



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>

№ 2 (44). Июнь, 2022

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
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

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

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





Содержание № 2. 2022

От редакции

Очередной выпуск

3

Аналитический обзор

Розенберг Г. С.,
Филатова О. Е.

Три парадигмы изучения мира (взгляд экологов)

4 – 14

Оригинальные исследования

Белова О. А.,
Дубянский В. М.,
Гагиева А. Ю.

Многолетняя динамика зараженности мелких млекопитающих туляремией в ставропольском крае

15 – 23

Боднарь И. С.,
Чебан Е. В.

*Фитотоксичность цезия для ряски малой *Letna minor* L.*

24 – 36

Ваккер В. Г.,
Бурчаков А. М.

*Сообщества половозрелых гельминтов остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в степной зоне республики казахстан*

37 – 57

Коробова Л. Н.,
Риксен В. С.

Залужение как экологический фактор трансформации солонца и его микрофлоры

58 – 67

Кузнецова Н. Ф.,
Клушевская Е. С.

*Механизмы выживания *pinus sylvestris* L. В засуху на техногенно загрязненной территории*

68 – 77

Панюкова Е. В.

*Волны жизни кровососущего комара *aedes communis* (de geer, 1776) в средней тайге республики коми*

78 – 89

Синописис

Антипина Г. С.

Чужеродная флора московского региона

90 – 94

Калинкина Н. М.

Интегрирующая роль гидробиологии в лимнологических исследованиях

95 – 97



научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ



<http://petrsu.ru>

Выпуск № 2

От редакции

ОЧЕРЕДНОЙ ВЫПУСК

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Сформирован очередерой выпуск.

Из-за санкций усложнился вопрос с назначением DOI. Пока мы не можем назначать этот индекс нашим статьям. Однако есть вариант решения этой проблемы. Мы будем держать авторов и читателей в курсе событий.

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



УДК УДК 007.51+574

ТРИ ПАРАДИГМЫ ИЗУЧЕНИЯ МИРА (ВЗГЛЯД ЭКОЛОГОВ)

Розенберг
Геннадий Самуилович

доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна РАН - филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН, genarozenberg@yandex.ru

ФИЛАТОВА
Ольга Евгеньевна

доктор биологических наук, Сургутский государственный университет, filatova_oe@edu.surgu.ru

Ключевые слова:
детерминизм
стохастизм
хаос-самоорганизация
экосистемы
неопределенность

Аннотация: Еще в 1948 г. У. Уивер (W. Weaver) обращал внимание на проблему Complexity. Активное изучение этой проблемы началось в конце XX в. в работах И. Р. Пригожина (I. R. Prigogine) и Г. Хакена (H. Haken). В статье дается и третья трактовка Complexity с позиции статистической неустойчивости любых выборок биосистем (заметный вклад в осмысление и математизацию этой парадигмы внесен В. М. Еськовым и его последователями). Это так называемые системы третьего типа (нет повторов начального состояния, вектора текущего состояния и конечного состояния; все уникально). В этом случае Complexity выходит за рамки детерминизма и стохастики. Обсуждаются некоторые экологические примеры.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Э. В. Ивантер

Получена: 26 апреля 2022 года

Подписана к печати: 22 июня 2022 года

Введение

– Ребе, в чем смысл жизни?
– Какой прекрасный вопрос! Неужели ты
хочешь променять его на ответ?

Почти каждый новый шаг в развитии
естествознания достигается ценой
отказа от чего-либо предшествующего...

Таким образом, по мере расширения
знаний у ученых в известной степени
уменьшаются притязания на полное
«познание» мира.

Вернер К. Гейзенберг (1901–1976) –
немецкий физик-теоретик,
Нобелевский лауреат по физике (1932)

Три парадигмы (учения) «правят миром»
(на выбор – другая аналогия: три кита его
«поддерживают»...).

Первая – лапласовский детерминизм
(полная определенность поведения объек-
тов живой природы) – уверенность в том,

что все происходящее имеет причину в чело-
веческом понятии и есть непознанная разу-
мом необходимость. В своем крайнем вари-
анте детерминизм полностью отрицает слу-
чайность (для него это неполное выражение
знаний об исследуемых объектах), чем «от-
крывает двери» всякого рода мистике. При-
мером может служить высказывание поэта,
прозаика, журналиста Теофиля Готье (Pierre
Jules Théophile Gautier, 1811–1872): «Случай
– псевдоним Бога, когда Он не хочет под-
писаться своим собственным именем. – Le
hasard, c'est peut-être le pseudonyme de Dieu,
quand il ne veut pas signer» (Gautier, 1855,
p. 28). Немецкий психолог Герд Гигеренцер
с соавторами в книге «Империя случайного»
замечают: «...несмотря на все пертурбации,
происшедшие в науке более чем за два тыся-
челетия, отделяющие Аристотеля от Парижа
Клода Бернара, одна установка не подвер-
галась сомнению: наука занимается изуче-
нием причин, а не случая. Кант даже возвел
универсальный причинный детерминизм в
ранг необходимого условия всего научного

знания» (Gigerenzer et al., 1989, p. XIII). Математически это означало необходимость развития дифференциального исчисления (процесс задается вектором состояния). На принципе детерминизма построена, например, классическая физика (механика).

Вторая – *случайность, стохастизм* (вероятностная определенность поведения объектов живой природы). Вот одно из классических определений *случая*: это «совокупность причин, способствующих осуществлению события и не оказывающих влияния на размер его вероятности, т. е. на отношение числа случаев (cas), благоприятных его осуществлению, к общему количеству возможных случаев» (Poisson, 1837, p. 80). Весьма образно еще в 1953 г. высказался прозаик и философ М. А. Алданов¹: «Случай есть все, что происходит в мире, его возникновение, создание планеты Земля, появление человечества на этой планете, его возможное в будущем исчезновение, рождение человека, его смерть, бесконечная совокупность больших, средних, малых явлений, все, что "по законам природы" происходит во Вселенной, то, что Кант называет совокупностью всех фактов, "die absolute Totalität des Iribegriffs existierender Dinge". С моей точки зрения, историю человечества, с разными отступлениями и падениями, можно представить себе как сознательную или бессознательную, героическую или повседневную, борьбу со случаем. Однако ходячие слова "не оставлять ничего на волю случая", "ne laisser rien au hasard", представляются мне предельным выражением человеческого высокомерия и легкомыслия» (Алданов, 1996, с. 177–178). Математически это означало необходимость развития теории вероятностей (процесс задается функцией распределения).

Профессор С. Ю. Рудерман (2001, 2005), чьим студентом был один из авторов этой статьи, свои лекции о теории вероятностей

всегда заканчивал присказкой – «Все в жизни зависит от случая». Действительно, в рамках философской традиции в диалектической паре «детерминизм – стохастизм» последний элемент, по-видимому, играет главную роль. Но не все наблюдаемые в природе явления описываются этими двумя парадигмами. Американский биохимик и писатель-фантаст А. Азимов (Asimov Isaac, 1920–1992) еще в 1960 г. в научно-популярной книге «The Intelligent Man's Guide to Science» писал: «Принцип неопределенности (Гейзенберга. – Г. Р., О. Ф.) сильно повлиял на развитие современной физики и философии. Он напрямую связан с философской проблемой причинности (то есть причинно-следственной связи). Однако в науке судьба этой идеи оказалась иной, чем предполагали. Нередко можно прочесть, что принцип неопределенности показывает принципиальную невозможность получить точные научные ответы на то, что в действительности происходит в окружающем мире и что все человеческие знания получены лишь благодаря непредсказуемым причудам Вселенной, когда следствие не определяется причиной» (Азимов, 2006, с. 336).

Имеет место и третья парадигма, которая начала складываться во второй половине XX в., – *хаос-самоорганизация* (неопределенность в динамике поведения объектов живой природы). Первыми, кто обозначили эту проблему, были психофизиолог, чл.-корр. АМН СССР Н. А. Бернштейн (1896–1966; предложил гипотезу о «повторении без повторения» (Бернштейн, 1947, 1997а)) и американский математик и организатор науки У. Уивер (Warren Weaver; 1894–1978), который для систем третьей парадигмы предложил понятие «организованной сложности, *Complexity*²» (Weaver, 1948; Розенберг, 2019); также был близок к этим представлениям нобелевский лауреат, физикохимик И. Р. Пригожин (Ilya R. Prigogine; 1917–2003), который в работах

1 Алданов Марк Александрович (Алданов – анаграмма фамилии Ландау, превратившаяся из псевдонима в настоящую фамилию; 1886–1957; 13 раз номинировался на Нобелевскую премию по литературе (https://ru.wikipedia.org/wiki/Алданов,_Марк_Александрович)).

2 *Complexity* – почему этот термин часто пишут непереведенным, курсивом и с заглавной буквы? Почему бы не удовлетвориться простым и понятным русским словом «сложность» (точнее, «сложностьность»)? Во-первых, это англоязычный термин; во-вторых, «сложностьность» звучит как-то коряво; наконец, этим подчеркивается, что *Complexity* – это нечто большее, чем «сложность», «что-то действительно новое и оригинальное. <...> Обобщая, можно сказать, что complexity и есть современная форма междисциплинарности» (Гречко, 2012, с. 6, 19). «С началом хаоса заканчивается классическая наука. <...> XX-й век будет памятен лишь благодаря созданию теории относительности, квантовой механики и хаоса» (Gleick, 1987, p. 3, 6). Обратим внимание и на высказывание философа науки Т. Куна (Thomas Samuel Kuhn; 1922–1996) о том, что «наука сбилась с пути и ей больше не удастся обходить аномальные явления» (цит. по: Gleick, 1987, p. 315).

(Пригожин, 1991; Prigogine, 1997) и в своем обращении к потомкам «The die is not cast – Жребий не брошен» (Prigogine, 2000) четко формулирует для сложных систем (живых и социальных): «Современные науки, изучающие сложность мира, опровергают детерминизм: они настаивают на том, что природа созидательна на всех уровнях ее организации. *Будущее не дано нам заранее* (выделено нами. – Г. Р., О. Ф.)». Пригожин называет такой хаос *детерминированным*. Самый заметный вклад в осмысление и математизацию (расчет матриц межаттракторных состояний и параметров квазиаттракторов) этой парадигмы внесен доктором физ.-мат. и биол. наук В. М. Еськовым и его последователями (Еськов В. М., 2011; Филатова и др., 2012; Еськов В. М., Филатова, 2014; Еськов В. В. и др., 2014а, б, 2018, 2020; Еськов В. В., 2016; Еськов В. М. и др., 2016, 2017а, б, 2020 и др.).

