклиматические условия обитания двух видов круглоголовков в Северном Прикаспии // Вестник ПГПУ. Сер. 2. Физико-математические и естественные науки. 2013. С. 19–25.
- Лотиев К. Ю. Ушастая круглоголовка // Красная книга Чеченской Республики. Ростов н/Д: ООО «Южный издательский дом», 2020. С. 340–342.
- Мазанаева Л. Ф. Ушастая круглоголовка // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2009. С. 387–388.
- Мазанаева Л. Ф. Ушастая круглоголовка *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776) // Красная книга Республики Дагестан. Махачкала: Республиканская газетно-журнальная типография, 2020. С. 479–481.
- Никольский А. М. Пресмыкающиеся (Reptilia) Chelonia и Sauria (Черепahi и ящерицы). Т. 1. Фауна России. Пг., 1915. 534 с.
- Окштейн И. Л. Термобиология круглоголовки-вертихвостки *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) в Астраханской области // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2016. Вып. 3. С. 107–112.
- Окштейн И. Л., Черлин В. А., Вето Д. В., Кожара В. В., Корнеева А. А., Ложкина А. В., Мироненко-Маренков А. Д., Рябова Е. Д., Тищенко М. А., Турова М. А., Фраерман А. Ю., Яцук А. А. Суме-

- речная активность ушастых круглоголовок (*Phrynocephalus mystaceus*) на песчаном массиве Большой Сарыкум в Дагестане // Вопросы герпетологии: Программа и тезисы докладов VIII съезда Герпетологического общества имени А. М. Никольского при РАН «Современные герпетологические исследования Евразии» 3–9 октября 2021 г. М.: KMK Scientific Press, 2021. С. 199–201.
- Параскив К. П. Пресмыкающиеся Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Акад. наук КазССР, 1956. 228 с.
- Саид-Алиев С. А. Земноводные и пресмыкающиеся Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1979. 147 с.
- Тертышников М. Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья. Ставрополь, 2002. 240 с.
- Тертышников М. Ф., Горовая В. И. К изучению западных популяций ушастой круглоголовки и круглоголовки-вертихвостки // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск, 1984. С. 43–44.
- Хонякина З. П. Динамика численности ушастой круглоголовки в районе Кумторкалы ДАССР // Зоологический журнал. 1962а. Т. 41. Вып. 5. С. 778–780.
- Хонякина З. П. Сезонная и суточная активность ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus* Pall.) в районе Кумторкалы Дагестанской АССР // Ученые записки Дагестанского государственного университета. Биологические науки (зоология, паразитология и физиология). 1962б. Т. XI. С. 133–154.
- Хонякина З. П. Ящерицы Дагестана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 1964. 20 с.
- Целлариус А. Ю., Черлин В. А., Меньшиков Ю. Г. Предварительное сообщение о работах по изучению биологии *Varanus griseus* (Reptilia, Varanidae) в Средней Азии // Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС, 1991. № 1. С. 61–103.
- Черлин В. А. Рептилии: температура и экология. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.
- Черлин В. А., Музыченко И. В. Термобиология и экология сетчатой ящурки (*Eremias grammica*), ушастой (*Phrynocephalus mystaceus*) и песчаной (*Ph. interscapularis*) круглоголовок летом в Каракумах // Зоологический журнал. 1983а. Т. 62, № 6. С. 897–908.
- Черлин В. А., Музыченко И. В. Использование нор в терморегуляции рептилий // Прикладная этология: Материалы III Всесоюзной конференции по поведению животных. Т. 3. М.: Наука, 1983б. С. 172–174.
- Черлин В. А., Целлариус А. Ю. Зависимость поведения песчаной эфы, *Echis multisquamatus* Cherlin 1981 от температурных условий в Южной Туркмении // Фауна и экология амфибий и рептилий палеарктической Азии. Л.: Наука, 1981. С. 96–108 (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 101).
- Черлин В. А., Целлариус А. Ю., Громов А. В. К температурной биологии сцинкового геккона (*Teratoscincus scincus*) в Каракумах // Экология. 1983. № 2. С. 84–87.
- Черлин В. А., Шепилов С. А. Термобиология среднеазиатской гюрзы (*Macrovipera lebetina turanica*) хребта Нуратау и гюрзы Чернова (*Macrovipera lebetina černovi*) западных Кызылкумов // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 2. С. 242–247.
- Шаммаков С. Пресмыкающиеся равнинного Туркменистана / Под науч. ред. А. К. Рустамова. Ашхабад: Ылым, 1981. 311 с.
- Шнитников В. Н. Пресмыкающиеся Семиречья. Кзыл-Орда: Об-во изучения Казахстана, 1928. 85 с. (Труды Общества изучения Казахстана. 1928. Т. 8, вып. 3).
- Югов М. В., Литвинов Н. А., Галиулин Д. М., Окулов Г. А. Термобиология круглоголовки-вертихвостки (*Phrynocephalus guttatus*, Gmelin, 1789) в Прикаспийской низменности // Известия Самарского научного центра. 2014. Т. 16, № 5 (1). С. 448–450.
- Afsar M., Sahin M. K., Afsar B., Çiçek K., Tok C. V. Data on nocturnal activity of *Darevskia rudis* (Bedriaga, 1886) (Sauria: Lacertidae) in Central Black Sea Region, Turkey // Ecologica Montenegrina. 2018. Vol. 19. P. 125–129.
- Amadi N., Luiselli L., Belema R., Nyiwale G. A., Wala C., Urubia N., Meek R. From diurnal to nocturnal activity: a case study of night-light niche expansion in *Agama agama* lizards // Ethology Ecology & Evolution. 2021. DOI: 10.1080/03949370.2021.1883120.
- Böhme W., Ziegler T. *Varanus melinus* sp. n., ein neuer Waran aus der *V. indicus*-Gruppe von den Molukken, Indonesien // Herpetofauna. 1997. Vol. 19. P. 26–34.
- Brisbane J. L. K., van den Burg M. P. No need for artificial light: nocturnal activity by a diurnal reptile under lunar light // Neotropical Biodiversity. 2020. Vol. 6, No 1. P. 193–196.
- Cherlin V. A. Method of Ecology-Physiological Matrix of Species in Researches on Reptile Biology // Герпетологические исследования. Л.: ЛИСС, 1991. № 1. С. 138–146.
- Cherlin V. A. Physiology-ecological matrix and its significance in biology of reptiles // Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015. P. 117–125.
- Cota M., Chan-Ard T., Mekchai S., Laoteaw S. Geographical Distribution, Instinctive Feeding Behavior and Report of Nocturnal Activity of *Varanus dumerilii* in Thailand // Biawak. 2008. Vol. 2, No 4. P. 152–158.

- Christian T. Notes on *Varanus glebopalma* // Vic. Herp. Soc. Newsletter. 1977. Vol. 6. P. 11–13.
- Duncan W. W., Gehlbach F. R., Middendorf III G. A. Nocturnal activity by diurnal lizards (*Sceloporus jarrovi*, *S. virgatus*) eaten by small owls (*Glaucidium gnoma*, *Otus trichopsis*) // The Southwestern Naturalist. 2003. Vol. 48, No 2. P. 218–222.
- Huey R. B., Webster P. T. Thermal biology of Anolis lizards in a complex fauna: the cristatellus group on Puerto Rico // Ecology. 1976. Vol. 57. P. 985–994.
- Irwin S., Lyons B., Frisby T. Nocturnal activity by *Varanus panoptes* at Cape Melville // Herpetofauna (Sydney). 1996a. Vol. 26, No 2. P. 50.
- Irwin S., Engle K., Mackness B. Nocturnal Nesting by Captive Varanid Lizards // Herpetol. Rev. 1996b. Vol. 27, No 4. P. 192–194.
- James F. C., Porter W. P. Behavior-microclimate relationships in the African rainbow lizard, *Agama agama* // Copeia. 1979. No 4. P. 585–593.
- Jones A. Nocturnal activity in captive varanid lizards // Herpetofauna (Sydney). 1998. Vol. 28, No 2. P. 50–51.
- Lister B. C. The nature of niche expansion in West Indian Anolis lizards. Ecological consequences of reduced competition // Evolution. 1976. Vol. 30. P. 659–676.
- Nanhoe L. M. R., Ouboter P. E. The distribution of reptiles and amphibians in the Annapurna-dhaulagiri region (Nepal) // Zool. Verh. Leiden. 1987. Vol. 240. P. 1–105.
- Rhind D., Doddy J. S., Ellis R., Ricketts A., Scott G., Clulow S., McHenry. *Varanus glebopalma* (Black-palmed Monitor). Nocturnal activity and foraging // Herpetological Review. 2013. Vol. 44, No 4. P. 687–688.
- Roitberg E. S., Mazanaeva L. F., Ilyina E. V., Orlova V. F. Die Echsen Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguidae, Scincidae et Lacertidae) // Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum. Tierkunde. Dresden. 2000. Vol. 22, No 8. P. 97–118.
- Röll B., Horn H.-G. The structure of the eye in the monitor lizard *Varanus griseus caspius* (Reptilia: Varanidae) // Advances in Monitor Research II. (Eds. H.-G. Horn and W. Böhme), Mertensiella. 1999. Vol. 1. P. 291–306. Rheinbach, Germany.
- Sweet S. S. Spatial ecology of *Varanus glauerti* and *V. glebopalma* in northern Australia // Mertensiella. 1999. Vol. 11. P. 317–366.
- Team B. What Kinds of Lizards Are Nocturnal? URL: <https://www.cuteness.com/article/kinds-lizards-nocturnal> (дата обращения: 01.10.2021).
- Trembath D. Nocturnal activity by Gould's Monitor (*Varanus gouldii*) at Town Common Environmental Park, Townsville Queensland // Herpetofauna (Sydney). 2000. Vol. 30, No 2. P. 52–53.
- Yong D. L., Fam S. D., Ng J. J. Rediscovery of Dumeril's monitor *Varanus dumerilii* (Varanidae) in Singapore // Nature in Singapore. 2008. Vol. 1. P. 21–22.
- Vidan E., Roll U., Bauer A., Grismer L., Guo P., Maza E., Novosolov M., Sindaco R., Wagner P., Belmaker J., Meiri S. The Eurasian hot nightlife: Environmental forces associated with nocturnality in lizards // Global Ecology and Biogeography. 2017. Vol. 26. P. 1316–1325.
- Wilson S., Knowles D. G. Australia's Reptiles: A Photographic Reference to the Terrestrial Reptiles of Australia. Sydney: Collins, 1988. 447 p.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность заведующей кафедрой зоологии и физиологии Дагестанского государственного университета Л. Ф. Мазанаевой и заместителю директора государственного заповедника «Дагестанский» Г. С. Джамирзоеву за возможность организовать и провести подробные исследования, а также Д. В. Вето, В. В. Кожаре, А. А. Корнеевой, А. В. Ложкиной, А. Д. Мироненко-Маренкову, Е. Д. Рябовой, М. А. Тищенко, М. А. Туровой, А. Ю. Фраерман, А. А. Яцук, Р. М. Магомедовой, С. З. Алиевой и А. М. Магомедовой за помощь и участие в работах. Кроме того, благодарим всех тех, кто поделился своими воспоминаниями и материалами, касающимися активности ушастых круглоголовок в разных регионах: Н. А. Литвинова, Г. В. Полюнову, Е. А. Дунаева, Э. В. Вашетко, Ф. Мирсалихову, А. Ю. Целлариуса, Ю. Г. Меншикова, И. Ю. Барсукова, С. Б. Пугача, А. П. Лисачева, Д. А. Бондаренко.