Аналитический обзор

Парадигмы познания применительно к экосистемам

Детерминистско-стохастический подход постулирует повторяемость (воспроизводимость) начального состояния системы $x_0(t)$ (неограниченное число раз) и повторяемость (возможно, с вариациями для стохастизма и хаоса по-Пригожину) промежуточных состояний системы $x_i(t)$. Теория хаоса-самоорганизации (ТХС) исходит из того, что, в полном соответствии с классическим высказыванием Гераклита Эфесского (ок. 544 до н. э. – ок. 483 до н. э.), «в одну и ту же реку дважды войти нельзя», вообще невозможно произвольное повторение любых значений вектора состояния системы (в том числе и начального (Еськов В. М., 2011)). Фактически все вышесказанное представлено в табл. 1 (см., например, (Филатова и др., 2012, с. 16; Еськов В. В. и др., 2014б, с. 48)).

Таблица 1. Вектор состояния для различных парадигм познания

Парадигма	Начальное состояние $x_0(t)$	Промежуточное состояние $x_i(t)$	Конечное состояние $x_k(t)$
Детерминизм	+	+	+
Стохастизм	+	±	–
Хаос (по Пригожину)	+ и ±	–	–
Теория хаоса-самоорганизации	–	–	–

Примечание. + – полная определенность; ± – частичная определенность; – неопределенность.

В 70–80-х гг. прошлого столетия отечественный системолог Б. С. Флейшман (1982, с. 21) сформулировал принципы системологии, среди которых представляет интерес (в контексте данной работы) *принцип рекуррентного объяснения*: свойства систем данного уровня иерархической организации мира выводятся в виде теорем (объясняются), исходя из постулируемых свойств элементов этой системы (т. е. систем непосредственно нижестоящего уровня иерархии) и связей между ними. Например, для вывода свойств экосистемы (биоценоза) постулируются свойства и связи популяций, для вывода свойств популяций – свойства и связи особей и т. д. Итак, с этой точки зрения первостепенную важность приобретает ответ на вопрос: что постулируем – точку, вероятностное «облако», аттрактор (псевдоаттрактор)? Приняв ту или иную парадигму, мы неизбежно попадаем в одну из ситуаций, представленных в табл. 2 с примерами из табл. 3–5. Эти та-

блицы достаточно наглядны, и мы ограничимся лишь небольшими комментариями относительно нескольких характеристик.

Представления о дискретности фитоценозов (организмистские аналогии; см табл. 3) связаны с работами американского ботаника и эколога Ф. Клементса (Frederic Edward Clements, 1874–1945): «Единица растительности климакс-формация является органическим энтитетом (то, что существует само по себе. – Г. Р., О. Ф.). Формация зарождается, растет, созревает и умирает как организм. <...> Далее, каждая климакс-формация способна вновь самозарождаться, повторяя точно в более важных чертах ступени своего развития» (Clements, 1916, р. 124). Однако уже в недрах парадигмы организмизма еще в конце прошлого столетия возникли новые представления о непрерывности растительного покрова, которые были оформлены в 1910 г. трудами Л. Г. Раменского (1884–1953) и американского эколога Г. Глизона (Henry

Allan Gleason, 1882–1975). Наиболее полный и интересный обзор истории, становления и современного состояния концепций организмизма и континуума приведен в монографиях Б. М. Миркина и Л. Г. Наумовой (2017) и

А. Л. Рижинашвили (2021). В табл. 5 и 6 представлены некоторые причины непрерывности и дискретности растительного покрова (Розенберг и др., 1999, с. 261).

Таблица 2. Изменение некоторых системных характеристик для различных парадигм познания

Парадигма	Усложняющееся поведение	Прогноз событий	Формирование законов	Воздействие
Детерминизм	физикализм	функциональный	причинно-следственные связи	управление
Стохастизм	кибернетика	вероятностный	автокорреляции, законы распределения	управление – регулирование
Хаос (по Пригожину)	системология	телеологический	открытые системы, нелинейность	регулирование – управление
Теория хаоса-самоорганизации	ТХС	отсутствует	анализ параметров квазиаттракторов	регулирование

Таблица 3. Изменение некоторых экологических характеристик для различных парадигм познания

Парадигма	Устойчивое состояние экосистем	Экологическая ниша	Дискретность – непрерывность
Детерминизм	моноклимакс	фундаментальная	организмизм
Стохастизм	поликлимакс	реализованная	организмизм + континуум (превалирование организмизма)
Хаос (по Пригожину)	климакс-мозаика (Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 2017)	изменчивость условий среды («парадокс планктона» (Hutchinson, 1961))	континуум + организмизм (превалирование континуума)
Теория хаоса-самоорганизации	отсутствует ¹	пульсирующая (по (Усманов и др., 2016))	континуум

¹ «Климакс никогда не бывает абсолютным, так, на регенерационные процессы в фитоценозах влияет изменение климата, видообразование и появление (или занос) новых видов. По существу, климаксовые фитоценозы – это фитоценозы, находящиеся в стадии очень медленного изменения (выделено нами. – Г. Р., О. Ф.)» (Миркин, Наумова, 2017, с. 137).

Таблица 4. Изменение некоторых характеристик СЭЭС для различных парадигм познания

Парадигма	Методология истории	Формы правления	Развитие культуры	Театральные жанры
Детерминизм	натуралистическая, позитивистская	тирания	традиция, премодерн	трагедия (фатум жестко ведет героев)
Стохастизм	антинатуралистическая, неокантианская	демократия	модерн	драма (ситуация зависит от самих героев)
Хаос (по Пригожину)		анархия		комедия (много степеней свободы)
Теория хаоса-самоорганизации	постмодернистская	знаниевое, синергетическое, постиндустриальное общество	постмодерн	комедия дель арте, commedia all'improvviso (импровизация)

Примечание. СЭЭС – социо-эколого-экономическая система; театральные жанры – см. (Румянцева, 2016); методология истории представлена по (Миронов, 2011).

Таблица 5. Причины непрерывности и дискретности растительности

Причины непрерывности	Причины дискретности
1. Постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве (непрерывность экотопа)	1. Наличие переломных пунктов в изменении прямодействующих факторов (дифференцированность экотопа)
2. Неспецифичность воздействия видов на среду	2. Специфичность трансформации среды растениями
3. Равномерность воздействия на среду природных факторов («растекание» видов в пространстве)	3. Катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов
4. Непрерывность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека	4. Дискретность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека
5. Отсутствие экологических групп видов	5. Наличие экологических групп видов

Если принять эти пять пар причин за основу (Розенберг и др., 1999), то на конкретном участке пространства возможно возникновение $2^5 = 32$ различных ситуаций, проанализировать которые достаточно сложно в силу того, что каждая из причин может оказывать различное по силе влияние, зачастую «уравновешивая» или «заменяя» другие причины. Однако, учитывая, что причины 1, 3, 4 и 5, в

известной мере, отражают разные стороны одной комплексной причины, связанной с характером воздействия среды на растения, эту схему можно редуцировать всего до двух причин: непрерывности – дискретности экотопа и специфичности – неспецифичности воздействия растений на среду; тогда число возможных ситуаций сокращается до $2^2 = 4$.

Таблица 6. Дихотомия условий существования непрерывности и дискретности растительности

Воздействие на среду	Экотоп	
	непрерывный	дискретный
Неспецифическое	непрерывность	дискретность (растительность тундры)
Специфическое	один эдификатор – дискретность (бореальный лес);	дискретность
	полидоминантность – непрерывность (луговые сообщества)	

Причины возникновения непрерывности (дискретности) растительности можно проиллюстрировать и от наличия доминантов (специфичность воздействия на среду) и видового разнообразия (табл. 7) (Розенберг и

др., 1999, с. 265). Таким образом, в зависимости от экологических и ценотических параметров растительные сообщества попадают в рамки одной из парадигм познания.

Таблица 7. Зависимость степени непрерывности растительного покрова от числа доминантов и видового разнообразия

Видовое разнообразие	Доминанты	
	сильные	слабые
Высокое	непрерывность (тропический лес)	непрерывность (травяные сообщества)
Низкое	дискретность (бореальный лес)	дискретность (пустынные сообщества); непрерывность (лишайниковый покров тундры)

Теперь рассмотрим представления о «пульсирующей экологической нише», предложенные профессором И. Ю. Усмановым (1950–2020) (Усманов и др., 2014, 2016; Мавлетова-Чистякова и др., 2017). Мы не ставим задачу дать обзор исследований по проблеме экологической ниши (с разными аспектами теории экологической ниши можно познакомиться по работам: Vandermeer, 1972; Whittaker et al., 1973; Шенброт, 1986; Джиллер, 1988; Гиляров, 1990; Розенберг и др., 1999; Хлебосолов, 2002 и мн. др.). Сегодня принято различать *пространственную* экологическую нишу (Дж. Гриннелл (Joseph Grinnell, 1877–1939)), *трофическую* экологическую нишу (Ч. Элтон (Charles Sutherland Elton, 1900–1991))¹, *многомерную*, *фундаментальную* и *реализованную* экологические ниши (Дж. Хатчинсон (George Evelyn Hutchinson, 1903–1991)). В последнее десятилетие накопилось большое число данных, которые не укладываются в традиционные рамки понятия «многомерная экологическая ниша». Это заставляет уточнить наши представления об экологической нише с учетом новых данных, теоретических и методических подходов.