UNUSUAL EVENING ACTIVITY OF TOAD-HEADED AGAMAS (*PHRYNOCEPHALUS MYSTACEUS*) ON THE SARYKUM DUNE (REPUBLIC OF DAGESTAN, RUSSIAN FEDERATION)

OKSHTEIN
Igor Leonidovich

Institute of Theoretical and Experimental Physics., okstain@mail.ru

CHERLIN
Vladimir Alexandrovich

DSc, Dagestan State University, cherlin51@mail.ru

Keywords:

toad-headed agama
Phrynocephalus mystaceus
twilight activity
body temperature
Sarykum
Dagestan

Summary: In different seasons of 2019 and 2021, dusky activity was detected in toad-headed agamas (*Phrynocephalus mystaceus*) on the Sarykum dune (Dagestan), although they are considered to be typical daytime species. With the onset of evening, lizards first burrowed into the sand or went into holes (primary evening activity). But after about 50 minutes, often already at deep dusk, they came to the surface again and continued their activity sometimes in almost complete darkness for about 30 minutes more (secondary evening activity, twilight). During twilight activity, toad-headed agamas do almost everything that they do during the daytime: they ate, the males tried to mate with the females, chased each other and adolescents, carried out other social communications, etc. The main motivation for twilight activity on the Sarykum may be related to the need for additional nutrition, since there are not enough food facilities for them on the dune during the daytime for a number of reasons, and in the evening there is a massive flight of small forage insects. Twilight activity was also noted in the toad-headed agamas in the Astrakhan region, but there the motivation for it was clearly different. Evening or even nocturnal activity is described in the literature for some other usually diurnal reptile species. Some of them warmed up at night under incandescent lamps used in anthropogenic landscapes (anoles, some agamids). In this case, the lamps allowed them to heat up to body temperatures that allowed them to realize full activity. Other species remained active after sunset, as long as the ambient temperatures allowed them to keep their body temperature close to the minimum limit of the temperature of their full activity (anoles, monitor lizards, some agamids). The cardinal difference between the twilight activity of the toad-headed agamas described by us was that at that time they did all the things they did in the daytime, only their body temperatures were in the range of about 10° lower than during the day.

Reviewer: G. A. Lada

Received on: 22 November 2020

Published on: 16 December 2020

References

- Afsar M., Sahin M. K., Afsar B., Çiçek K., Tok C. V. Data on nocturnal activity of *Darevskia rudis* (Bedriaga, 1886) (Sauria: Lacertidae) in Central Black Sea Region, Turkey, *Ecologica Montenegrina*. 2018. Vol. 19. P. 125–129.
- Aliev S. A. Amphibians and reptiles of Tajikistan. Dushanbe: Donish, 1979. 147 p.
- Amadi N., Luiselli L., Belema R., Nyiwale G. A., Wala C., Urubia N., Meek R. From diurnal to nocturnal activity: a case study of night-light niche expansion in *Agama agama* lizards, *Ethology Ecology & Evolution*. 2021. DOI: 10.1080/03949370.2021.1883120.
- Böhme W., Ziegler T. *Varanus melinus* sp. n., ein neuer Waran aus der *V. indicus*-Gruppe von den Molukken, Indonesien, *Herpetofauna*. 1997. Vol. 19. P. 26–34.

- Badmaeva V. I. Lebedenko N. A. Savina N. A. Daily activity of the secret toad-headed agama in Kalmykia, Voprosy gerpetologii: Avtoreferaty dokladov. Pyataya Vsesoyuznaya gerpetologicheskaya konferenciya. Ashhabad, 22–24 sentyabrya 1981 g. 1981. L.: Nauka. Leningradskoe otdelenie, 1981. P. 11–12.
- Bannikov A. G. Darevskiy I. Ischenko V. G. Rustamov A. K. Scherbak N. N. Identification guide of amphibians and reptiles of the fauna of the USSR. M.: Prosveschenie, 1977. 415 p.
- Bogdanov O. P. SR. Fauna of the Uzbek SSR. Amphibians and reptiles. Tashkent: Izd-vo AN UzbSSR, 1960. 260 p.
- Bogdanov O. P. Sudarev O. N. Ecology of reptiles. Tashkent: Ukitvuvchi, 1989. 128 p.
- Bogdanov O. P. Ecology of reptiles of Cntral Asia. M: Nauka, 1965. 257 p.
- Bogdanov O. P. Reptiles of Turkmenia. Ashhabad: Izd-vo AN Turkm. SSR, 1962. 235 p.
- Bondarenko D. A. Ecology of the *Phrynocephalus rossikowi* in the summer-autumn period, Vestnik zoologii. 1982. No. 5. P. 55–59.
- Bondarenko D. A. *Phrynocephalus rossikowi*, Priroda. 1984. No. 4. P. 48–49.
- Bondarenko D. A. Some information on the ecology of the *Phrynocephalus rossikowi*, Materialy 11 konferencii molodyh uchenyh po problemam ohrany zhivoy prirody VNII ohrany prirody MSH. M., 1979. P. 41–42.
- Bozhanskiy A. T. Secret toad-headed agama, Krasnaya kniga Astrahanskoy oblasti. Astrahan': Astrahanskiy gop. un-t: Izdatel'skiy dom «Astrahanskiy universitet», 2014. P. 265–266.
- Brisbane J. L. K., van den Burg M. P. No need for artificial light: nocturnal activity by a diurnal reptile under lunar light, Neotropical Biodiversity. 2020. Vol. 6, No 1. P. 193–196.
- Cellarius A. Yu. Cherlin V. A. Men'shikov Yu. G. Preliminary report on works on the study of biology of *Varanus griseus* (Reptilia, Agamidae) in Central Asia, Gerpetologicheskie issledovaniya. L.: LISS, 1991. No. 1. P. 61–103.
- Cherlin V. A. Cellarius A. Yu. Gromov A. V. To the temperature biology of the Turkestan plate-tailed gecko (*Teratoscincus scincus*) in the Karakum Desert, Ekologiya. 1983. No. 2. P. 84–87.
- Cherlin V. A. Cellarius A. Yu. Dependence of the behavior of the saw-scaled viper, *Echis multisquamatus* Cherlin 1981, on temperature conditions in southern Turkmenistan, Fauna i ekologiya amfibiyy i reptilyy palearkticheskoy Azii. L.: Nauka, 1981. P. 96–108 (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. T. 101).
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. The use of burrows in the thermoregulation of reptiles, Prikladnaya etologiya: Materialy III Vsesoyuznoy konferencii po povedeniyu zhivotnyh. T. 3. M.: Nauka, 1983b. P. 172–174.
- Cherlin V. A. Muzychenko I. V. Thermal biology and ecology of reticulate racerunner (*Eremias grammica*), secret toad-headed (*Phrynocephalus mystaceus*) and toad-headed Lichtenstain (*Ph. interscapularis*) agamas in summer in Karakum, Zoologicheskii zhurnal. 1983a. T. 62, No. 6. P. 897–908.
- Cherlin V. A. Shepilov S. A. Thermal biology of the Central Asian blunt-nosed viper (*Macrovipera lebetina turanica*) of the Nuratau ridge and the Chernov's blunt-nosed viper (*Macrovipera lebetina černovi*) of the western Kyzylkum desert, Zoologicheskii zhurnal. 2014. T. 93, No. 2. P. 242–247.
- Cherlin V. A. Method of Ecology-Physiological Matrix of Species in Researches on Reptile Biology, Gerpetologicheskie issledovaniya. L.: LISS, 1991. No. 1. P. 138–146.
- Cherlin V. A. Physiology-ecological matrix and its significance in biology of reptiles, Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015. P. 117–125.
- Cherlin V. A. Reptiles: temperature and ecology. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 p.
- Christian T. Notes on *Varanus glebopalma*, Vic. Herp. Soc. Newsletter. 1977. Vol. 6. P. 11–13.
- Climate of Dominica. URL: <http://www.world-globe.ru/countries/dominica/climate/> (data obrascheniya: 01.10.2021).
- Cota M., Chan-Ard T., Mekchai S., Laoteaw S. Geographical Distribution, Instinctive Feeding Behavior and Report of Nocturnal Activity of *Varanus dumerilii* in Thailand, Biawak. 2008. Vol. 2, No 4. P. 152–158.
- Doronin I. V. Secret toad-headed agama, Krasnaya kniga Stavropol'skogo kraya. Stavropol': OOO «Asteriks», 2013. P. 144.
- Duncan W. W., Gehlbach F. R., Middendorf III G. A. Nocturnal activity by diurnal lizards (*Sceloporus jarrovi*, *S. virgatus*) eaten by small owls (*Glaucidium gnoma*, *Otus trichopsis*), The Southwestern Naturalist. 2003. Vol. 48, No 2. P. 218–222.
- Dzhamirzoev G. S. The rear vertebrate animals of the reserve “Dagestansky”, Pod red. G. P. Dzhamirzoeva i P. A. Bukreeva. Mahachkala: Gosudarstvennyy zapovednik «Dagestanskiy», 2013. 372 p. (Trudy zapovednika «Dagestanskiy». Vyp. 6).
- Geography of Dominica. URL: https://ru.abcdef.wiki/wiki/Geography_of_Dominica (data obrascheniya 01.10.2021).
- Honyakina Z. P. Lizards of Dagestan: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Mahachkala, 1964. 20 p.
- Honyakina Z. P. The dynamics of the number of secret toad-headed agamas in the Kumtorkala region of

- DASSR, Zoologicheskii zhurnal. 1962a. T. 41. Vyp. 5. P. 778–780.
- Huey R. B., Webster P. T. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the cristatellus group on Puerto Rico, Ecology. 1976. Vol. 57. R. 985–994.
- Irwin S., Engle K., Mackness B. Nocturnal Nesting by Captive Varanid Lizards, Herpetol. Rev. 1996b. Vol. 27, No 4. P. 192–194.
- Irwin S., Lyons B., Frisby T. Nocturnal activity by *Varanus panoptes* at Cape Melville, Herpetofauna (Sydney). 1996a. Vol. 26, No 2. P. 50.
- James F. C., Porter W. P. Behavior-microclimate relationships in the African rainbow lizard, *Agama agama*, Copeia. 1979. No 4. P. 585–593.
- Jones A. Nocturnal activity in captive varanid lizards, Herpetofauna (Sydney). 1998. Vol. 28, No 2. P. 50–51.
- Kireev V. A. Amphibians and reptiles. Fauna of Kalmykia. Elista, 1983. 112 p.
- Kropachev I. I. Thermal biology of *Phrynocephalus versicolor kulagini* Bedriaga, 1909 (Squamata: Agamidae) on the north border of their area, in Tuva, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra. 2013. T. 15, No. 3 (7). P. 2319–2327.
- Krymov N. G. Geckos of Australia and Oceania. Distribution. Keeping. Breeding. Barnaul: Altay, 2021. 596 p.
- Lister B. C. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards. Ecological consequences of reduced competition, Evolution. 1976. Vol. 30. P. 659–676.
- Litvinov N. A. Yugov M. V. Body temperature and microclimatic habitat conditions in two species of toad-headed agamid in the Northern Caspian region, Vestnik PGGPU. Ser. 2. Fiziko-matematicheskie i estestvennye nauki. 2013. P. 19–25.
- Lotiev K. Yu. Secret toad-headed agama, Krasnaya kniga Chechenskoy Respubliki. Rostov n/D: OOO «Yuzhnyy izdatel'skiy dom», 2020. P. 340–342.
- Mazanaeva L. F. Secret toad-headed agama *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776), Krasnaya kniga Respubliki Dagestan. Mahachkala: Respublikanskaya gazetno-zhurnal'naya tipografiya, 2020. P. 479–481.
- Mazanaeva L. F. Secret toad-headed agama, Krasnaya kniga Respubliki Dagestan. Mahachkala, 2009. P. 387–388.
- Nanhoe L. M. R., Ouboter P. E. The distribution of reptiles and amphibians in the Annapurna-dhaulagiri region (Nepal), Zool. Verh. Leiden. 1987. Vol. 240. P. 1–105.
- Nikol'skiy A. M. Reptiles – Chelonia и Sauria. Vol. 1. Fauna of Russia. Pg., 1915. 534 p.
- Okshteyn I. L. Cherlin V. A. Veto D. V. Kozhara V. V. Korneeva A. A. Lozhkina A. V. Marenkov A. D. Ryabova E. D. Tischenko M. A. Turova M. A. Fraerman A. Yu. Yacuk A. A. Twilight activity of secret toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus*) on the Bolshoy Sarykum sandy massif in Dagestan, Voprosy gerpetologii: Programma i tezisy dokladov VIII s'ezda Gerpetologicheskogo obschestva imeni A. M. Nikol'skogo pri RAN «Sovremennye gerpetologicheskie issledovaniya Evrazii» 3–9 oktyabrya 2021 g. M.: KMK Scientific Press, 2021. P. 199–201.
- Okshteyn I. L. Thermal biology of the toad-headed agama *Phrynocephalus guttatus* (Gmelin, 1789) in the Astrakhan region, Vestnik SPbGU. Ser. 3. 2016. Vyp. 3. P. 107–112.
- Paraskiv K. P. Reptiles of Khazakhstan. Alma-Ata: Izd-vo Akad. nauk KazSSR, 1956. 228 p.
- Röll B., Horn H, G. The structure of the eye in the monitor lizard *Varanus griseus caspius* (Reptilia: Varanidae), Advances in Monitor Research II. (Eds. H, G. Horn and W. Böhme), Mertensiella. 1999. Vol. 1. R. 291–306. Rheinbach, Germany.
- Rhind D., Doddy J. S., Ellis R., Ricketts A., Scott G., Clulow S., McHenry. *Varanus glebopalma* (Black-palmed Monitor). Nocturnal activity and foraging, Herpetological Review. 2013. Vol. 44, No 4. P. 687–688.
- Roitberg E. S., Mazanaeva L. F., Ilyina E. V., Orlova V. F. Die Echsen Dagestans (Nordkaukasus, Russland): Artenliste und aktuelle Verbreitungsdaten (Reptilia: Sauria: Gekkonidae, Agamidae, Anguidae, Scincidae et Lacertidae), Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum. Tierkunde. Dresden. 2000. Vol. 22, No 8. P. 97–118.
- Seasonal and daily activity of the secret toad-headed agama (*Phrynocephalus mystaceus* Pallas.) in the Kumtorkala region of the Dagestan ASSR, Uchenye zapiski Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskie nauki (zoologiya, parazitologiya i fiziologiya). 1962b. T. XI. P. 133–154.
- Shammakov S. Reptiles of lowland Turkmenistan, Pod nauch. red. A. K. Rustamova. Ashhabad: Ylym, 1981. 311 p.
- Shnitnikov V. N. Reptiles of the Semirechye. Kzyl-Orda: Ob-vo izucheniya Kazahstana, 1928. 85 p. (Trudy Obschestva izucheniya Kazahstana. 1928. T. 8, vyp. 3).
- Sweet S. S. Spatial ecology of *Varanus glauerti* and *V. glebopalma* in northern Australia, Mertensiella. 1999. Vol. 11. P. 317–366.
- Team B. What Kinds of Lizards Are Nocturnal? URL: <https://www.cuteness.com/article/kinds-lizards-nocturnal> (data obrascheniya: 01.10.2021).
- Tertyshnikov M. F. Gorovaya V. I. To the study of the western populations of the secret toad-headed agama *Phrynocephalus mystaceus* and *Ph. guttatus*, Vid i ego produktivnost' v areale. Sverdlovsk, 1984.

P. 43–44.

- Tertyshnikov M. F. Reptiles of the Central Pre-Caucasus. Stavropol', 2002. 240 p.
- Trembath D. Nocturnal activity by Gould's Monitor (*Varanus gouldii*) at Town Common Environmental Park, Townsville Queensland, Herpetofauna (Sydney). 2000. Vol. 30, No 2. P. 52–53.
- Vidan E., Roll U., Bauer A., Grismer L., Guo P., Maza E., Novosolov M., Sindaco R., Wagner P., Belmaker J., Meiri S. The Eurasian hot nightlife: Environmental forces associated with nocturnality in lizards, Global Ecology and Biogeography. 2017. Vol. 26. P. 1316–1325.
- Wilson S., Knowles D. G. Australia's Reptiles: A Photographic Reference to the Terrestrial Reptiles of Australia. Sydney: Collins, 1988. 447 p.
- Yong D. L., Fam S. D., Ng J. J. Rediscovery of Dumeril's monitor *Varanus dumerilii* (Varanidae) in Singapore, Nature in Singapore. 2008. Vol. 1. P. 21–22.
- Yugov M. V. Litvinov N. A. Galiulin D. M. Okulov G. A. Thermal biology of the toad-headed agama (*Phrynocephalus guttatus*, Gmelin, 1789) in the Caspian lowland, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra. 2014. T. 16, No. 5 (1). P. 448–450.
- Zhdokova M. K. Secret toad-headed agama, Krasnaya kniga Respubliki Kalmykiya. T. 1. Zhivotnye. Elista: ZAO «NPP «Dzhangar», 2013. P. 94–95.



УДК 630*1; 581.192

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ В ЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ ПОСЛЕРУБОЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

ПРИСТОВА

Татьяна Александровна

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми НЦ УрО
РАН, pristova@ib.komisc.ru

Ключевые слова:
средняя тайга
лиственные леса
элементный состав
растений

Аннотация: Изучен элементный состав шести видов дикорастущих лесных растений, произрастающих в разновозрастных лиственных лесах послерубочного происхождения, относящихся к 6 семействам: Ericaceae (*Vaccinium vitis-idaea*), Juncaceae (*Juncus filiformis*), Polytrichaceae (*Polytrichum commune*), Sphagnaceae (*Sphagnum magellanicum*), Salicaceae (*Salix caprea*), Betulaceae (*Betula pendula*). Определена концентрация 14 химических элементов: Mg, Ca, K, Na, Mn, Fe, Al, S, P, Cu, Zn, Ni, Cd, Pb. Установлено, что среди исследуемых растений наиболее высоким содержанием большинства определяемых элементов отличаются листья ивы и березы, низким – брусника и кукушкин лен. Суммарная концентрация определяемых элементов в растениях исследуемых лиственных фитоценозов изменяется от 1.4 до 3.6 % а.с.в. Доминирующими элементами в минеральном составе изучаемых видов растений являются Са и К, на которые приходится более половины от суммарного количества определяемых элементов. Концентрация Cu, Zn, Na, Fe, Al, Ni, Cd, Pb в изучаемых видах растений, как правило, не превышает 8 % от суммарного количества определяемых элементов. Выявлено различие в химическом составе между растениями одного вида, произрастающими в березово-еловом молодняке и осиново-березовом насаждении. Установлено, что для большинства изучаемых видов суммарное содержание и концентрация ряда элементов в осиново-березовом насаждении выше, чем в молодняке, что обусловлено возрастом древостоев и экологической изменчивостью. Для исследуемых видов растений превышения ПДК по тяжелым металлам практически не наблюдается, поэтому полученные данные могут быть использованы при проведении экологического мониторинга в лиственных лесах.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 18 июня 2021 года

Подписана к печати: 12 октября 2021 года

Введение

Химический состав растений определяется видоспецифичностью и может зависеть от фазы их развития, ряда факторов окружающей среды, природно-климатических и ландшафтно-геохимических условий произрастания (Перельман, 1961). Изменчивость в содержании химических элементов в лесных растениях может быть экологической, сезонной, индивидуальной (Митрофанов,

1977). Антропогенное влияние на элементный состав растений различно. Например, это могут быть выбросы промышленных предприятий, которые приводят к накоплению тяжелых металлов в растениях (Ильин, 1991). Однако возможно косвенное влияние, в частности рубка лесов и последующее формирование лиственных фитоценозов на месте хвойных, которое приводит к изменению видового состава и условий местообитания растений (Дегтева, 2002). Кроме того,

в настоящее время существует проблема, связанная с отсутствием ПДК для некоторых элементов в растениях при проведении экологического мониторинга территорий, имеющих техногенную нагрузку, и оценке растительного сырья (Гигиенические..., 2002), и для этих целей могут использоваться данные об их содержании в растениях, прирастающих на фоновых территориях (Шелепова, Пименова, 2007). Химический (минеральный) состав различных видов растений в бореальных лесах изучается как в России, так и за рубежом (Guha, Mitchell, 1965; Ильин, 1991; Reimann, 2001; Tamminen et al., 2004; Шелепова, Пименова, 2007; Melvin, 2015; Первышина и др., 2002). Исследования химического состава растений в хвойных лесах среднетаежной зоны проведены в Республике Карелия (Казимиров, Морозова, 1973), Республике Коми (Продуктивность..., 1975; Осипов и др., 2014; Робакидзе и др., 2020). В лиственных насаждениях послерубочного происхождения они проводятся реже (Казимиров и др., 1978; Пристова, 2008; Бобкова, Лиханова, 2019). Цель исследования состояла в оценке химического состава и накопления минеральных элементов в растениях, произрастающих в разновозрастных лиственных фитоценозах послерубочного происхождения.

Материалы

Сбор растений проводили в Княжпогостском районе Республики Коми на территории Кыловского участкового лесничества ГУ РК «Железнодорожное лесничество» в березово-еловом молодняке разнотравном (12 лет), осиново-березовом насаждении разнотравно-черничного типа (40 лет), до рубки на их месте произрастали ельники (62°19' с. ш. 50°55' в. д.) (Лесохозяйственный регламент..., 2008). Подробная таксационная характеристика этих объектов приведена ранее (Пристова, 2019). Объектами изучения были надземные части наиболее распространенных и часто встречающихся в исследуемых лесах 6 видов дикорастущих растений, относящихся к 6 семействам: 1. *Vaccinium vitis-idaea* L. сем. Ericaceae – брусника обыкновенная; 2. *Juncus filiformis* L., сем. Juncaceae – ситник нитевидный; 3. *Polytrichum commune* Hedw., сем. Polytrichaceae – кукушкин лен; 4. *Sphagnum magellanicum* Brid., сем. Sphagnaceae – сфагнум магелланский; 5. *Salix caprea* L., сем. Salicaceae – ива козья (листья); 6. *Salix caprea* L., сем. Salicaceae – ива козья (ветви);

7. *Betula pendula* Ehrh., сем. Betulaceae – береза бородавчатая (листья).

Методы

Отбор растительных образцов производился в III декаде июля в 20-кратной повторности. Для анализа отбирали средние пробы надземной части растений, которые высушивали при 105 °С до абсолютно-сухого состояния и измельчали. Минерализацию проб проводили по ПУ 01-05 «Методические указания по проведению разрушения органических веществ в природных, питьевых, сточных водах и пищевых продуктах на микроволновой системе «Минотавр-2»». В растительных пробах методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой (АЭС ИСП) были определены 14 элементов: Cu, Zn, Mg, Ca, K, Na, Mn, Fe, Al, S, P, Ni, Cd, Pb. Количественный состав растений определялся в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН, аккредитованной в Системе аккредитации аналитических лабораторий (аттестат № РОСС RU.0001.511257 от 2008 г.). Концентрация элементов представлена мг/кг и % абсолютно-сухого вещества (а. с. в.)

Результаты

Результаты исследования показали, что исследуемые виды растений, произрастающие в лиственных лесах послерубочного происхождения, отличаются по уровню аккумуляции элементов. Высоким содержанием большинства определяемых элементов отличаются листья ивы и березы, низким – брусника и кукушкин лен (табл. 1, 2). Помимо листьев ивы и березы, относительно много калия накапливается в ситнике и кукушкином льне (≥ 10000 мг/кг), кальция – в ветвях ивы (≥ 12000 мг/кг), магния – в сфагнуме (≥ 2000 мг/кг), марганца – в бруснике (≥ 1700 мг/кг), серы – в ситнике (≥ 1600 мг/кг), натрия – в сфагнуме (≥ 300 мг/кг) (см. табл. 1). Другими исследователями также показаны высокие концентрации калия, магния, кальция для листьев березы (Guha, Mitchell, 1965; Первышина и др., 2002), марганца для брусники (Ingstad, 1973; Робакидзе, 2020), натрия для сфагнума (Бобкова, Лиханова, 2019).

Наиболее высоким содержанием железа (≥ 180 мг/кг), алюминия (≥ 470 мг/кг) и никеля (≥ 7 мг/кг) отличаются кукушкин лен и сфагнум; цинка (≥ 92 мг/кг) – листья и ветви ивы, листья березы; меди (≥ 8 мг/кг) – ситник, листья и ветви ивы (см. табл. 2). Повы-

Таблица 1. Содержание элементов в надземной части исследованных растений, мг/кг а. с. в.