Взгляды на многомерную экологическую нишу растений развивались в тесной связи и на основе представлений о незаменимости факторов среды в рамках закона толерантности Либиха – Шелфорда. Однако увлечение поиском одного, главного (лимитирующего) фактора часто вело к отрыву от реальной картины мира. «Так, перенос регулирующих приемов из инертных экспериментальных сред в природные условия часто не приносит ожидаемых результатов. Более

того, часто результаты, полученные *in vitro*, принципиально отличаются от фактов, наблюдаемых *in situ*. <...> В реальных условиях практически постоянно происходит смена лимитов. Это сезонные колебания температуры, суточные колебания освещенности и влажности, многочисленные стохастические процессы в почве и на ее поверхности. <...> Если при анализе состава почв уйти от "усредненных" проб, получаемых в результате смешивания нескольких образцов, и проводить анализ состава не "в среднем по больнице", то можно выявить, что каждый из этих параметров в соседних пробах может меняться в 5–10–100 (!) раз» (Усманов и др., 2016, с. 526). Именно такую картину мы и наблюдаем в рамках теории хаоса-самоорганизации. Из этого И. Ю. Усманов с коллегами (2016, с. 527) делает вывод: «Можно предположить, что пульсирующая смена лимитов является характерной, если не обязательной чертой индивидуальных ниш растений». С этих позиций (принятие пульсирующей (флуктуирующей или индивидуальной) ниши для растений) авторы предлагают в качестве основного методического приема их изучения фрактальный или мультифрактальный анализ. С позиций ТХС можно проверить дееспособность расчета матриц межаттракторных расстояний и параметров аттракторов (Еськов В. М., 2011; Еськов В. М., Филатова, 2014; Еськов В. В., 2016).

И последний пример – изменение некоторых характеристик СЭЭС для различных парадигм познания. Не являясь специалистами по теории драматургии, рискуем предположить, что представленные в табл. 4 театральные жанры (от трагедии до

¹ Таким образом, пространственная экологическая ниша – «адрес», а трофическая – своего рода «профессия» вида (Одум, 1975, с. 303); многомерная ниша – это «паспорт» и «трудовая книжка» вида в одном документе.

комедии дель арте) различаются степенью детерминизма – импровизации. Возможно, к последнему следует отнести телевизионные игры КВН (Клуб веселых и находчивых), джазовые импровизации (джем-сейшн – jam session), разного рода стендап-комедии (stand-up comedy) и пр. В этих случаях импровизация делает конкретную ситуацию уникальной и непрогнозируемой (детерминированный хаос по Пригожину или ТХС). Очевидно, что живая природа находится в состоянии непрерывной импровизации.

Английский писатель, библиофил и лекционер Г. Уолпол (Horace Walpole, 4th Earl of Orford, 1717–1797) в письме от 31 декабря 1769 г. сэру Г. Манну (Sir Horace Mann, 2nd Baronet) заметил: «Life is a tragedy for those who think and a comedy for those who feel. – Жизнь – это трагедия для тех, кто думает, и комедия для тех, кто чувствует», что вполне соответствует нашей схеме.

Заключение

Разумеется, представленные модели и примеры трех мировоззренческих парадигм предельно упрощены. Главный вывод состоит в том, что сложность нашего мира не описывается только в рамках детерминизма и стохастики. В ТХС все имеет причину и следствие, но эти связи между прошлым и будущим не описываются дифференциальными уравнениями или законами распределения случайных величин. Это другой мир. В ТХС мы имеем хаотическую динамику вектора состояния системы ($x_i(t)$) в некотором фа-

зовом пространстве состояний (аттракторе). Внутри этого аттрактора хаотически (а значит, равномерно и непредсказуемо) будет двигаться вектор состояния любой сложной биологической динамической системы. Если принять за основу схему принципов усложняющегося поведения систем (неоднократно уже обсуждавшуюся (Розенберг и др., 1999)), то в ТХС попадают все системы «с человеком», поведение которых задается механизмами рефлексии.

«Вся история положительного знания приводит к неоспоримому выводу, что неукоснительное развитие всех отраслей науки о природе от древнейших времен, от Фалеса и Пифагора, до наших дней обязано непрерывным прогрессом тому, что каждая очередная ступень развития науки находила в себе силы для беспощадного преодоления предыдущей. Все исторические примеры, начиная с торжества гелиоцентрической системы и кончая той революцией, которую в начале нашего века пережила физика, говорят о том, что мы должны уметь соединять в себе преклонение и пиетет перед крупнейшими учеными предшествующей эпохи с безбоязненным отрицанием в их творениях того, что уже пережило свою фазу прогрессивности и может стать (как бывало не раз) тормозом для дальнейшего развития науки. В естествознании, как и всюду, есть великие деятели, но нет и не может быть непререкаемых авторитетов» (Бернштейн, 1997б, с. 430–431).

Библиография

- Азимов А. Путеводитель по науке. От египетских пирамид до космических станций. М.: ЗАО Центрполиграф, 2006. 788 с.
- Алданов М. А. Ульмская ночь: Философия случая // Алданов М. А. Собрание сочинений: В 6 т. М.: Новости, 1996. Т. 6. С. 141–438.
- Бернштейн Н. А. О построении движений. М.: Медгиз, 1947. 254 с.
- Бернштейн Н. А. Очерк восьмой. Назревшие проблемы регуляции двигательных актов // Бернштейн Н. А. Биомеханика и физиология движений. Избранные психологические труды. М.; Воронеж: Ин-т практ. психологии: НПО МОДЭК, 1997а. С. 342–371.
- Бернштейн Н. А. Очерк двенадцатый. Новые линии развития в физиологии и биологии активности // Бернштейн Н. А. Биомеханика и физиология движений. Избранные психологические труды. М.; Воронеж: Ин-т практ. психологии: НПО МОДЭК, 1997б. С. 430–458.
- Гейзенберг В. У истоков квантовой теории. М.: Тайдекс Ко, 2004. 410 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Гречко П. К. Парадигмальная эвристика complexity в современном социально-гуманитарном познании // Вестник РУДН. Сер.: Философия. 2012. № 1. С. 5–21.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Еськов В. В. Математическое моделирование гомеостаза и эволюции complexity. Тула: Изд-во ТулГУ, 2016. 307 с.
- Еськов В. В., Джумагалиева Л. Б., Гудкова С. А., Кравченко Е. Н. Третья парадигма и динамика социальных систем // Век глобализации. 2014а. № 1. С. 43–54.
- Еськов В. В., Джумагалиева Л. Б., Гудкова С. А., Филатова О. Е. Сложность в интерпретации И. Пригожина и Г. Хакена отличается от сложности W. Weaver и теории хаоса-самоорганизации //

- Сложность. Разум. Постнеклассика. 2014б. № 3. С. 46–55.
- Еськов В. В., Пятин В. Ф., Филатова Д. Ю., Башкатова Ю. В. Хаос параметров гомеостаза сердечно-сосудистой системы человека. Самара: ООО «Порто-Принт», 2018. 312 с.
- Еськов В. В., Пятин В. Ф., Шакирова Л. С., Мельникова Е. Г. Роль хаоса в регуляции физиологических функций организма. Самара: ООО «Порто-принт», 2020. 248 с.
- Еськов В. М. Третья парадигма: Монография. Самара: Офорт, 2011. 249 с.
- Еськов В. М., Галкин В. А., Пятин В. Ф., Филатов М. А. Организация движений: стохастика или хаос? Самара: ООО «Порто-принт», 2020. 144 с.
- Еськов В. М., Галкин В. А., Филатова О. Е. *Complexity*: хаос гомеостатических систем. Самара: ООО «Порто-принт», 2017а. 388 с.
- Еськов В. М., Галкин В. А., Филатова О. Е. Конец определенности: хаос гомеостатических систем. Тула: Изд-во ТППО, 2017б. 596 с.
- Еськов В. М., Еськов В. В., Филатов М. А. Философия complexity: гомеостаз и эволюция. Тула: Изд-во ТулГУ, 2016. 370 с.
- Еськов В. М., Филатова О. Е. Другой мир, другая наука, другие модели в описании *Complexity* // Вестник новых медицинских технологий. 2014. Т. 21, № 1. С. 138–141.
- Мавлетова-Чистякова М. В., Щербаков А. В., Иванов В. Б., Юмагулова Э. Р., Усманов И. Ю. Пульсирующая мозаичность параметров почв Южного Зауралья // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2017. № 4. С. 124–133.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Введение в современную науку о растительности. М.: ГЕОС, 2017. 280 с.
- Миронов Б. Н. Новая апология истории (Размышления над книгой О. Медушевской) // Общественные науки и современность. 2011. № 1. С. 139–148.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пригожин И. Р. Философия нестабильности // Вопросы философии. 1991. № 6. С. 47–52.
- Рижинашвили А. Л. Развитие экосистемных представлений в водной экологии (Российская Империя – СССР, первая половина XX века). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2021. 231 с.
- Розенберг Г. С. Комментарий переводчика статьи Уоррена Уивера // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28, № 1. С. 178–184.
- Розенберг Г. С., Мозговой Д. П., Гелашвили Д. Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии: Учебное пособие. Самара: Самар. НЦ РАН, 1999. 396 с.
- Рудерман С. Ю. Законы в мире случая. Т. 1. Теория вероятностей. Уфа: РИО БашГУ, 2001. Кн. 1. 171 с. Кн. 2. 164 с.
- Рудерман С. Ю. Законы в мире случая. Т. 2. Теория вероятностей в задачах. Имитация. Статистические выводы: Учебное пособие. Уфа: РИО БашГУ, 2005. 204 с.
- Румянцева О. А. «Любовь к трём апельсинам». Театральная мистификация Карло Гоцци // Театр. Живопись. Кино. Музыка. 2016. № 2. С. 48–58.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Усманов И. Ю., Семенова И. Н., Щербаков А. В., Суюндуков Я. Т. Эндемичные экологические ниши Южного (Башкирского) Зауралья: многомерность и флуктуирующие режимы // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2014. № 1. С. 16–21.
- Усманов И. Ю., Щербаков А. В., Мавлетова М. В., Юмагулова Э. Р., Иванов В. Б., Александрова В. В. Пульсирующая многомерная экологическая ниша растений: расширение объема понятия // Известия Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18, № 2 (2). С. 525–529.
- Филатова О. Е., Хадарцев А. А., Гавриленко Т. В., Пашнин А. С. Конец определенности: реквием по Warren Weaver («Science and complexity») и И. Р. Пригожину («The die is not cast») // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2012. № 1. С. 6–19.
- Флейшман Б. С. Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
- Хлебосолов Е. И. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русский орнитологический журнал. 2002. Экспресс-выпуск 203. С. 1037–1044.
- Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 14. М.: ВИНТИ, 1986. С. 5–70.
- Gautier T. Lettre III ("À monsieur le prince de Monbert") // Émile de Girardin, Théophile Gautier, Jules Sandeau, Méry. La Croix de Berny. Roman steeple-chase. Paris: Librairie Nouvelle, 1855. P. 26–38. URL: https://fr.wikisource.org/wiki/La_Croix_de_Berny/3.
- Gigerenzer K., Swijtink Z., Porter T., Daston J., Beatty J., Kriiger L. The Empire of Chance. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1989. 360 p.
- Gleick J. Chaos: Making a New Science. N. Y.: Viking Books, 1987. 400 p. (Глейк Дж. Хаос. Создание новой науки. СПб.: Амфора, 2001. 398 с.)
- Hutchinson G. E. The paradox of the plankton // American Naturalist. 1961. Vol. 95, No 882. P. 137–145.
- Poisson S. D. Recherches sur la probabilité des jugements en matière criminelle et en matière civile; précédées des règles générales du calcul des probabilités. Paris: Bachelier, 1837. 415 p.
- Prigogine I. R. The End of Certainty: Time, Chaos, and the New Laws of Nature. N. Y. et al.: Free Press,