Вид растения	Cu	Zn	Na	Fe	Al	Ni	Cd	Pb
Осиново-березовое насаждение								
Брусника	7 ± 2	40 ± 8	50 ± 20	230 ± 70	410 ± 110	3 ± 1	<0.2	<1
Ситник	10 ± 2	67 ± 14	45 ± 17	440 ± 12	940 ± 235	4 ± 1	0.2 ± 0.1	1.3 ± 0.3
Кукушкин лен	7 ± 1	43 ± 9	74 ± 30	180 ± 54	710 ± 180	10 ± 3	<0.2	<1
Сфагнум	5 ± 1	64 ± 13	350 ± 140	290 ± 140	470 ± 120	8 ± 2	<0.2	<1
Ива (листья)	4 ± 1	140 ± 28	100 ± 40	58 ± 16	34 ± 9	7 ± 2	<0.2	<1
Ива (ветви)	5 ± 1	230 ± 50	58 ± 23	47 ± 13	35 ± 9	4 ± 1	<0.2	<1
Береза (листья)	5 ± 1	150 ± 30	50 ± 20	78 ± 22	44 ± 16	12 ± 4	<0.2	<1
Березово-еловый молодняк								
Брусника	4 ± 1	27 ± 5	23 ± 9	170 ± 50	380 ± 95	3 ± 1	<0.2	<1
Ситник	8 ± 2	70 ± 14	40 ± 16	700 ± 200	860 ± 215	5 ± 2	0.2 ± 0.1	1.5 ± 0.4
Кукушкин лен	7 ± 1	46 ± 9	220 ± 90	170 ± 60	1000 ± 400	4 ± 1	0.2 ± 0.1	<1
Сфагнум	4 ± 1	76 ± 15	300 ± 120	460 ± 138	720 ± 180	7 ± 2	0.2 ± 0.1	<1
Ива (листья)	10 ± 2	92 ± 18	21 ± 9	120 ± 30	49 ± 12	2 ± 0.8	<0.2	<1
Ива (ветви)	18 ± 4	260 ± 50	37 ± 15	87 ± 24	28 ± 7	2 ± 0.7	0.2 ± 0.1	<1
Береза (листья)	5 ± 1	230 ± 50	16 ± 6	82 ± 23	50 ± 13	3 ± 0.9	0.4 ± 0.2	<1
Содержание в растениях (Ильин, 1991)	6–15	25–250	–	200	–	0–8	0–0.5	2–14
ПДК (Гигиенические требования..., 2002)	100	–	–	50	–	–	1	10

Примечание. – нет данных.

шенное содержание Al, Fe и Ni отмечается в растениях рода *Sphagnum* в хвойных лесах Финляндии (Tamminen et al., 2004). Самая низкая концентрация в изучаемых видах растений характерна для Cd (≤ 0.4 мг/кг) и Pb (≤ 1.5 мг/кг).

Сумма определяемых элементов в растениях исследуемых лиственных фитоценозов изменяется от 14188 до 35695 мг/кг, или в процентном выражении – от 1.4 до 3.6% а. с. в. (рисунок). Довольно близкие показатели по сумме элементов в процентах а. с. в. приводятся для изучаемых видов другими исследователями (Продуктивность..., 1975; Казимиров и др., 1978).

Доминирующими элементами в минеральном составе изученных видов растений являются Са и К. На них приходится более половины суммарного количества определяемых элементов. На долю кальция в растениях приходится от 15 до 38 %, калия – от 21 до 52 % от суммы определяемых элементов. Содержание Са + К может достигать 83 % от суммы элементов. Концентрация Cu,

Zn, Na, Fe, Al, Ni, Cd, Pb в изучаемых видах растений, как правило, не превышает 8 % от суммы элементов. Наибольшим содержанием этих элементов отличаются сфагнум, кукушкин лен и ситник.

Обсуждение

Как известно, на химический состав растений оказывают влияние конкретные условия прирастания. Эти различия могут быть значительны даже в пределах двух рядом расположенных участков леса и определяются экологической изменчивостью (Митрофанов, 1977). Сопоставляя суммарную концентрацию элементов в растениях исследуемых лиственных фитоценозов, можно отметить, что для одного и того же вида этот показатель различается. В средневозрастном осиново-березовом насаждении суммарное содержание элементов в сфагнуме, кукушкином лье, листьях березы, брусники и ветвях ивы выше, а в ситнике и листьях ивы ниже, чем в березово-еловом молодняке (см. рисунок). Это обусловлено тем, что для боль-

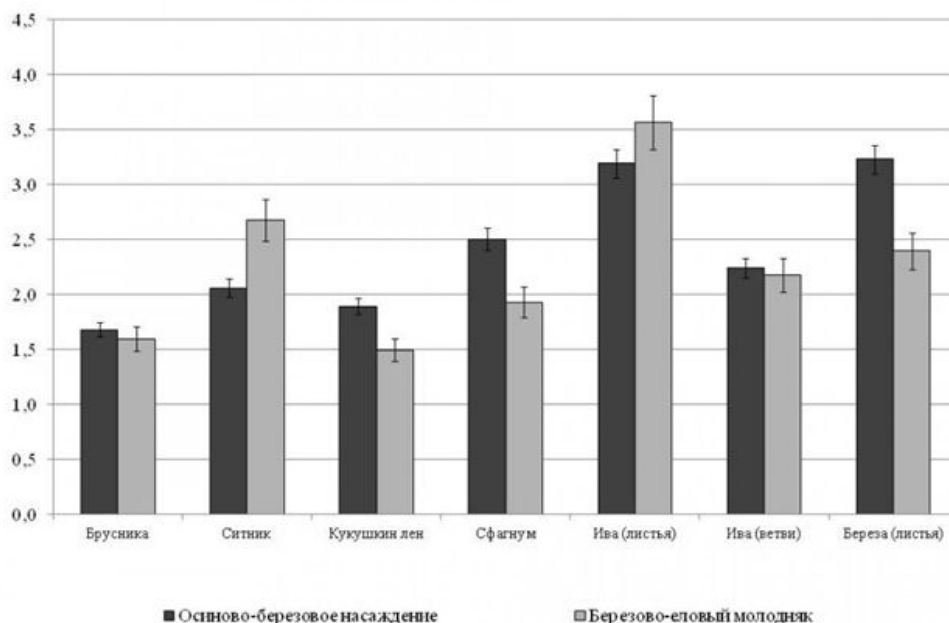
Таблица 2. Содержание элементов в надземной части исследованных растений, мг/кг а. с. в

Вид растения	Mg	Ca	K	Mn	P	S
Осиново-березовое насаждение						
Брусника	1500 ± 400	5600 ± 1700	4800 ± 1900	1800 ± 500	1200 ± 400	1200 ± 400
Ситник	1600 ± 500	3000 ± 1000	10000 ± 4000	1100 ± 300	1800 ± 540	1600 ± 400
Кукушкин лен	1300 ± 390	3100 ± 930	9800 ± 3920	250 ± 75	2100 ± 630	1400 ± 420
Сфагнум	2090 ± 630	7700 ± 2300	10100 ± 4000	600 ± 180	1800 ± 540	1400 ± 420
Ива (листья)	2600 ± 800	12000 ± 4000	11000 ± 4000	1350 ± 400	3400 ± 1000	1800 ± 500
Ива (ветви)	1500 ± 450	14000 ± 4200	4800 ± 1920	140 ± 40	1000 ± 300	650 ± 190
Береза (листья)	4000 ± 1200	12000 ± 4000	10000 ± 4000	1400 ± 120	3300 ± 1000	1300 ± 400
Березово-еловый молодняк						
Брусника	1100 ± 300	6500 ± 2000	3900 ± 1600	1800 ± 500	1000 ± 300	1100 ± 300
Ситник	1600 ± 500	4100 ± 8100	13000 ± 5200	1700 ± 510	3000 ± 900	1700 ± 500
Кукушкин лен	1100 ± 330	2600 ± 780	5800 ± 2320	560 ± 168	1300 ± 390	950 ± 285
Сфагнум	1600 ± 480	5200 ± 1560	7200 ± 2880	1200 ± 360	1500 ± 500	1080 ± 324
Ива (листья)	2100 ± 600	6500 ± 1900	17000 ± 7000	1800 ± 540	5300 ± 1600	2700 ± 800
Ива (ветви)	930 ± 280	12000 ± 4000	5900 ± 2400	150 ± 50	1600 ± 500	830 ± 250
Береза (листья)	3500 ± 1000	5800 ± 1700	9000 ± 4000	1300 ± 400	2500 ± 700	1500 ± 400

шинства исследуемых видов концентрация элементов в березово-еловом молодняке ниже, чем в осиново-березовом насаждении (см. табл. 1, 2).

Кроме того, процентное соотношение элементов в их суммарном количестве для каждого вида в исследуемых насаждениях различно. Например, доля кальция в сумме определяемых элементов в листьях ивы и березы, произрастающих в осиново-березовом насаждении, в среднем на 14 % выше, а калия в листьях ивы на 14 % ниже, чем в березово-еловом насаждении. Это обусловлено различием в возрасте деревьев. Как известно, с увеличением возраста древостоев содержание кальция в их надземной фитомассе увеличивается (Митрофанов, 1977). Доля марганца в суммарном количестве определяемых элементов для отдельных видов растений в обоих лиственных насаждениях приблизительно одинакова, за исключением мхов. Это связано с тем, что Mn отличается

меньшей экологической изменчивостью по сравнению с другими элементами (Митрофанов, 1977). Являясь одним из важнейших микроэлементов, уровень его содержания зависит от наличия доступной формы в почве (Перельман, 1961). Доля магния в сумме определяемых элементов во всех изучаемых видах практически одинакова и составляет в среднем 7–8 %. Это подтверждается исследованиями Д. П. Митрофанова (1977), проведенными в лесах Сибири (Митрофанов, 1977). Исключение составляют листья березы в березово-еловом молодняке, в которых доля магния в общей сумме элементов в 2 раза выше. Это объясняется возрастом деревьев березы в молодняке и связанным с ним более низким содержанием кальция, о котором упоминалось выше. При этом непосредственно концентрация Mg в листьях березы в березово-еловом молодняке несколько ниже, чем в осиново-березовом насаждении (см. табл. 2). Следует отметить, что



Суммарное содержание элементов в исследуемых растениях, произрастающих в осиново-березовом насаждении и березово-еловом молодняке, % а. с. в.

Total content of elements in the studied plants growing in the aspen-birch plantation and birch-spruce young stand, % of dry matter

для некоторых элементов в изученных видах растений различия между березово-еловым молодняком и осиново-березовым насаждением статистически незначимы ($p < 0.05$). Таким образом, химический состав одних и тех же видов растений, произрастающих в березово-еловом молодняке и осиново-березовом насаждении, различен и обусловлен возрастом древостоев и экологической изменчивостью.

Особенности химического (элементного) состава систематических групп растений проявляются достаточно отчетливо в любых условиях их существования (Перельман, 1961). Поэтому аккумулятивный ряд элементов для каждого вида изученных растений, независимо от типа леса, идентичен и имеет следующий вид:

1. *Vaccinium vitis-idaea* Ca > K > Mn > Mg > P > S > Al > Fe > Na > Zn > Cu > Ni > Pb > Cd
2. *Juncus filiformis* K > Ca > P > Mn > Mg > S > Al > Fe > Zn > Na > Cu > Ni > Pb > Cd
3. *Polytrichum commune* K > Ca > P > S > Mg > Al > Mn > Fe > Na > Zn > Cu > Ni > Pb > Cd
4. *Sphagnum magellanicum* K > Ca > Mg > P > S > Mn > Fe > Al > Na > Zn > Cu > Ni > Pb > Cd
5. *Salix caprea* (листья) Ca > K > Mg > P > S > Mn > Zn > Fe > Na > Al > Cu > Ni > Pb > Cd

6. *Salix caprea* (ветви) Ca > K > Mg > P > S > Mn > Zn > Fe > Al > Na > Cu > Ni > Pb > Cd

7. *Betula pendula* (листья) Ca > K > Mg > P > S > Mn > Zn > Fe > Al > Na > Cu > Ni > Pb > Cd

Согласно представленным рядам исследуемые виды растений по сочетанию доминирующих элементов делятся на 2 группы: 1) K > Ca > P(Mg) характерен для *Juncus filiformis*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum magellanicum*; 2) Ca > K > Mg(Mn) – *Salix caprea* (листья и ветви), *Betula pendula* (листья), *Vaccinium vitis-idaea*.

Содержание тяжелых металлов в исследуемых растениях практически не превышает ПДК (Гигиенические требования..., 2002). Концентрация элементов для большинства исследуемых видов находится в пределах нормы (Ильин, 1991).

Заключение

Определена концентрация 14 элементов (Mg, Ca, K, Na, Mn, Fe, Al, S, P, Cu, Zn, Ni, Cd, Pb) в надземной фитомассе шести видов растений, относящихся к семействам Juncaceae, Ericaceae, Salicaceae, Polytrichaceae, Sphagnaceae, Betulaceae, произрастающих в березово-еловом молодняке и осиново-березовом насаждении послерубочного происхождения средней тайги Республики Коми.

Установлено высокое суммарное содержание определяемых элементов в листьях растений семейств *Salicaceae* (*Salix caprea*) и *Betulaceae* (*Betula pendula*), низкое – для представителей семейств *Polytrichaceae* (*Polytrichum commune*) и *Ericaceae* (*Vaccinium myrtillus*). Наиболее высокая концентрация в изучаемых видах растений отмечена для Ca, K, P, S и Mg (≥ 930 мг/кг), низкая – для Ni, Pb, Cd, Cu (≤ 18 мг/кг). Более половины суммарного количества определяемых элементов приходится на Ca и K. Содержание Cu, Zn, Na, Fe, Al, Ni, Cd, Pb в изучаемых видах растений составляет около 8 % от суммарного содержания определяемых элементов.