1997. 228 p. (Пригожин И. Р. Конец определенности: время, хаос и новые законы природы. Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика, 2000. 208 с.)
- Prigogine I. The die is not cast // *Futures. Bulletin of the World Futures Studies Federation*. 2000. Vol. 25, No 4. P. 17–19.
- Vandermeer J. H. Niche theory // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1972. Vol. 3. P. 107–113.
- Weaver W. Science and complexity // *American Scientist*. 1948. Vol. 36. P. 536–544. (Уивер У. Наука и сложность / Пер. с англ. Г. С. Розенберга // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28, № 1. С. 171–177).
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B. Niche, habitat, and ecotope // *Amer. Naturalist*. 1973. Vol. 107. P. 321–338.

Благодарности

Работа выполнена в соответствии с Программой фундаментальных научных исследований государственных академий наук согласно тематическому плану Института экологии Волжского бассейна РАН. Авторы благодарны д. ф.-м. н., д. б. н., профессору В. М. Еськову за полезные консультации.

TREE PARADIGMS OF STUDYING THE WORLD (VIEW OF ECOLOGISTS)

ROZENBERG
Gennady Samuilovich

*D.Sc., Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS – branch of the Samara Federal Research Center of the RAS,
genarozenberg@yandex.ru*

FILATOVA
Olga Evgenjevna

D.Sc., Surgut State University, filatova_oe@edu.surgu.ru

Keywords:
determinism
stochasticism
chaos-self-organization
ecosystems
uncertainty

Summary: Back in 1948, W. Weaver drew attention to the problem of Complexity. Active study of this problem began at the end of the 20th century in the works of I. R. Prigogine and H. Haken. The article also gives the third interpretation of Complexity from the point of view of the statistical instability of any samples of biosystems (a significant contribution to the understanding and mathematization of this paradigm was made by V. M. Eskov and his followers). These are the so-called systems of the third type (there are no repetitions of the initial state, the current state vector and the final state; everything is unique). In this case, Complexity goes beyond determinism and stochastics. Some ecological examples are discussed

Reviewer: E. V. Ivanter

Received on: 26 April 2022

Published on: 22 June 2022

References

- Aldanov M. A. Ulm night: Philosophy of chance, Aldanov M. A. Sbranie sochineniy: V 6 t. M.: Novosti, 1996. T. 6. P. 141–438.
- Azimov A. Guide to science. From Egyptian pyramids to space stations. M.: ZAO Centrpoligraf, 2006. 788 p.
- Bernshteyn N. A. Essay eight. Urgent problems of regulation of motor acts, Bernshteyn N. A. Biomehanika i fiziologiya dvizheniy. Izbrannye psichologicheskie trudy. M.; Voronezh: In-t prakt. psichologii: NPO MODEK, 1997a. P. 342–371.
- Bernshteyn N. A. Essay twelve. New lines of development in physiology and biology of activity, Bernshteyn N. A. Biomehanika i fiziologiya dvizheniy. Izbrannye psichologicheskie trudy. M.; Voronezh: In-t prakt. psichologii: NPO MODEK, 1997b. P. 430–458.
- Bernshteyn N. A. On the construction of motions. M.: Medgiz, 1947. 254 p.
- Chistyakova M. V. Scherbakov A. V. Ivanov V. B. Yumagulova E. R. Usmanov I. Yu. Pulsating mosaic pattern of soil parameters in the Southern Trans-Urals, Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta. 2017. No. 4. C. 124–133.
- Dzhiller P. Community structure and ecological niche. M.: Mir, 1988. 184 c.
- Es'kov V. M. Es'kov V. V. Filatov M. A. Philosophy of complexity: homeostasis and evolution. Tula: Izd-vo TulGU, 2016. 370 p.
- Es'kov V. M. Filatova O. E. Another world, another science, other models in the description of Complexity, Vestnik novykh medicinskih tekhnologiy. 2014. T. 21, No. 1. P. 138–141.
- Es'kov V. M. Galkin V. A. Filatova O. E. Complexity: chaos of homeostatic systems. Samara: OOO «Porto-print», 2017a. 388 p.
- Es'kov V. M. Galkin V. A. Filatova O. E. End of certainty: chaos of homeostatic systems. Tula: Izd-vo TPPO, 2017b. 596 p.
- Es'kov V. M. Galkin V. A. Pyatin V. F. Filatov M. A. Movement organization: stochastics or chaos?. Samara: OOO «Porto-print», 2020. 144 p.
- Es'kov V. M. The third paradigm: Monografiya. Samara: Ofort, 2011. 249 p.
- Es'kov V. V. Dzhumagaliyeva L. B. Gudkova S. A. Filatova O. E. Complexity in the interpretation of I. Prigogine and G. Haken differs from the complexity of W. Weaver and the theory of chaos-self-organization, Slozhnost'. Razum. Postneklassika. 2014b. No. 3. P. 46–55.
- Es'kov V. V. Dzhumagaliyeva L. B. Gudkova S. A. Kravchenko E. N. The third paradigm and dynamics of social systems, Vek globalizacii. 2014a. No. 1. P. 43–54.
- Es'kov V. V. Pyatin V. F. Filatova D. Yu. Bashkatova Yu. V. Chaos of homeostasis parameters of the human cardiovascular system. Samara: OOO «Porto-Print», 2018. 312 p.
- Es'kov V. V. Pyatin V. F. Shakirova L. S. Mel'nikova E. G. The role of chaos in the regulation of physiological

- functions of the organism. Samara: OOO «Porto-print», 2020. 248 p.
- Es'kov V. V. Mathematical modeling of homeostasis and evolution of complexity. Tula: Izd-vo TulGU, 2016. 307 p.
- Filatova O. E. Hadarcev A. A. Gavrilenko T. V. Pashnin A. S. The end of certainty: a requiem for Warren Weaver («Science and complexity») and I. R. Prigogine («The die is not cast»), Slozhnost'. Razum. Postneklassika. 2012. No. 1. P. 6–19.
- Fleyshman B. S. Fundamentals of systemology. M.: Radio i svyaz', 1982. 368 p.
- Gautier T. Lettre III («À monsieur le prince de Monbert»), Émile de Girardin, Théophile Gautier, Jules Sandeau, Méry. La Croix de Berny. Roman steeple-chase. Paris: Librairie Nouvelle, 1855. P. 26–38. URL: https://fr.wikisource.org/wiki/La_Croix_de_Berny/3.
- Geyzenberg V. At the origins of quantum theory. M.: Taydeks Ko, 2004. 410 p.
- Gigerenzer K., Swijtink Z., Porter T., Daston J., Beatty J., Kriiger L. The Empire of Chance. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1989. 360 p.
- Gilyarov A. M. Population ecology: Uchebnoe posobie. M.: Izd-vo MGU, 1990. 191 p.
- Gleick J. Chaos: Making a New Science. N. Y.: Viking Books, 1987. 400 p. (Gleyk Dzh. Haop. Sozdanie novoy nauki. SPb.: Amfora, 2001. 398 p.)
- Grechko P. K. Paradigm complexity heuristics in modern social and humanitarian knowledge, Vestnik RUDN. Ser.: Filosofiya. 2012. No. 1. P. 5–21.
- Hlebosolov E. I. Ecological niche theory: history and current state, Russkiy ornitologicheskii zhurnal. 2002. Ekspress-vypusk 203. P. 1037–1044.
- Hutchinson G. E. The paradox of the plankton, American Naturalist. 1961. Vol. 95, No 882. P. 137–145.
- Mirkin B. M. Naumova L. G. Introduction to the modern science of vegetation. M.: GEOS, 2017. 280 p.
- Mironov B. N. A new apology for history (Reflections on the book by O. Medushevsky), Obschestvennye nauki i sovremennost'. 2011. No. 1. P. 139–148.
- Odum Yu. Fundamentals of ecology. M.: Mir, 1975. 740 p.
- Poisson S. D. Recherches sur la probabilité des jugements en matière criminelle et en matière civile; précédées des règles générales du calcul des probabilités. Paris: Bachelier, 1837. 415 r.
- Prigogine I. R. The End of Certainty: Time, Chaos, and the New Laws of Nature. N. Y. et al.: Free Press, 1997. 228 r. (Prigozhin I. R. Konec opredelennosti: vremya, haos i novye zakony prirody. Izhevsk: Regul'yarnaya i haoticheskaya dinamika, 2000. 208 p.)
- Prigogine I. The die is not cast, Futures. Bulletin of the World Futures Studies Federation. 2000. Vol. 25, No 4. P. 17–19.
- Prigozhin I. R. Philosophy of instability, Voprosy filosofii. 1991. No. 6. P. 47–52.
- Rizhinashvili A. L. Development of ecosystem concepts in aquatic ecology (Russian Empire – USSR, first half of the 20th century). M.: Tov-vo nauch. izd. KMK, 2021. 231 p.
- Rozenberg G. S. Mozgovoy D. P. Gelashvili D. B. Ecology. Elements of theoretical constructions of modern ecology: Uchebnoe posobie. Samara: Samar. NC RAN, 1999. 396 p.
- Rozenberg G. S. Commentary by the translator of the article of Warren Weaver, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2019. T. 28, No. 1. P. 178–184.
- Ruderman S. Yu. Laws in the world of chance. Volume 1. Probability Theory. Ufa: RIO BashGU, 2001. Kn. 1. 171 p. Kn. 2. 164 p.
- Ruderman S. Yu. Laws in the world of chance. Volume 2. Probability theory in problems. Imitation. Statistical Inference: Uchebnoe posobie. Ufa: RIO BashGU, 2005. 204 p.
- Rumyanceva O. A. «Love for three oranges». Theatrical hoax by Carlo Gozzi, Teatr. Zhivopis'. Kino. Muzyka. 2016. No. 2. P. 48–58.
- Shenbrot G. I. Ecological niches, interspecies competition and the structure of communities of terrestrial vertebrates, Itogi nauki i tekhniki. Zoologiya pozvonochnykh. T. 14. M.: VINITI, 1986. P. 5–70.
- Uitteker R. Communities and Ecosystems. M.: Progress, 1980. 328 p.
- Usmanov I. Yu. Scherbakov A. V. Mavletova M. V. Yumagulova E. R. Ivanov V. B. Aleksandrova V. V. Pulsating multidimensional ecological niche of plants: expanding the scope of the concept, Izvestiya Samarskogo NC RAN. 2016. T. 18, No. 2 (2). P. 525–529.
- Usmanov I. Yu. Semenova I. N. Scherbakov A. V. Suyundukov Ya. T. Endemic ecological niches of the Southern (Bashkir) Trans-Urals: multidimensionality and fluctuating regimes, Vestnik Bashkirskego gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2014. No. 1. P. 16–21.
- Vandermeer J. H. Niche theory, Ann. Rev. Ecol. Syst. 1972. Vol. 3. P. 107–113.
- Weaver W. Science and complexity, American Scientist. 1948. Vol. 36. P. 536–544. (Uiver U. Nauka i slozhnost', Per. s angl. G. P. Rozenberga, Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 2019. T. 28, No. 1. P. 171–177).
- Whittaker R. H., Levin S. A., Root R. B. Niche, habitat, and ecotope, Amer. Naturalist. 1973. Vol. 107. P. 321–338.