Выявлено различие в химическом составе между растениями, произрастающими в бе-

резово-еловом молодняке и осиново-березовом насаждении. При этом аккумулятивный ряд содержания элементов для каждого исследуемого вида растения в них идентичен. Установлено, что для большинства изучаемых видов суммарное содержание и концентрация ряда элементов в осиново-березовом насаждении выше, чем в молодняке, что обусловлено возрастом древостоев и экологической изменчивостью.

Для исследуемых видов растений в условиях средней тайги Республики Коми практически не выявлено превышение ПДК по тяжелым металлам, поэтому полученные данные могут быть использованы при проведении экологического мониторинга в лиственных лесах.

Библиография

- Бобкова К. С., Лиханова Н. В. Потоки азота и зольных элементов в системе почва – фитоценоз на вырубках среднетаежных ельников Республики Коми // Лесоведение. 2019. № 6. С. 512–523.
- Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы (СанПин 3.2 1078-01) . М.: Минздрав России, 2002. 74 с.
- Дегтева С. В. Лиственные леса подзон южной и средней тайги Республики Коми : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2002. 37 с.
- Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе почва – растение . Новосибирск, 1991. 151 с.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии . Л.: Наука, 1973. 175 с.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М., Куликова В. Н. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги . Л.: Наука, 1978. 216 с.
- Лесохозяйственный регламент ГУ «Железнодорожное лесничество» Комитета лесов Республики Коми. 2008 . URL: www.komles.rkomi.ru (дата обращения 15.02.2009).
- Митрофанов Д. П. Химический состав лесных растений Сибири . Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 120 с.
- Осипов А. Ф., Манова С. О., Бобкова К. С. Запасы и элементный состав растений напочвенного покрова в среднетаежных сосняках послепожарного происхождения (Республика Коми) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. Вып. 1. С. 3–11.
- Первышина Г. Г., Ефремов А. А., Гордиенко Г. П., Агафонова Е. А., Губанова И. С., Гоголева О. В. К вопросу комплексного изучения березы повислой (*Betula pendula* Roth.), произрастающей в Красноярском крае // Химия растительного сырья. 2002. № 3. С. 17–20.
- Перельман А. И. Геохимия ландшафта . М.: Географиз, 1961. 496 с.
- Пристова Т. А. Динамика древесной растительности в лиственных насаждениях послерубочного происхождения (подзона средней тайги Республики Коми) // Принципы экологии. 2019. № 3. С. 63–73. DOI: 15393/j1.art.2019.9142.
- Пристова Т. А. Биологический круговорот веществ во вторичном лиственно-хвойном насаждении средней тайги // Экология. 2008. № 3. С. 189–195.
- Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера . Л.: Наука, 1975. 130 с.
- Робакидзе Е. А., Бобкова К. С., Наймушина С. И. Элементный состав доминирующих видов растений в среднетаежных сосняках разного возраста (на примере Республики Коми) // Растительные ресурсы. Т. 50. Вып. 1. С. 53–65.
- Шелепова О. В., Пименова М. Е. Особенности микроэлементного состава дикорастущих лекарственных растений Архангельской области // Материалы III всероссийской школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники». Петрозаводск, 2007. С. 298–302.
- Guha M. M., Mitchell R. L. The trace and major element composition of the leaves of some deciduous trees // Plant and soil. 1965. № 3. P. 323–338.
- Ingestad T. Mineral nutrient requirements of *Vaccinium vitis-idaea* and *Vaccinium myrtillus* // Phisiol. Plant. № 29. 1973. P. 239–246.
- Melvin A. M., Mack M. C., Johnstone J. F., McGuire A. D., Genet H., Schuur E. A. G. Differences in ecosystem carbon distribution and nutrient cycling linked to forest tree species composition in a mid-

successional boreal forest // Ecosystems. 2015. № 18. P. 1472–1488.

Reimann C. Comparison of the element composition in several plant species and their substrate from a 1500000 km² area in Northern Europe // The science of the total Environment. 2001. № 278. P. 87–112.

Tamminen P., Starr M., Kubin E. Element concentrations in boreal, coniferous forest humus layers in relation to moss chemistry and soil factors // Plant and soil. 2004. № 259. P. 51–58.

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 проф., д. б. н. К. С. Бобковой.

THE ELEMENTAL COMPOSITION OF PLANTS IN DECIDUOUS FORESTS OF POST-HARVEST ORIGIN IN THE MIDDLE TAIGA OF THE KOMI REPUBLIC

PRISTOVA
Tatyana Alexandrovna

*PhD, 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*

Keywords:

taiga
deciduous forests
elemental composition
of plants

Summary: The elemental composition of six species of wild forest plants growing in deciduous forests of different ages of post-harvest origin, belonging to 6 families, was studied: Ericaceae (*Vaccinium vitis-idaea*), Juncaceae (*Juncus filiformis*), Polytrichaceae (*Polytrichum commune*), Sphagnaceae (*Sphagnum magellanicum*), Salicaceae (*Salix caprea*), Betulaceae (*Betula pendula*). The concentration of 14 chemical elements was determined: Mg, Ca, K, Na, Mn, Fe, Al, S, P, Cu, Zn, Ni, Cd, Pb. It was found that among the studied plants, willow and birch leaves have the highest content of most of the determined elements, while cowberry and haircap moss have the lowest content. The total concentration of detectable elements in the plants of the studied deciduous phytocenoses varies from 1.4 to 3.6 % of dry matter. The dominant elements in the mineral composition of the studied plant species are Ca and K, which account for more than half of the total number of detectable elements. The concentration of Cu, Zn, Na, Fe, Al, Ni, Cd, Pb in the studied plant species, as a rule, does not exceed 8 % of the total amount of the determined elements. The difference in the chemical composition between the plants growing in the birch-spruce young stand and aspen-birch plantation was revealed. It was found that for most of the studied species, the total content and concentration of a number of elements in the aspen-birch plantation is higher than in the young stand, which is due to the age of the stands and environmental variability. For the studied plant species, no excess of the maximum permissible concentration for heavy metals was detected, so the data obtained can be used for environmental monitoring in deciduous forests.

Received on: 18 June 2020

Published on: 12 October 2020

References

- Bobkova K. S. Lihanova N. V. Nitrogen and nutrients element fluxes in the soil-phytocenosis system in the middle-taiga spruce forests of the Komi Republic, *Lesovedenie*. 2019. No. 6. P. 512–523.
- Degteva S. V. Deciduous forests of the southern and middle-taiga subzones of the Komi Republic: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. Syktyvkar, 2002. 37 p.
- Forestry regulations of the State Institution «Zheleznodorozhnoe lesnichestvo» of the Forest Committee of the Komi Republic. 2008. URL: www.komles.rkomi.ru (data obrascheniya 15.02.2009).
- Guha M. M., Mitchell R. L. The trace and major element composition of the leaves of some deciduous trees, *Plant and soil*. 1965. No. 3. P. 323–338.
- Hygienic epidemiological requirements for the safety and nutritional value of food products. Sanitary and epidemiological rules and regulations. M.: Minzdrav Rossii, 2002. 74 p.
- Il'in V. B. Heavy metals in the soil-plant system. Novosibirsk, 1991. 151 p.
- Ingestad T. Mineral nutrient requirements of *Vaccinium vitis-idaea* and *Vaccinium myrtillus*, *Physiol. Plant*. No. 29. 1973. P. 239–246.
- Kazimirov N. I. Morozova R. M. Kulikova V. N. Organic mass and substance fluxes in the birch forests of the middle taiga. L.: Nauka, 1978. 216 p.
- Kazimirov N. I. Morozova R. M. Biological circulation of substances in Karelian spruce forests. L.: Nauka, 1973. 175 p.
- Melvin A. M., Mack M. C., Johnstone J. F., McGuire A. D., Genet H., Schuur E. A. G. Differences in ecosystem carbon distribution and nutrient cycling linked to forest tree species composition in a mid-successional boreal forest, *Ecosystems*. 2015. No. 18. P. 1472–1488.
- Mitrofanov D. P. Chemical composition of Siberian forest plants. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1977. 120 p.

- Osipov A. F. Manova S. O. Bobkova K. S. Reserves and elemental composition of ground cover plants in middle-taiga pine forests of post-fire origin (Komi Republic), *Rastitel'nye resursy*. 2014. T. 50. Vyp. 1. P. 3–11.
- Perel'man A. I. *Geochemistry of the landscape*. M.: Geografiz, 1961. 496 p.
- Pervyshina G. G. Efremov A. A. Gordienko G. P. Agafonova E. A. Gubanov I. S. Gogoleva O. V. On the issue of a comprehensive study of the birch (*Betula pendula*) growing in the Krasnoyarsk Territory, *Himiya rastitel'nogo syr'ya*. 2002. No. 3. P. 17–20.
- Pristova T. A. Biological circulation of substances in the secondary deciduous-coniferous forest of the middle taiga, *Ekologiya*. 2008. No. 3. P. 189–195.
- Pristova T. A. Dynamics of woody vegetation in deciduous forests of post-harvest origin (subzone of the middle taiga of the Komi Republic), *Principy ekologii*. 2019. No. 3. P. 63–73. DOI: 15393/j1.art.2019.9142.
- Productivity and circulation of elements in the phytocenoses of the North. L.: Nauka, 1975. 130 p.
- Reimann C. Comparison of the element composition in several plant species and their substrate from a 1500000 km² area in Northern Europe, *The science of the total Environment*. 2001. No. 278. P. 87–112.
- Robakidze E. A. Bobkova K. S. Naymushina S. I. The elemental composition of the dominant plant species in middle-taiga pine forests of different ages (on the example of the Komi Republic), *Rastitel'nye resursy*. T. 50. Vyp. 1. P. 53–65.
- Shelepova O. V. Pimenova M. E. Features of the microelement composition of wild medicinal plants of the Arkhangelsk region, *Materialy III vserossiyskoy shkoly-konferencii «Aktual'nye problemy geobotaniki»*. Petrozavodsk, 2007. P. 298–302.
- Tamminen P., Starr M., Kubin E. Element concentrations in boreal, coniferous forest humus layers in relation to moss chemistry and soil factors, *Plant and soil*. 2004. No. 259. P. 51–58.



УДК 639.1.053

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СТРОИТЕЛЬСТВА КРУПНЫХ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ НА ПРИМЕРЕ КРАПИВИНСКОГО ГИДРОУЗ- ЛА НА СОСТОЯНИЕ ОХОТНИЧЬЕГО ХОЗЯЙ- СТВА НА ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ТЕРРИТОРИИ

ПРОСЕКОВ

Александр Юрьевич

*доктор технических наук, Кемеровский государственный универси-
тет, 020678@mail.ru*

Ключевые слова:

гидрообъекты
охотничьи ресурсы
затопление
компьютерное
моделирование
гидроэлектростанция
Кузбасс

Аннотация: В настоящей статье обсуждаются вопросы влияния строительства крупных гидрообъектов на состояние охотничьих угодий на затопляемых территориях. Проблема освещена на примере возведения Крапивинского гидроузла на реке Томь. Обсуждаются модели развития устойчивого охотничьего хозяйства на базе полиотраслевого территориального лесопользования. В частности, это касается водохранилищ и сопутствующих им гидроэлектростанций (ГЭС), поскольку это крупнейшие сооружения со значительным влиянием на животный мир на больших площадях. Целью настоящей работы является оценка воздействия строительства крупных гидрообъектов на состояние охотничьих ресурсов (на примере достройки Крапивинского гидроузла в Кемеровской области – Кузбассе). Установлено, что достройка Крапивинского гидроузла связана с потерями капитала и доходов в охотничьем хозяйстве Кемеровской области – Кузбасса, которые должны быть учтены, компенсированы и приняты во внимание при расчете коммерческой эффективности проекта. Результаты исследований устанавливают зоны затопления Крапивинского водохранилища, что является ориентиром для дальнейшего мониторинга состояния затопленных земель и других связанных с ними биологических ресурсов. Полученные результаты могут быть использованы для оценки и прогнозирования влияния других крупных низменных водоемов лесной зоны на природные ресурсы, в том числе (с определенными изменениями) водоемов Сибири и Дальнего Востока.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 04 Декабря 2021 года

Подписана к печати: 28 декабря 2021 года

Введение

Экосистемные функции лесных массивов изменяются вместе с изменениями в структуре ландшафта. Фрагментация крупных смежных лесов на небольшие и изолированные участки леса в результате антропогенного воздействия приводит к резким изменениям размеров, формы, связности и внутренней гетерогенности лесных участков и т. д. Этим вопросам посвящены работы многих отечественных и зарубежных ученых (Obedzinski et al., 2001; Варнаков,

2008; Hosonuma et al., 2012; Margono et al., 2014; Berhane et al., 2016; Gaveau et al., 2016; Gaveau et al., 2017; Sayed et al., 2021).