УДК УДК 616.98:579.841.95:599.323(470.630)

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ТУЛЯРЕМИЕЙ В СТАВРОПОЛЬСКОМ КРАЕ

БЕЛОВА

Оксана Александровна

к. б. н., ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора», White6779@yandex.ru

ДУБЯНСКИЙ

Владимир Маркович

д.б.н., ФКУЗ "Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора", dvmplague@gmail.com

ГАЗИЕВА

Алина Юрьевна

к.б.н., ФКУЗ "Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора", gazievy@mail.ru

Ключевые слова:

туляремия
природный очаг
эпизоотия
мелкие
млекопитающие
Ставропольский край

Аннотация: Проведен анализ зараженности туляремией мелких млекопитающих на территории Ставропольского края за период 1938–2020 гг. Показано, что динамика активности природного очага туляремии характеризуется сменой интенсивных эпизоотий межэпизоотическими периодами. Методом автокорреляционного анализа выявлено отсутствие периодичности в проявлениях эпизоотической активности и наличие циклов продолжительностью 21 год, 12–13 лет и 6–8 лет. Эпизоотии характеризуются высокой интенсивностью (10–30 % инфицированных животных). Выявлены основные виды млекопитающих, поддерживающие эпизоотический процесс. Установлена неоднократная смена основных носителей микроба туляремии за исследуемый промежуток времени, при этом два вида – домовая мышь (*Mus musculus*) и обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*) на протяжении всего периода обследования интенсивно вовлекаются в эпизоотии. В основном виды, вовлекаемые в эпизоотии, относятся к первой группе высоковосприимчивых и высокочувствительных к микробу туляремии млекопитающих, в то же время результаты исследования выявили высокую инфицированность малой белозубки (*Crociodura suaveolens*), которая относится ко второй группе высоковосприимчивых, но малочувствительных животных. Вероятно, вследствие интенсификации сельскохозяйственной деятельности человека к настоящему времени произошло изменение структуры природного очага туляремии, в частности видового состава основных носителей инфекции, что повлекло за собой снижение его активности.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 14 декабря 2021 года

Подписана к печати: 22 июня 2022 года

Введение

Туляремия – природноочаговое зоонозное особо опасное инфекционное заболевание, возбудитель которого относится к микроорганизмам II группы патогенности.

В Ставропольском крае туляремия известна с 1938 г., когда в Новоселицком и Александровском районах впервые были выделены штаммы микроба туляремии от малых

сусликов и зарегистрированы два случая заболевания людей. Позднее было установлено, что в энзоотии в основном вовлекаются высоковосприимчивые к этой инфекции дикие млекопитающие. Многолетнее изучение показало, что на Ставрополье существует обширный и стойкий природный очаг степного типа, имеющий полигостальный и поливекторный характер (Попова и др., 2016). В

очаге регистрируются локальные и разлитые эпизоотии с сопутствующими им эпидемическими осложнениями (0.04–1.75 случая на 100000 населения).

Последняя фундаментальная сводка по количественным характеристикам эпизоотий туляремии в целом по очагу была представлена в 1991 г. (Тарасов, 1991). Поэтому изучение количественных показателей эпизоотических проявлений этой инфекции, позволяющее в дальнейшем создать прогнозные модели эпизоотической активности природного очага туляремии, является актуальной задачей.

Ставропольский край расположен в центральной части Предкавказья и занимает площадь 66.3 тыс. м². В его состав входят 26 административных районов, из них 19 находятся на энзоотичной по туляремии территории. В разные годы здесь регистрировались эпизоотии (выделение штаммов) различной интенсивности и (или) были зарегистрированы случаи заболевания людей этой инфекцией.

Цель работы – количественный анализ многолетней динамики зараженности грызунов туляремией на территории Ставропольского края и выявление основных видов млекопитающих, поддерживающих эпизоотический процесс в течение исследуемого периода.

Задачи:

- охарактеризовать временной ряд эпизоотической активности природного очага туляремии;
- определить комплекс видов основных носителей микроба туляремии в очаге и его изменения с течением времени.

Материалы

В работе использованы данные об инфицированности мелких млекопитающих, полученные специалистами ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора» (организация-правопреемник Ставропольской противочумной лаборатории и противочумной станции) в ходе многолетнего мониторинга природного очага туляремии на территории Ставропольского края в период с 1938 по 2020 г. Сведения до 1972 г. получены из литературных источников (Пилипенко и др., 1959; Пилипенко, Щекина, 1978; Тарасов, 1991). С 1972 г. в институте ведется электронная база в формате Microsoft Excel, содержащая информацию о количестве отловленных и исследованных на туляремию животных.

Эпизоотологическое обследование очаговой территории проводили от двух до четырех раз за сезон (8–16 раз в год) в соответствии с МУ 3.1.1029-01 «Отлов, учет и прогноз численности мелких млекопитающих и птиц в природных очагах инфекций» (2001). Отлов проводился стандартным методом с использованием ловушек «Геро». За один выезд выставляли не менее 2000 ловушечных ночей. Всего было отловлено более 30000 экземпляров мелких млекопитающих. Всех млекопитающих исследовали на наличие возбудителя туляремии с использованием постановки биологических проб и посева на питательные среды в соответствии с МУ 3.1.2007-05 «Эпидемиологический надзор за туляремией» (2005). Все стадии исследования соответствовали законодательству РФ, международным этическим нормам и нормативным документам учреждения.

Методы

Инфицированность рассчитывалась в виде процента животных с выявленным лабораторно возбудителем туляремии от числа животных, выловленных только на эпизоотических участках.

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием методов:

- корреляционного анализа Спирмена для изучения соответствия процента инфицированности грызунов и количества штаммов микроба туляремии, т. к. распределение исследуемых рядов не соответствует нормальному, использован непараметрический критерий – корреляционный анализ Спирмена;

- автокорреляционного анализа для выявления цикличности эпизоотической активности (Лакин, 1990);

- квартильного анализа временных рядов для формального описания уровней показателей эпизоотической активности очага и инфицированности видов животных;

Достоверность выборки рассчитывалась по формуле (Долгушевский и др., 1967):

$$n = \frac{Z^2 pq}{\Delta^2} \quad (1)$$

где n – размер выборки, z – коэффициент Стьюдента для доверительного интервала 0.95, p – доля инфицированных животных, q – доля неинфицированных животных, Δ – предельная ошибка выборки.

Расчет проведен для данных за период 1972–2020 гг.

В использованной нами литературе (Пилипенко и др., 1959; Пилипенко, Щекина, 1978; Тарасов, 1991) авторы считают показателем эпизоотической активности очага количество штаммов микроба туляремии, выделенных от мелких млекопитающих в течение года. Вероятно, более объективный показатель – это процент инфицированных грызунов. Однако эти данные доступны только с 1972 г. Корреляционный анализ Спирмена показал достоверную и высокую ($R = 0.9$, $P < 0.01$) связь между этими показателями. Исходя из этого мы посчитали возможным характеризовать эпизоотическую активность очага ежегодным количеством выделенных штаммов. Это позволило использовать данные с 1938 г.

Результаты

С момента начала наблюдений на территории природного очага туляремии Ставропольского края наблюдается непрерывный эпизоотический процесс, подтверждающийся выделением штаммов от животных. Эпизоотическая активность природного очага туляремии Ставропольского края – высокая (индекс эпизоотичности – 0.6). Индекс эпизоотичности рассчитывался как отношение числа лет, в течение которых на данной территории регистрировались эпизоотии, к числу наблюдаемых лет. За 83 года от мелких млекопитающих было выделено 1779 штаммов *Francisella tularensis*.

Количество выделяемых штаммов име-

ет низкую, но достоверную корреляцию с количеством отловленных и исследованных мелких млекопитающих (0.36 , $p \leq 0.01$). Увеличение отлова животных происходит в значительной степени при увеличении количества проб полевого материала, т. е. этот показатель характеризует экстенсивность обследования.

Процент инфицированных грызунов не имеет достоверной корреляции с количеством выловленных и обследованных животных (0.17 , $p \leq 0.23$), хотя если бы экстенсивность была явно связана с числом выделенных штаммов, то коэффициент корреляции был бы достоверным. Вероятно, интенсивность обследования имеет относительно небольшое влияние на полученные нами данные.

С использованием квартильного анализа выделены следующие уровни эпизоотической активности:

- первый квартиль (0 штаммов) – отсутствие эпизоотической активности;
- второй квартиль (от одного до двух штаммов) – низкая эпизоотическая активность;
- третий квартиль (от трех до 19 штаммов) – средняя эпизоотическая активность;
- свыше 19 штаммов – высокая эпизоотическая активность.

Эпизоотические проявления среди грызунов имеют циклический характер (рис. 1) и характеризуются сменой интенсивных эпизоотий межэпизоотическими периодами.



Рис. 1. Эпизоотическая активность природного очага туляремии в Ставропольском крае с 1938 по 2020 г.

Fig. 1. Epizootic activity of tularemia natural focus in Stavropol region from 1938 to 2020

С момента открытия очага отмечено 16 циклов разной интенсивности. Высокая эпизоотическая активность регистрировалась в 1939–1943, 1946–1950, 1952–1955, 1959–1963, 1972–1975, 1977–1980, 1981–1984 гг. Средняя эпизоотическая активность очага отмечена в 1964–1965, 1967, 1988–1989, 1991–1992, 2003, 2017 гг. Низкая эпизоотическая активность приходится на 1951, 1955, 1976, 1984, 1986, 1991, 1998, 2013, 2018 гг. Эпизоотии отсутствовали в 1956–1958, 1968–1971, 1983, 1985, 1987–1988, 1990, 1993–1997, 1999–2002, 2004–2012, 2014, 2016, 2018–2020 гг. Суммарно продолжительность межэпизоотических периодов составила 35 лет из 83 (от 1 до 9 лет).

Проведенный автокорреляционный анализ показал отсутствие периодичности в проявлениях эпизоотической активности. Однако присутствует цикличность (перечислено в порядке уменьшения достоверных коэффициентов автокорреляции): 21 год ($R = 0.74$), 12 лет ($R = 0.54$), 13 лет ($R = 0.53$), 8 лет ($R = 0.37$), 6 лет ($R = 0.37$), 7 лет ($R = 0.32$) (рис. 2).

Под периодичностью понимаются подъемы и спады эпизоотической активности через строгие промежутки времени (регулярность). Под цикличностью – отсутствие строгой регулярности подъемов и спадов эпизоотической активности

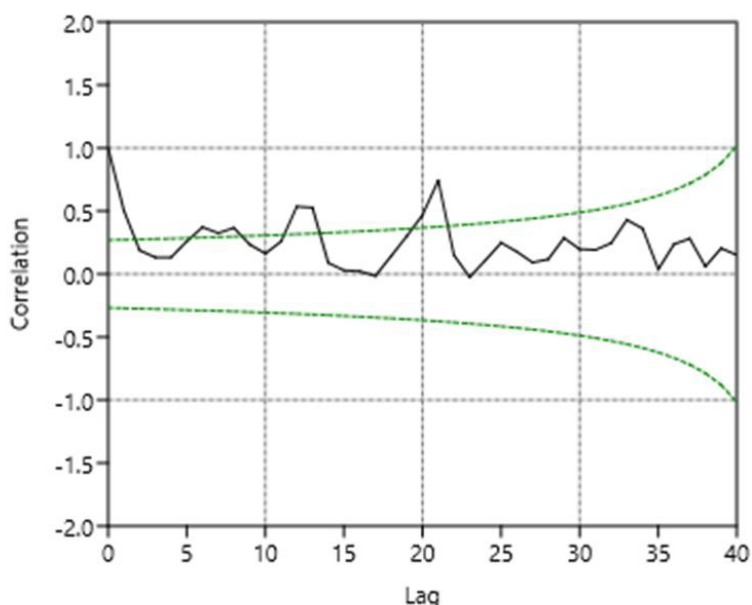


Рис. 2. Автокорреляционный анализ временного ряда количества штаммов, выделенных в природном очаге туляремии в Ставропольском крае (1938–2020 гг.)

Fig. 2. Autocorrelation analysis of the time series of the number of strains isolated in tularemia natural focus in Stavropol region (1938–2020)

Таким образом, полученные нами результаты опровергают ранее опубликованные данные (Иофф, 1970; Левченко, 2005; Пилипенко и др., 1959; Пилипенко, Щекина, 1978) о том, что эпизоотии туляремии в очаге Ставропольского края имеют цикличность 10 лет.

Эпизоотическая активность очага постепенно снижается (см. рис. 1). Это может быть связано как с уменьшением интенсивности обследования территории очага, особенно в постсоветский период, так и с отсутствием выраженных всплесков численности мы-

шевидных грызунов, «мышинных напастей» (Иофф, 1970; Пилипенко и др., 1959).

В общей сложности в мире спонтанное заражение туляремией зарегистрировано у 94 видов млекопитающих (Олсуфьев, Дунаева, 1970; Попова и др., 2016), из них на территории Ставропольского края обитает 53 вида, в т. ч. 2 вида зайцеобразных, 6 видов насекомоядных, 29 видов грызунов, 10 видов хищников, 5 видов парнокопытных и 1 вид непарнокопытных.

По степени восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии млекопитающие делятся на три группы (МУ 3.1.2007-05). К I группе высоковосприимчивых и высокочувствительных к туляремии животных относятся 25 видов (47.2 % от общего количества обитающих в крае); ко II группе высоковосприимчивых, но малочувствительных – 12 видов (22.6 %); к III группе маловосприимчивых и практически не чувствительных к туляремии относятся 16 видов (30.2 %) – это преимущественно хищные млекопитающие и домашние животные, обитающие в крае.

За исследуемый период в природном очаге туляремии на территории Ставропольского края, где эпизоотии регистрировались практически ежегодно, зараженность туляремией установлена у 19 видов.

Видовой состав носителей микроба туляремии на территории природного очага отличается в разные периоды времени. Показатели зараженности фоновых видов носителей анализировались с использованием квартильного анализа в периоды, достоверно ($p < 0.005$) различающиеся по средней интенсивности проявлений эпизоотий: 1940–1953, 1954–1986 и 1987–2020 гг. (таблица).

Показатели зараженности млекопитающих в разные периоды обследования

№	Вид	1940–1953 гг., уровень инфицированности (%)		1954–1986 гг., уровень инфицированности (%)		1987–2019 гг., уровень инфицированности (%)	
		Превышает 3-й кв.	%	Превышает 3-й кв.	%	Превышает 3-й кв.	%
1	малая белозубка		0.0	+	18.8	+	13.3
2	белогрудый еж		0.0		0.0		2.2
3	заяц-русак	+	3.1		1.6		4.4
4	домовая мышь	+	68.0	+	20.3	+	11.1
5	степная мышь		0.0		0.0	+	24.4
6	общественная полевка		0.0	+	4.6		4.4
7	обыкновенная полевка	+	12.3	+	32.1	+	20.0
8	ондатра		0.0		0.0		4.4
9	обыкновенный хомяк		0.0		0.0	+	6.6
10	серый хомячок		1.4		2.3	+	6.6
11	малая лесная мышь		1.8	+	11.2		2.2
12	предкавказский хомяк		0.7		0.2		0.0
13	малый суслик	+	4.0		1.4		0.0
14	мышь-малютка		0.0		0.2		0.0
15	серая крыса	+	6.5		0.9		0.0
16	полевая мышь		0.0		1.6		0.0
17	водяная полевка		0.6		0.0		0.0
18	кутора		0.0		0.2		0.0
19	бурозубка		0.0		0.5		0.0
	Итого		100		100		100

Примечание. + – превышает 3-й квартиль.

Проанализировав данные, приведенные в работе М. П. Тарасова (1991), мы установили, что в период 1940–1953 гг. высокий уровень инфицированности (выше 3-го квартиля – 2.12 %) отмечен для 5 из 10 видов, от которых выделялись штаммы: домовая мышь (*Mus musculus*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*), серая крыса (*Rattus norvegicus*), заяц-русак (*Lepus europaeus*),

малый суслик (*Spermophilus pygmaeus*). В последующие годы эпизоотическое значение малого суслика и серой крысы значительно снизилось.

В период 1954–1986 гг. штаммы туляремии были выделены от 14 видов грызунов. Из них 5 являются эпизоотически значимыми видами: домовая мышь, обыкновенная полевка, малая белозубка (*Cricetulus*

suaveolens), общественная полевка (*Microtus socialis*), малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*). Их уровень инфицированности выше 3-го квартиля (4.22 %). С 1954 г. и по настоящее время возросло значение малой белозубки. Согласно данным Н. И. Тихенко с соавт. (1993), при их малой численности инфицированность выше, чем у фоновых видов мелких млекопитающих.

Данные по проценту инфицирования грызунов за 1987–2020 гг. позволили установить 4 фоновых вида с высоким уровнем инфицированности (6.66 %) из 11 видов, от которых были выделены штаммы: домовая мышь, обыкновенная полевка, малая белозубка, степная мышь (*Apodemus witherbyi*). Высокий уровень инфицированности обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (37.5 %) и серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) (100 %) не учитывался, т. к. выборка по этим видам мала (8 и 5 особей соответственно).

Наши наблюдения подтверждают мнение М. П. Тарасова с соавторами (1978), что только два фоновых вида грызунов (домовая мышь и обыкновенная полевка) на протяжении всего периода обследования природного очага туляремии имеют высокие уровни инфицированности и интенсивно вовлекаются в эпизоотию.

Наибольший процент выделенных штаммов – 74.6 % приходится на виды I группы чувствительности, 25.4 % – на виды II группы. От видов, входящих в III группу, за анализируемый период выделение штаммов не зарегистрировано.