Масштабное гидротехническое строительство, в частности строительство оросительных систем и водохранилищ, приводит в первую очередь к затоплению обширных территорий (Гавриловский и др., 2017; Отмахов и др., 2018; Курбанов и др., 2019).

Строительство Крапивинской ГЭС было начато еще в 1975 г. и продолжалось до 1989 г., когда под давлением экологов и общественного мнения, а также вследствие

сокращения ресурсов бывшего СССР для капитальных вложений объект был заморожен на уровне готовности около 50 % (по другим оценкам – около 60–70 %). В связи с этим в рамках природоохранных мероприятий Кузбасса становится актуальной проблема эффективности комплексного экологического мониторинга биологических ресурсов Кемеровской области, в том числе в районе Крапивинского водохранилища. Изучение изменения экосистем зоны затопления требует особого внимания.

В исследовании рассмотрено потенциальное влияние Крапивинского гидроузла (включает Крапивинское водохранилище и Крапивинскую ГЭС) в Кемеровской области – Кузбассе на охотничьи угодья Крапивинского муниципального округа в случае предполагаемой достройки этих объектов. Данный муниципальный округ концентрирует достаточно важную часть охотничьих угодий региона, здесь расположен ряд охотхозяйств, в т. ч. закрепленных.

Целью настоящей работы является оценка воздействия строительства крупных гидрообъектов на состояние охотничьих угодий (на примере достройки Крапивинского гидроузла в Кемеровской области – Кузбассе).

Материалы

Поскольку самыми изученными по составу экосистем лесными территориями являются охотничьи угодья, в качестве объекта исследования использовались именно они. Особый акцент был сделан на прибрежные экосистемы, пострадавшие от паводковых процессов; рассмотрены результаты изменения биологических ресурсов под воздействием наводнений на Крапивинском водохранилище.

Основным материалом для анализа послужили данные большого количества съемок, полученных с применением беспилотных летательных аппаратов (БПЛА). Для прокладки маршрутов БПЛА применялось продольное и поперечное перекрытие снимков, чтобы полностью, без пропусков охватить съемкой исследуемые территории. Траектория полета прокладывалась в соответствии с алгоритмом Дубинса в среде Matlab. Планы полетов БПЛА для получения разрешения на использование воздушного пространства согласовывались в оперативных органах Единой системы организации воздушного движения Российской Федерации, содержали установленные границы района полетов, точки маршрута в системе

географических координат, а также высоту полета. В среднем время полета составляло 140 мин., протяженность маршрута – 210 км, высота полета – 400 м.

Методы

В рамках исследования применены методы анализа результатов съемки с БПЛА и компьютерного моделирования границ охотничьих угодий в случае их затопления.

Исследования проведены методом комбинирования обычной фото- и видеосъемки и тепловизионной съемки в инфракрасном спектре. Физическим носителем съемочного и другого оборудования в исследовании является беспилотный летательный аппарат. Для проведения исследований использовался БПЛА самолетного типа «Supercam S250», изготовленный ООО «Беспилотные системы» (г. Ижевск) с размахом крыльев 2.53 м, имеющий широкий диапазон условий эксплуатации, в частности возможность функционирования при скорости ветра до 15 м/с, температуре воздуха от –50 до +45 °С, а также при умеренном дожде или снегопаде. Это позволяло проводить съемку в том числе в достаточно неблагоприятных погодных условиях. Взлетная масса данного БПЛА составляет 7.5–9.5 кг, что дает возможность устанавливать два объекта полезной нагрузки (например, фотокамеру и тепловизор). Также на борту имеется приемник глобальной спутниковой системы навигации (ГНСС) для осуществления максимально точного координатного управления. Получаемая в ходе съемки информация накапливалась с использованием облачных технологий, позволяющих хранить большие массивы данных. Обработку результатов съемки проводили с использованием программного обеспечения, в том числе специализированного программного продукта (приложения для персонального компьютера на языке Python) «Thermal infrared object finder» (TIOF), созданного в КемГУ при участии автора исследований.

Результаты

По площади территории, в границах которой осуществляется воздействие, водохранилища можно поставить на первое место среди всех промышленных объектов. Основной особенностью влияния водохранилищ и ГЭС на природную среду, в частности на охотничьи ресурсы, является непосредственный вывод из оборота (затопление) значительных площадей охотничьих угодий

с соответствующим изменением численности практически всех животных.

Поскольку популяция охотничьих животных неизбежно претерпит изменения, ущерб животному миру должен рассматриваться как одна из важных составляющих экологического ущерба от гидротехнического строительства вообще.

Для отдельных муниципальных районов площадь охотничьих угодий при строительстве водохранилища существенно сокращается. По сути дела, из оборота изымается значительная часть охотничьих ресурсов. Далее в зонах влияния крупных водохранилищ также происходят существенные изменения экосистем, включая численность и видовой состав охотничьих животных. Это обусловлено тем, что наряду с непосредственной гибелью и миграцией при затоплении существует ряд других негативных воздействий на охотничьи ресурсы при соз-

дании водохранилищ и строительстве ГЭС. К ним относятся в первую очередь появление преград на традиционных путях миграции животных (что затрудняет их воспроизводство), изменение микроклимата и водного режима, подтопления, а также притяжение в зону водохранилища людей.

Крапивинский гидроузел располагается в Крапивинском муниципальном округе Кемеровской области – Кузбасса на реке Томь в среднем ее течении вблизи поселка Зеленогорский. По проекту объем Крапивинского водохранилища должен был составить 11,7 км³, глубина – от 15 до 57 м, длина – около 130–135 км, ширина – до 30 км в самой широкой части.

На рис. 1 отражены плановые границы Крапивинского водохранилища в случае его достройки, полученные путем компьютерного моделирования.



Рис. 1. Плановые границы Крапивинского водохранилища в случае его достройки
Fig. 1. Planned boundaries of the Krapivinsky reservoir in case of its completion

Рис. 1 наглядно показывает затопление значительной площади охотничьих угодий в центральной части Кемеровской области – Кузбасса (Крапивинский муниципальный округ и северная часть Новокузнецкого муниципального района), притом что эта территория уже отличается высокой антропогенной нагрузкой.

При достройке Крапивинского гидроузла выбывает из оборота существенная доля охотничьих угодий Крапивинского муниципального округа, притом что он занимает заметное место в охотничьем хозяйстве Кемеровской области – Кузбасса (табл. 1).

Таблица 1. Удельный вес Крапивинского района в основных показателях охотничьего хозяйства Кемеровской области – Кузбасса

Показатель	Удельный вес
Доля охотничьих хозяйств региона, %	25.81
Добыто особей, %	6.21
Доля закрепленных охотничьих угодий, %	9.99
Доля общедоступных охотничьих угодий, %	2.73
Всего охотничьих угодий, %	8.06

Поскольку при строительстве гидроузла пострадают также охотничьи угодья Новокузнецкого муниципального района, в работе автор сосредоточился на оценке ущерба для двух муниципальных районов области.

Пропорциональное увеличение высоты бьефа ведет к кратному изменению базовых показателей – суммарная площадь затопленного леса меняется с 91.7 до 581.0 км², а объем затопленного леса, рассчитанный на

основе высотной модели лесного массива, достигает 777 млн м³ при максимальной высоте бьефа.

Полученные значения площади воды в пяти критических значениях, пропорциональных шагу 10 м бьефа плотины над уровнем моря, позволили получить новые данные о подтоплении особо охраняемых природных территорий, попадающих в соответствующую зону разлива (рис. 2, 3).

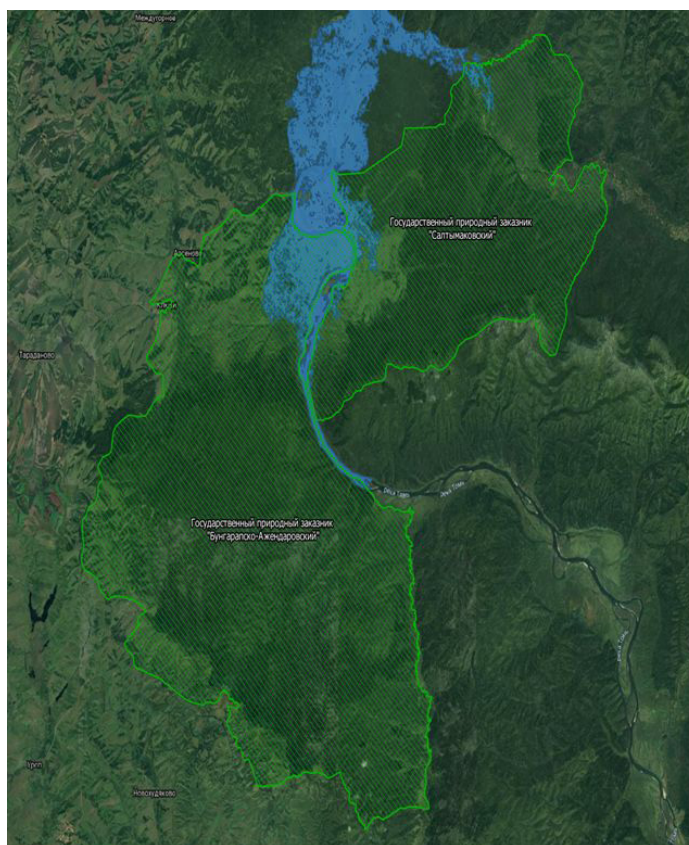


Рис. 2. Изменение уровня затопления при уровне воды в верхнем бьефе плотины, равном 10 м (относительно рельефа): Бунгарапско-Ажандаровский заказник – 3033.41 га; Салтымаковский заказник – 1041.9 га

Fig. 2. The change in the flooding level at the water level in the upper reaches of the dam, equal to 10 meters (relative to the relief): Bungarapsko-Azhendarovsky reserve – 3033.41 ha; Saltymakovsky reserve – 1041.9 ha

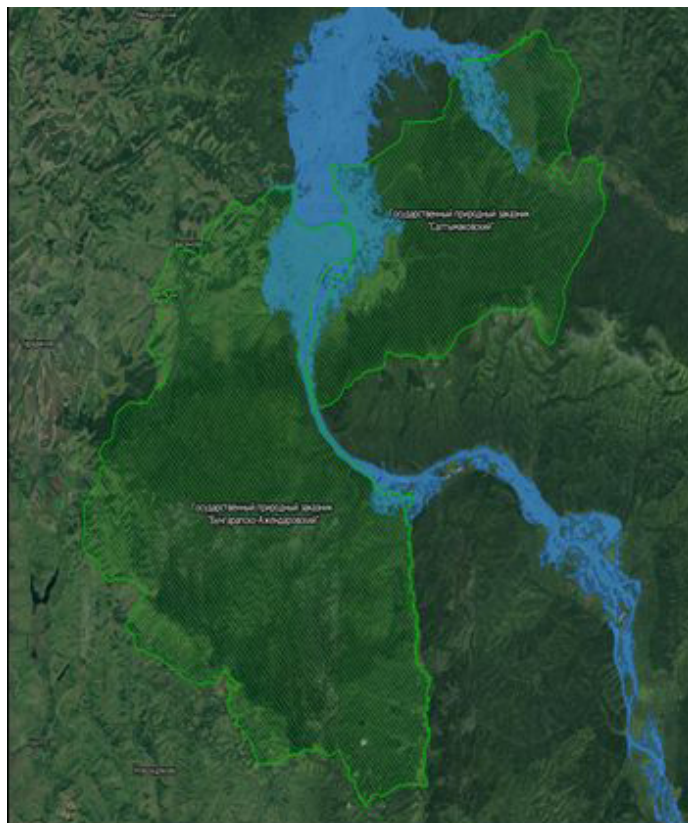


Рис. 3. Изменение уровня затопления при уровне воды в верхнем бьефе плотины, равном 20 м (относительно рельефа): Бунгарапско-Ажэндаровский заказник – 3992.41 га; Салтымаковский заказник – 3761.03 га

Fig. 3. The change in the flooding level at the water level in the upper reaches of the dam, equal to 20 meters (relative to the relief): Bungarapsko-Azhendarovsky reserve – 3992.41 ha; Saltymakovsky reserve – 3761.03 ha

Анализ результатов, представленных на рисунках, обозначил, помимо экологического, еще два принципиальных вопроса: правовой и экономический. В табл. 2 показано сокращение площадей охотничьих угодий Крапивинского муниципального округа и Новокузнецкого муниципального района в случае достройки Крапивинского гидроузла, рассчитанное путем анализа результатов съемки с БПЛА и компьютерного моделирования границ охотничьих угодий в случае их затопления.