При этом от малой белозубки (II группа чувствительности) выделено 20.85 % штаммов. От видов I группы чувствительности: обыкновенной полевки – 33.8 %, степной мыши – 15.2 %, домовой мыши – 14.1 %, общественной полевки – 7.9 %. На остальные виды, которые, вероятно, вовлекались в эпизоотию случайно, приходится 8.2 % штаммов.

Несмотря на то что от общественной полевки было выделено только 7.9 % от всех штаммов, этот вид в наибольшей степени вовлекается в эпизоотию – 30.1 % зверьков от отловленных на эпизоотийных точках. Этот же показатель для малой белозубки составляет 21.1 %, для домовой мыши – 15.8 %, для степной мыши – 14.2 %, для обыкновенной полевки – 10.8 %.

Роль зайца-русака, серой крысы, малой лесной мыши в эпизоотическом процессе при туляремии к настоящему времени уменьшилась. Все остальные виды играют

незначительную роль в поддержании эпизоотий.

Можно предположить, что изменение перечня видов, наиболее активно вовлекаемых в эпизоотию в период с 1986 по 2020 г., произошло в связи с деятельностью человека (распашка целины и прогрессивные методы ведения сельского хозяйства). Это привело практически к полному исчезновению малого суслика на территории очага и исчезновению такого явления, как «мышинные напасти». Кроме того, уменьшилась интенсивность и экстенсивность эпизоотологического обследования. При обследовании территории преимущественно осуществляется вылов мелких мышевидных млекопитающих. Зайцы, ежи и крысы исследуются в единичных экземплярах.

Заключение

На основании проведенного анализа можно сделать вывод, что эпизоотическая активность очага туляремии в Ставропольском крае характеризуется цикличностью, с циклами 21 год, 12–13 лет и 6–8 лет.

В настоящее время эпизоотия поддерживается массовыми видами мышевидных грызунов и насекомоядных: домовая мышь, обыкновенная полевка, малая белозубка, степная мышь, с периодическим вовлечением зайцеобразных. Заяц-русак и серая крыса являются второстепенными носителями, тогда как в период 1954–1986 гг. имели важное значение.

С 1954 г. важная роль в эпизоотическом процессе отводится носителю II группы чувствительности – малой белозубке. Вероятно, ее вовлечение в эпизоотию является одним из путей сохранения микроба туляремии, в то время как интенсивные эпизоотии среди млекопитающих I группы чувствительности способствуют диссеминации возбудителя по территории очага.

Эпизоотии среди основных видов, формирующих структуру очага, характеризуются вовлечением от 10 до 30 % отловленных на эпизоотийных участках, т. е. весьма интенсивны.

Вероятно, домовая мышь и обыкновенная полевка являются основой экосистемы очага туляремии степного типа в Ставропольском крае.

На протяжении всего периода исследования наблюдается снижение количества выделенных штаммов, которое, вероятно, связано с изменением видового состава основных носителей инфекции и снижением

интенсивности обследования очага.

Изучение инфицированности видов, относящихся к III группе чувствительности, к микробу туляремии (преимущественно хищные млекопитающие) представляет большой интерес, т. к. такие сведения практически отсутствуют.

В настоящее время требует уточнения роль в эпизоотическом процессе при туляремии ежей, серой крысы, зайцев, ондатры, что требует изменения подходов к современному эпизоотологическому обследованию.

Библиография

- Долгушевский Ф. Г., Козлов В. С., Полушин П. И., Эрлих Я. М. Общая теория статистики . М.: Статистика, 1967. 382 с.
- Иоффе И. Г. Краткий обзор распространения туляремии в Ставропольском крае и прилегающих районах с 1939 по 1942 г. // Переносчики ООИ и борьба с ними: Сборник науч. работ. Ставрополь, 1970. С. 499–528.
- Лакин Г. Ф. Биометрия . М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Левченко Б. И. Экологические факторы, влияющие на существование природного очага туляремии : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2005. 27 с.
- Методические указания 3.1.1029-01. Отлов, учет и прогноз численности мелких млекопитающих и птиц в природных очагах инфекций. Утверждены и введены в действие Главным государственным санитарным врачом Российской Федерации, Первым заместителем Министра здравоохранения Г. Г. Онищенко, 6 апреля 2001 г. . URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200038951?ysclid=l4pgaifqwp939595022>.
- Методические указания 3.1.2007-05. Эпидемиологический надзор за туляремией. Утверждены и введены в действие Руководителем Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, Главным государственным санитарным врачом Российской Федерации Г. Г. Онищенко 9 сентября 2005 г. . URL: <https://ohranatruda.ru/upload/iblock/d8a/4293851725.pdf?ysclid=l4pgbil0d1453201263>.
- Олсуфьев Н. Г., Дунаева Т. Н. Природная очаговость, эпидемиология и профилактика туляремии . М.: Медицина, 1970. С. 22–35.
- Пилипенко В. Г., Щекина Т. А., Голубев П. Д., Тифлова Л. А. О факторах природной очаговости туляремии в зоне интенсивного земледелия Ставропольского края // Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, 1959. Вып. 2. С. 295–339.
- Пилипенко В. Г., Щекина Т. А. О периодически повторяющихся разлитых эпизоотиях туляремии в природном очаге степного типа и значении их в поддержании очага // Особо опасные инфекции на Кавказе: Тезисы докладов 4-й краевой науч.-практ. конф. по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекционных болезней. Ставрополь, 1978. С. 70–73.
- Попова А. Ю., Мефодьев В. В., Степанова Т. Ф., Ежлова Е. Б., Демина Ю. В., Марченко А. Н. Эпидемиология и профилактика туляремии на эндемичных территориях России . Тюмень: Издательский центр ТГУ, 2016. 332 с.
- Тарасов М. П. Природные очаги туляремии на Кавказе : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 1991. 31 с.
- Тарасов М. П., Пилипенко В. Г., Щекина Т. А., Тифлова Л. А. К эпизоотологии туляремии в очаге степного типа в Центральном Предкавказье. Сообщение 1. Численность грызунов и проявление эпизоотий туляремии // Особо опасные инфекции на Кавказе: Тезисы докладов 4-й краевой науч.-практ. конф. по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекционных болезней. Ставрополь, 1978. С. 82–84.
- Тихенко Н. И., Тарасов М. П., Брюханов А. Ф., Левченко Б. И. Результаты бактериологического исследования мышевидных грызунов на туляремию из природного очага Ставропольского края // Современные аспекты природной очаговости, эпидемиологии и профилактики особо опасных инфекционных болезней. Ставрополь, 1993. С. 288–289.

Благодарности

Авторы благодарят коллектив зоолого-паразитологических подразделений ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора» и организаций-предшественников, собравших использованный в работе полевой материал.

LONG-TERM DYNAMICS OF INFECTION OF SMALL MAMMALS WITH TULAREMIA IN THE STAVROPOL REGION

BELOVA
Oksana Aleksandrovna

PhD, Stavropol Plague Control Research Institute,
White6779@yandex.ru

DUBYANSKY
Vladimir Markovich

Doctor of Biol. Sciences, FKUZ "Stavropol Anti-Plague Institute of Rospotrebnadzor", dvmplague@gmail.com

GAZIEVA
Alina Yurievna

PhD, FKUZ "Stavropol Anti-Plague Institute of Rospotrebnadzor",
gazievy@mail.ru

Keywords:

tularemia
natural focus
epizooty
small mammals
Stavropol region

Summary: The analysis of the infection of small mammals with tularemia on the territory of the Stavropol region for the period 1938–2020 was carried out. It is shown that the dynamics of the activity of the natural focus of tularemia is characterized by the change of intense epizootics and inter-epizootic periods. The method of autocorrelation analysis revealed the absence of periodicity in the manifestations of epizootic activity and the presence of cycles lasting 21 years, 12–13 years and 6–8 years. Epizootics are characterized by high intensity (10–30% of infected animals). The main mammalian species supporting the epizootic process were identified. A repeated change of the main carriers of the tularemia microbe during the studied period of time was established, while two species – the house mouse (*Mus musculus*) and the common vole (*Microtus arvalis*) are intensively involved in epizootics throughout the entire examination period. Basically, the species involved in epizootics belong to the first group of highly susceptible and highly sensitive to the mammalian tularemia microbe, at the same time, the results of the study revealed a high infection rate of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens*), which belongs to the second group of highly susceptible but insensitive animals. Probably, due to the intensification of human agricultural activity, there has been a change in the structure of the natural focus of tularemia, in particular, the species composition of the main carriers of infection, which led to a decrease in its activity.

Received on: 14 December 2021

Published on: 25 June 2022

References

- Dolgushevskiy F. G. Kozlov V. S. Polushin P. I. Erlih Ya. M. General Theory of Statistics. M.: Statistika, 1967. 382 p.
- Federacii G. G. Methodological guidelines 3.1.2007-05. Epidemiological surveillance of tularemia. URL: <https://ohranatruda.ru/upload/iblock/d8a/4293851725.pdf?ysclid=l4pgbil0d1453201263>.
- Ioff I. G. A brief overview of tularemia prevalence in Stavropol Region and adjacent areas from 1939 to 1942, Perenoschiki OOI i bor'ba s nimi: Sbornik nauch. rabot. Stavropol', 1970. P. 499–528.
- Lakin G. F. Biometrics. M.: Vysshaya shkola, 1990. 352 p.
- Levchenko B. I. Environmental factors affecting the existence of tularemia natural focus: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Stavropol', 2005. 27 p.
- Methodological guidelines 3.1.1029-01. Catching, recording and predicting the number of small mammals and birds in natural foci of infections. URL: <https://docs.cntd.ru/document/1200038951?ysclid=l4pgaifqwp939595022>.
- Olsuf'ev N. G. Dunaeva T. N. Natural focalities, epidemiology, and tularemia prevention. M.: Medicina, 1970. P. 22–35.
- Pilipenko V. G. Schekina T. A. About recurring widely distributed tularemia epizootics in a steppe-type natural focus and their significance in focus maintenance, Osobo opasnye infekcii na Kavkaze: Tezisy dokladov 4-y kraevoy nauch. prakt. konf. po prirodnoy ochagovosti, epidemiologii i profilaktike osobo opasnykh infekcionnykh bolezney. Stavropol', 1978. P. 70–73.
- Pilipenko V. G. T. A. Golubev P. D. Tiflova L. A. Factors of the natural tularemia focalities in the area of intensive agriculture in Stavropol Region, Trudy nauchno-issledovatel'skogo protivochumnogo