Анализ данных табл. 2 показывает, что в Крапивинском муниципальном округе и Новокузнецком муниципальном районе произойдет сокращение площади охотничьих угодий разного статуса на 45 тыс. га, что составляет около 9 %. При этом относительное снижение площади в Новокузнецком районе будет выше. Отдельные угодья и охотхозяйства рискуют практически исчезнуть: так, участок № 17 Новокузнецкого муниципального района потеряет более 40 % площади, а участок № 7 в Крапивинском муниципальном округе – свыше 90 % площади.

В частности, в сложное положение попадет и охотхозяйство ООО «Соболь», которое утратит почти 20 % площади, а еще около 20–40 % попадет в зону влияния водохранилища с соответствующими изменениями в популяциях охотничьих животных. В подобной ситуации создается риск прекращения деятельности и банкротства коммерческих охотпользователей.

Заключение

Таким образом, достройка Крапивинского гидроузла связана с потерями капитала и доходов в охотничьем хозяйстве Кемеровской области – Кузбасса, которые должны быть учтены, компенсированы и приняты во внимание при расчете коммерческой эффективности проекта.

Результаты исследований устанавливают зоны затопления Крапивинского водохранилища, что является ориентиром для дальнейшего мониторинга состояния затопленных земель и других связанных с ними биологических ресурсов. Полученные результаты исследования могут быть исполь-

Таблица 2. Оценка снижения площадей охотничьих угодий Крапивинского муниципального округа и Новокузнецкого муниципального района Кемеровской области – Кузбасса при достройке Крапивинского гидроузла

Наименование угодий	Площадь в настоящее время, га	Площадь при затоплении (до уровня верхнего бьефа 49 м), га	Уменьшение площади при затоплении, га	Уменьшение площади при затоплении, %
1	2	3	4	5
Крапивинский муниципальный округ				
Закрепленные охотугодья (ЗОУ) «Крапивинский обход»	57 884	51 614	6 270	10.83
ЗОУ «Сидоровский обход»	84 841	79 298	5 543	6.53
ЗОУ «Никольско-Красулинский обход»	27 192	24 777	2 415	8.88
Охотхозяйство ООО «Соболь»	27 287	22 165	5 121	18.77
Охотхозяйство КООО «Тайдонское»	141 775	137 052	4 723	3.33
Общество охотников и рыболовов Кемеровской области «Абат»	71 770	69 062	2 708	3.77
Общедоступные охотничьи угодья (ООУ) № 7 Крапивинского муниципального округа	8 328	558	7 769	93.3
Итого по Крапивинскому муниципальному округу	419 077	384 526	34 549	8.24
Новокузнецкий муниципальный район				
ООУ № 15 Новокузнецкого муниципального района	42 023	37 862	4 161	9.9
ООУ № 17 Новокузнецкого муниципального района	5 355	3 072	2 283	42.63
ООУ № 18 Новокузнецкого муниципального района	38 838	35 816	3 022	7.8
Итого по Новокузнецкому муниципальному району	86 216	76 750	9 466	11.0
Итого по двум муниципальным образованиям	505 293	461 276	44 015	8.7

зованы для оценки и прогнозирования влияния других крупных низменных водоемов лесной зоны на природные ресурсы, в том числе (с определенными изменениями) водоемов Сибири и Дальнего Востока.

Сделана первичная оценка влияния предполагаемого затопления при реализации проекта строительства Крапивинского водохранилища. В дальнейшем планируется устранить недостатки исследования с це-

лью получения более достоверных данных, способствующих активному мониторингу биологических ресурсов на территории Кузбасса. Представленные результаты позволяют продолжить комплексный мониторинг природных ресурсов в рамках природоохранных мероприятий Кузбасса, в контексте стратегии с использованием технологий геоинформационных систем и методов зондирования Земли.

Библиография

- Варнаков А. П. Оценка ущерба, причиненного охотничьим животным и их среде обитания хозяйственной деятельностью человека // Вестник охотоведения. 2008. Т. 5, № 2. С. 187–197.
- Гавриловский Д. В., Гапонов В. Л., Гапонов С. В., Гапонова Е. Ю. Оценка гидро-экологических характеристик Цимлянского водохранилища // Инженерный вестник Дона. 2017. № 1 (44). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-gidro-ekologicheskikh-harakteristik-tsimlyanskogo-vodohranilisha> (дата обращения: 14.02.2021).
- Курбанов С. О., Созаев А. А., Жемгуразов С. М. Оценка влияния низконапорных водохранилищных гидроузлов на окружающую среду // Инженерный вестник Дона. 2019. № 4 (55). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-vliyaniya-nizkonapornyh-vodohranilischnyh-gidrouzlov-na-okruzhayushuyu-sredu> (дата обращения: 14.02.2021).
- Отмахов Ю. С., Черникова Т. С., Третьяков Б. А. Антропогенная трансформация растительных сообществ сосновых лесов в городской среде // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 41. С. 75–95.
- Berhane G., Gebreyohannes T., Martens K., Walraevens K. Overview of micro-dam reservoirs (MDR) in Tigray (northern Ethiopia): Challenges and benefits // Journal of African Earth Sciences. 2016. Vol. 123. P. 210–222. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2016.07.022
- Gaveau D. L. A., Pirard R., Salim M. A., Tonoto P., Yaen H., Parks S. A., Carmenta R. Overlapping Land Claims Limit the Use of Satellites to Monitor No-Deforestation Commitments and No-Burning Compliance // Conserv. Lett. 2017. № 10. P. 257–264. DOI: 10.1111/conl.12256
- Gaveau D. L. A., Sheil D., Husnayaen, Salim M. A., Arjasakusuma S., Ancrenaz M., Pacheco P., Meijaard E. Rapid conversions and avoided deforestation: Examining four decades of industrial plantation expansion in Borneo // Sci. Rep. 2016. No 6. P. 32017. DOI: 10.1038/srep32017
- Hosonuma N., Herold M., De Sy V., De Fries R. S., Brockhaus M., Verchot L., Angelsen A., Romijn E. An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries // Environ. Res. Lett. 2012. № 7. P. 4009. DOI: 10.1088/1748-9326/7/4/044009
- Margono B. A., Potapov P. V., Turubanova S., Stolle F., Hansen M. C. Primary forest cover loss in indonesia over 2000–2012 // Nat. Clim. Chang. 2014. № 4. P. 730–735. DOI: 10.1038/nclimate2277
- Robert A. Obedzinski, Charles G. Shaw III, Daniel G. Neary, Declining Woody Vegetation in Riparian Ecosystems of the Western United States // Western Journal of Applied Forestry. 2001. Vol. 16. P. 169–181. DOI: 10.1093/wjaf/16.4.169
- Sayed E. T., Wilberforce T., Elsaid K., Rabaia M. K. H., Abdelkareem M. A., Chae K. J., Olabi A. A. Critical review on environmental impacts of renewable energy systems and mitigation strategies: Wind, hydro, biomass and geothermal // Science of the Total Environment. 2021. Vol. 766. P. 144505. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.144505

ASSESSMENT OF THE IMPACT OF THE CONSTRUCTION OF LARGE HYDROLOGICAL FACILITIES ON THE STATE OF THE HUNTING ECONOMY IN THE ADJACENT TERRITORY (ON THE EXAMPLE OF THE KRAPIVINSKY HYDROELECTRIC COMPLEX)

PROSEKOV
Alexander Yuryevich

D.Sc., Kemerovo State University, 020678@mail.ru

Keywords:

hydroelectric facilities
hunting resources
flooding
computer modeling
hydroelectric power
station
Kuzbass

Summary: This article discusses the impact of the construction of large hydroelectric facilities on the state of hunting grounds in flooded areas on the example of the construction of the Krapivinsky hydroelectric complex on the Tom River. The models of development of sustainable hunting economy based on multisectoral territorial forest management are discussed. In particular, this applies to reservoirs and associated hydroelectric power plants (HPPs), since these are the largest structures with a significant impact on the animal world over large areas. The aim of this work is to assess the impact of the construction of large hydroelectric facilities on the state of hunting resources (on the example of the completion of the Krapivinsky hydroelectric complex in the Kemerovo region, Kuzbass). It was established that this led to the loss of capital and income in the hunting sector of the Kemerovo region, Kuzbass, which should be taken into account, compensated, and should be considered when calculating the commercial efficiency of the project. The research results allows us to establish the flooding zones of the Krapivinsky reservoir, which is a reference point for further monitoring of the condition of flooded lands and other associated biological resources. The obtained results can be used to assess and predict the impact of other large low-lying water bodies of the forest zone on natural resources, including (with certain changes) water bodies in Siberia and the Far East.

Received on: 04 December 2021

Published on: 28 December 2021

References

- Berhane G., Gebreyohannes T., Martens K., Walraevens K. Overview of micro-dam reservoirs (MDR) in Tigray (northern Ethiopia): Challenges and benefits, *Journal of African Earth Sciences*. 2016. Vol. 123. P. 210–222. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2016.07.022
- Gaveau D. L. A., Pirard R., Salim M. A., Tonoto P., Yaen H., Parks S. A., Carmenta R. Overlapping Land Claims Limit the Use of Satellites to Monitor No-Deforestation Commitments and No-Burning Compliance, *Conserv. Lett.* 2017. No. 10. P. 257–264. DOI: 10.1111/conl.12256
- Gaveau D. L. A., Sheil D., Husnayaen, Salim M. A., Arjasakusuma S., Ancrenaz M., Pacheco P., Meijaard E. Rapid conversions and avoided deforestation: Examining four decades of industrial plantation expansion in Borneo, *Sci. Rep.* 2016. No 6. P. 32017. DOI: 10.1038/srep32017
- Gavrilovskiy D. V. Gaponov V. L. Gaponov S. V. Gaponova E. Yu. Assessment of hydroecological characteristics of the Tsimlyansk reservoir, *Inzhenernyy vestnik Dona*. 2017. No. 1 (44). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-gidro-ekologicheskikh-harakteristik-tsimlyanskogo-vodohranilisha> (data obrascheniya: 14.02.2021).
- Hosonuma N., Herold M., De Sy V., De Fries R. S., Brockhaus M., Verchot L., Angelsen A., Romijn E. An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries, *Environ. Res. Lett.* 2012. No. 7. P. 4009. DOI: 10.1088/1748-9326/7/4/044009
- Kurbanov S. O. Sozaev A. A. Zhemgurazov S. M. Assessment of the impact of low-pressure reservoir waterworks on the environment, *Inzhenernyy vestnik Dona*. 2019. No. 4 (55). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-vliyaniya-nizkonapornyh-vodohranilischnyh-gidrouzlov-na-okruzhayushchuyu-sredu> (data obrascheniya: 14.02.2021).
- Margono B. A., Potapov P. V., Turubanova S., Stolle F., Hansen M. C. Primary forest cover loss in indonesia

- over 2000–2012, *Nat. Clim. Chang.* 2014. No. 4. P. 730–735. DOI: 10.1038/nclimate2277
- Otmahov Yu. S. Chernikova T. S. Tret'yakov B. A. Anthropogenic transformation of plant communities of pine forests in the urban environment, *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2018. No. 41. P. 75–95.
- Robert A. Obedzinski, Charles G. Shaw III, Daniel G. Neary, Declining Woody Vegetation in Riparian Ecosystems of the Western United States, *Western Journal of Applied Forestry*. 2001. Vol. 16. P. 169–181. DOI: 10.1093/wjaf/16.4.169
- Sayed E. T., Wilberforce T., Elsaid K., Rabaia M. K. H., Abdelkareem M. A., Chae K. J., Olabi A. A. Sritical review on environmental impacts of renewable energy systems and mitigation strategies: Wind, hydro, biomass and geothermal, *Science of the Total Environment*. 2021. Vol. 766. P. 144505. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.144505
- Varnakov A. P. Assessment of damage caused to hunting animals and their habitat by human economic activity, *Vestnik ohotovedeniya*. 2008. T. 5, No. 2. P. 187–197.



МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

ШИТИКОВ

Владимир Кириллович

д. б. н., Институт экологии Волжского бассейна РАН,
stok1946@gmail.com

Получена: 30 ноября 2021 года

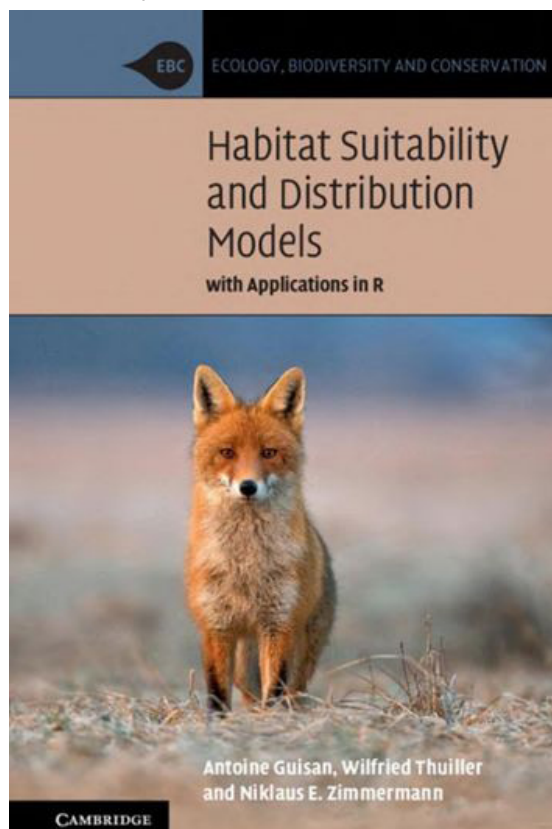
Подписана к печати: 12 декабря 2021 года

Экологические сообщества существуют в пространстве и времени. При этом совокупность ключевых факторов окружающей среды определяют условия выживания и размножения отдельных индивидов и, следовательно, характер распределения популяций по изучаемой территории. Цель рассматриваемой книги (Guisan et al., 2017) – дать детальное описание методологии анализа взаимосвязей между сообществами и абиотическими факторами, выделения экологических ниш видов, а также количественной оценки степени пригодности среды для обитания популяций на изучаемой территории.

Авторы – признанные специалисты по экологии и биогеографии из Швейцарии и Франции, которые за последние 20 лет опубликовали большое количество работ, от-

меченных десятками тысяч ссылок ISI. Эта книга, по сути, обобщение накопленного опыта. Она начинается с основных теорий и включает все основные этапы построения моделей распределения видов от концептуализации и обучения до прогнозирования ареалов популяций и тенденций изменения биоразнообразия. Многочисленные примеры использования статистической среды R для моделирования экосистем различного масштаба от локальных участков до всей земной поверхности делают описываемые методы доступными и воспроизводимыми.

Вдохновленные этой книгой, мы представляем также [серию статей по моделированию распределения видов](#) на примере бентоса Волжского бассейна.



Библиография

Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. [Habitat Suitability and Distribution Models](#). With Applications in R. Cambridge University Press, 2017. 462 p.

MODELS OF SPECIES DISTRIBUTION

SHITIKOV
Vladimir Kirillovich

*DSc, Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian
Academy of Science, stok1946@gmail.com*

Received on: 30 November 2020

Published on: 12 December 2020

References

Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N. [Habitat Suitability and Distribution Models](#). With Applications in R. Cambridge University Press, 2017. 462 p.



ЯДОВИТЫЕ ЖИВОТНЫЕ И РАСТЕНИЯ

ЯКИМОВ
Василий Николаевич

д. б. н., Нижегородский государственный университет,
damsselfly@yandex.ru

Получена: 01 декабря 2021 года

У предлагаемой вниманию читателей книги (Гелашвили и др., 2020) интересная предыстория. Как известно, в 1991 г. Советский Союз (СССР) как государство прекратил свое существование, но по иронии судьбы годом ранее (в 1990 г.) вышло в свет справочное пособие, написанное сотрудниками Горьковского государственного университета Б. Н. Орловым, Д. Б. Гелашвили, А. К. Ибрагимовым «Ядовитые животные и растения СССР» (Орлов и др., 1990). Таким образом, это была по существу последняя возможность использовать аббревиатуру «СССР». Книга была издана большим, даже по тем временам, тиражом (230 000 экз.) и сразу стала библиографической редкостью, но вполне доступна сегодня в Интернете и по-прежнему пользуется большим спросом.

К сожалению, время неумолимо как к людям, так и к фактам; кроме того, научный прогресс внес значительные коррективы в существующие представления о природных ядах. За прошедшие 30 лет не только радикально изменилась геополитическая картина мира, но и появились новые данные о биологии и экологии ядовитых животных и растений, а также продуцируемых ими ядах, находящих все большее применение в научных лабораториях, медицинских клиниках, на фармацевтических предприятиях. Не сняты с повестки дня и проблемы отравлений природными ядами, особенно в связи с повышенной мобильностью населения. Все это требует актуализации сведений о природных ядах как для широкого круга читателей, так и учащейся молодежи, включая подготовку специалистов в высшей школе, а научно-технический прогресс возможен только при рациональном использовании богатейших природных ресурсов страны. Несомненно также, что специалистов биологических, ветеринарных и медицинских специальностей, которые проходят подготовку в системе высшей школы, необходимо вооружить сведениями о ядовитых животных и растениях нашей страны. Поэтому объединение в одной монографии данных о наиболее важных ядовитых животных и растениях России должно не только облегчить изучение этого вопроса, но и оказать

Подписана к печати: 12 декабря 2021 года

ся полезным в дальнейшей практической деятельности.

Принимая во внимание неразрывность исторических, культурных и научных связей и традиций, объединяющих страны бывшего СССР, авторы сочли возможным и необходимым отразить это как в названии книги, так и в ее содержании. С учетом накопленных после 1990 г. новых данных о биологии и экологии ядовитых животных и растений, а также продуцируемых ими ядах, структура и материалы, использованные в рассматриваемой монографии, подверглись коренной переработке и дополнению, что привело к увеличению объема книги почти в четыре раза. Так, например, в отдельном разделе рассмотрены сведения о вредоносном цветении воды морей и континентальных водных объектов. В то же время в книге не рассматриваются ядовитые грибы, что, во-первых, неизбежно привело бы к значительному увеличению ее объема, а во-вторых, стало неактуальным в связи с выходом в свет в 2017 г. фундаментальной сводки М. В. Вишневского «Ядовитые грибы России», доступной отечественному читателю. Из этих же соображений в книгу не включены яды микробного происхождения, также широко освещенные в современной литературе. (В настоящее время авторами готовится к изданию энциклопедический словарь «Биотоксины» на 1000 терминов, в котором будут приведены сведения о зоо-, фито-, микотоксинах, токсинах высших грибов, морских биотоксинах, цианотоксинах и бактериальных токсинах.)

В монографии отражено современное состояние вопроса о ядовитых животных и растениях, описано строение их ядопродуцирующих органов и тканей, приведены химическая структура зоо- и фитотоксинов и молекулярные механизмы их поражающего действия. Большое внимание уделяется профилактике отравлений и мерам оказания первой помощи. Важное значение придается охране и рациональному использованию ядовитых животных и растений в нашей стране. Приведены сведения о практическом применении зоо- и фитотоксинов и препаратов на их основе в медицине.

Книга имеет следующую структуру:

ТОМ I. ЯДОВИТЫЕ ЖИВОТНЫЕ

- Глава 1. Токсикологическая характеристика ядовитых животных

- ЧАСТЬ I. Ядовитые беспозвоночные

- Глава 2. Ядовитые морские беспозвоночные

- Глава 3. Ядовитые наземные беспозвоночные

- ЧАСТЬ II. Ядовитые позвоночные

- Глава 4. Ядовитые рыбы и круглоротые

- Глава 5. Ядовитые амфибии

- Глава 6. Ядовитые рептилии

ТОМ II. ЯДОВИТЫЕ РАСТЕНИЯ

- ВРЕДНОСНОЕ «ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ

- ЧАСТЬ III. Ядовитые высшие растения

- Глава 7. Токсикологическая характеристика ядовитых высших растений

- Глава 8. Представители ядовитых высших растений

- ЧАСТЬ IV. Вредоносное «цветение» воды морей и континентальных водных объектов

- Глава 9. Токсичные организмы «красного» прилива

- Глава 10. Токсичные цианопрокариоты

- Литература

- Интернет-ресурсы

- Предметный указатель

- Указатель русских названий животных

- Указатель латинских названий животных

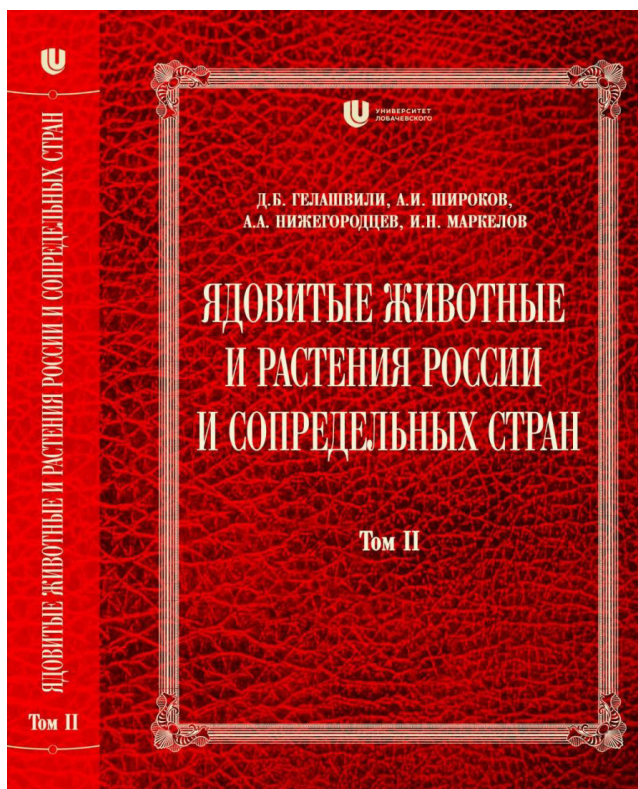
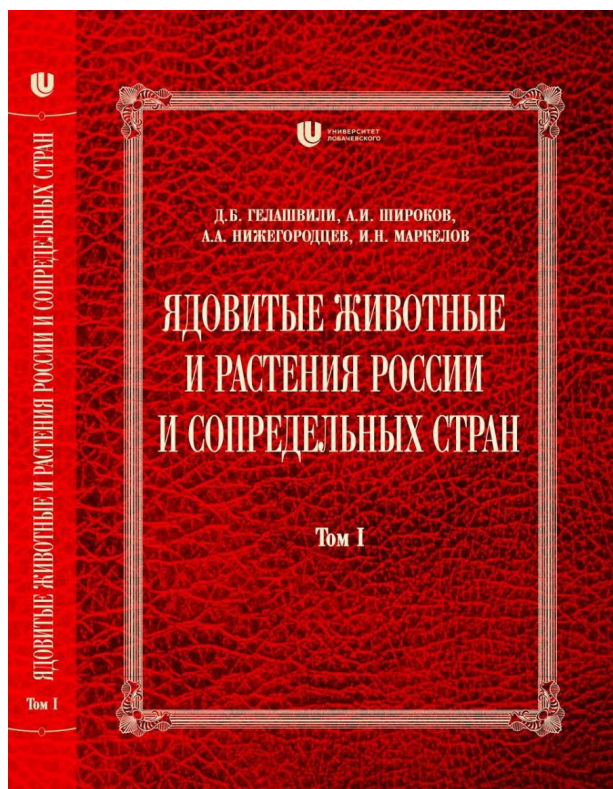
- Указатель русских названий растений и гидробионтов

- Указатель латинских названий растений и гидробионтов

- Принятые сокращения

- Приложение

Книга адресована специалистам и широкому кругу читателей, интересующихся вопросами экотоксикологии.



Библиография

- Гелашвили Д. Б., Широков А. И., Нижегородцев А. А., Маркелов И. Н. Ядовитые животные и растения России и сопредельных стран : Монография: В 2 т. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2020. [Т. 1. 528 с.](#); [Т. 2. 547 с.](#)
- Орлов Б. Н., Гелашвили Д. Б., Ибрагимов А. К. Ядовитые животные и растения СССР . М.: Высшая школа, 1990. 272 с.

POISONOUS ANIMALS AND PLANTS

YAKIMOV
Vasiliy Nikolaevich

DSc, Nizhny Novgorod State University, damselfly@yandex.ru

Received on: 01 December 2020

Published on: 12 December 2020

References