- instituta Kavkaza i Zakavkaz'ya. Stavropol', 1959. Vyp. 2. P. 295–339.
- Popova A. Yu. Mefod'ev V. V. Stepanova T. F. Ezhlova E. B. Demina Yu. V. Marchenko A. N. Epidemiology and prevention of tularemia in the endemic territories of Russia. Tyumen': Izdatel'skiy centr TGU, 2016. 332 p.
- Tarasov M. P. Pilipenko V. G. Schekina T. A. Tiflova L. A. To epizootology of tularemia in a steppe-type natural focus in Central Ciscaucasia. Report 1. Rodent abundance and manifestations of tularemia epizootics, Osobo opasnye infekcii na Kavkaze: Tezisy dokladov 4-y kraevoy nauch, prakt. konf. po prirodnoy ochagovosti, epidemiologii i profilaktike osobo opasnyh infekcionnyh bolezney. Stavropol', 1978. P. 82–84.
- Tarasov M. P. Natural foci of tularemia in the Caucasus: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. Saratov, 1991. 31 p.
- Tihenko N. I. Tarasov M. P. Bryuhanov A. F. Levchenko B. I. Results of bacteriological research for tularemia of mouse-like rodents in the natural focus of the Stavropol region, Sovremennye aspekty prirodnoy ochagovosti, epidemiologii i profilaktiki osobo opasnyh infekcionnyh bolezney. Stavropol', 1993. P. 288–289.



УДК 58.04

ФИТОТОКСИЧНОСТЬ ЦЕЗИЯ ДЛЯ РЯСКИ МАЛОЙ *LEMNA MINOR* L.

БОДНАРЬ
Ирина Сергеевна

кандидат биологических наук, Институт биологии ФИЦ Коми
НЦ УрО РАН, bodnar-irina@mail.ru

ЧЕБАН
Евгения Васильевна

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
gesha_lesik@mail.ru

Ключевые слова:

Lemna minor L.
фитотоксичность
стабильный цезий
фиторемедиация
радиоцезий

Аннотация: Загрязнение радиоцезием поверхностных водоемов является одним из наиболее опасных для биоты и человека. Двойственность токсического действия радионуклидов на живые организмы выражается в совместном влиянии радиации и химического агента в виде ионов тяжелого металла. Исследование реакции растений на стабильный цезий актуально для раскрытия механизмов действия радиоактивных изотопов, а также поиска эффективных фиторемедиаторов загрязненных участков водных объектов. В данной работе изучена фитотоксичность цезия для свободноплавающего пресноводного растения ряски малой (*Lemna minor* L.). Лабораторную культуру выращивали на среде Штейнберга с добавлением 0.17; 0.51; 0.85; 1.19; 1.36; 1.53; 2.55; 3.4 ммоль/л цезия. Через семь дней после начала эксперимента подсчитывали удельную скорость роста, число растений с хлорозами и некрозами, среднюю площадь поверхности фронда. Биохимические показатели (сумму хлорофиллов (a + b), каротиноиды, малоновый диальдегид) определяли через четыре дня после начала эксперимента. Стабильный цезий в концентрациях, встречающихся в природе, нетоксичен для ряски. Цезий в миллимолярных концентрациях оказывал тормозящее действие на удельную скорость роста, приводил к сокращению средней площади фрондов, появлению растений с хлорозами и некрозами. Высокие концентрации цезия обладали прооксидантными свойствами, увеличивая перекисное окисление липидов мембран, что подтверждалось возрастанием содержания малонового диальдегида. Воздействие цезия привело к снижению концентрации хлорофиллов (a + b) и каротиноидов до 20 % от уровня контрольных растений. Результаты исследования подтвердили возможность использования *Lemna minor* для фиторемедиации загрязненных радиоцезием водоемов.

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Н. М. Калинкина

Получена: 04 марта 2022 года

Подписана к печати: 28 июня 2022 года

Введение

Цезий – самый активный щелочной металл, распространен в низких концентрациях в почвенных растворах, преимущественно в виде одновалентного катиона Cs^+ , активно поглощается растениями и переносится по цепям питания (Greenwood, Earnshaw, 1997; Genies et al., 2021). Из 34 изотопов цезия с массовыми числами 114–148 только ^{133}Cs

стабильный, остальные – радиоактивные (Василенко, 1999). Искусственные радионуклиды поступают в атмосферу при испытаниях ядерного оружия и в результате аварий на АЭС (Сапожников и др., 2006; Konoplev et al., 2016; Mikami et al., 2015; Saito et al., 2015; Ihara et al., 2021). Изотопы ^{134}Cs и ^{137}Cs – β - и γ -излучатели, период полураспада 2.06 года и 30.17 года соответственно, что делает их опасными загрязнителями окружающей

среды (Ihara et al., 2021). В результате аварий на Чернобыльской атомной электростанции (СССР) в атмосферу выброшено 85 ПБк ^{137}Cs и 47 ПБк ^{134}Cs , АЭС Три-Майл-Айленд (США) – 40 ПБк ^{137}Cs , Фукусима-1 (Япония) – 8.8 ПБк ^{137}Cs и 9.0 ПБк ^{134}Cs (Сапожников и др., 2006; Imanaka et al., 2015). Наиболее радиоактивно загрязненными после катастрофы на ЧАЭС внутренними водоемами оказались непроточные озера на территориях, загрязненных ^{137}Cs на уровне >15 Ки/км² (Вакуловский и др., 2006). Стабильный цезий в повышенных концентрациях в почву и воду попадает из минералов, в частности поллуцита. Поллуцит – водный алюмосиликат цезия и натрия, основной природный источник цезия. Наибольшие залежи поллуцитовых руд находятся в Канаде (озеро Берник-Лейк) (Teerstra et al., 1992), где цезий может оказывать токсическое воздействие на окружающую среду (Hampton et al., 2004; Burger, Lichtscheidl, 2018).

Растения являются первичным звеном в трофических цепях. В экспериментах с растениями, выросшими в природных условиях, было показано, что ряска малая *Lemna minor* L. является одним из наиболее эффективных аккумуляторов цезия среди высших водных растений (Платонова и др., 2019). В настоящее время роль цезия для растений не изучена, более того, цезий признан токсичным для растений. Рассматриваются различные теории токсичности цезия. Цезий является аналогом калия, проникает через калиевые каналы, поэтому поглощение и токсичность цезия как химического вещества зависят от концентрации калия в среде. Внеклеточный цезий может предотвращать поглощение калия, что может привести к К-голоданию, но профили транскрипции у растений К-голодных и испытывающих Cs-стресс различны (Hampton et al., 2004). Это согласуется с интоксикацией цезием, возникающей в результате конкуренции между K^+ и Cs^+ за сайты связывания на основных K^+ -активированных белках, как было предложено Avery (1995). Есть несколько работ, где растения выращивались на низкокалийных средах (Платонова и др., 2019; Hampton et al., 2004). Токсичность цезия может быть вызвана не только его способностью замещать калий. Внутриклеточный цезий взаимодействует с жизненно важными сайтами связывания в белках конкурентно и неконкурентно, нарушая их активность (Hampton et al., 2004).

На сегодняшний день принято считать, что

растения не различают между стабильными и радиоактивными изотопами Cs^+ (White, Broadley, 2000; Genius et al., 2021). Поступление, аккумуляция цезия активно изучаются с помощью его нерадиоактивных изотопов. Ряска малая подходит для фиторемедиации, особенно это актуально для небольших водоемов (Burger, Lichtscheidl, 2018). Знание особенностей фитотоксичности цезия на морфологическом и биохимическом уровне необходимы для успеха работ по восстановлению и очистке водных объектов.

Целью данного исследования было определение токсичности стабильного Cs для растений по морфологическим и биохимическим показателям.

Материалы

Растительный материал

В работе использовали лабораторную культуру ряски малой (*Lemna minor* L.) из коллекции Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Удельную скорость роста рассчитывали согласно OECD (2006). Контрольные и экспериментальные растения выращивали на среде Штейнберга (Steinberg, 1946) в климатической камере Binder (16/8 часов свет/темнота, 24 ± 0.1 °C, интенсивность освещения 5000 люкс, влажность 70 %). Удвоение количества растений за период менее 60 часов было необходимым условием для работы.

Условия эксперимента

Растения выращивали на среде (в т. ч. содержит 3.46 ммоль/л KNO_3) с добавлением цезия в концентрациях 0.17; 0.51; 0.85; 1.19; 1.36; 1.53; 2.55; 3.4 ммоль/л. В качестве источника цезия использовали стерильный раствор CsNO_3 . Через семь дней после начала эксперимента подсчитывали удельную скорость роста, число фрондов с хлорозами и некрозами, площадь поверхности фронда. Биохимические показатели (хлорофилл, каротиноиды, малоновый диальдегид) определяли через четыре дня после начала эксперимента. Эксперимент проводили в трех повторностях.

Методы

Определение удельной скорости роста

В емкости с 200 мл среды переносили колонии из 2–4 растений (всего по 9–12) из материнской культуры. Через семь дней после начала эксперимента проводили подсчет. Удельную скорость роста рассчитывали по формуле:

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

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

N_j – переменная теста в опыте во время j ,

N_i – переменная теста в контроле во время i ,

t – период времени от i до j (OECD, 2006).

Площадь и повреждения фрондов

Для расчета площади фрондов растения фотографировали. Фотографии анализировали с использованием программного обеспечения Image J (NIH, USA). В работе использовали соотношение площади растений в начале и в конце эксперимента (S_2/S_1). Через 7 дней после начала эксперимента производили подсчет поврежденных фрондов (с хлорозами и / или некрозами).

Определение хлорофиллов ($a + b$) и каротиноидов

Растения высушивали до исчезновения видимых капель при комнатной температуре, затем растирали 25 мг ряски с кварцевым песком и карбонатом кальция. После этого приливали 0.5 мл 96 % водного раствора этанола, выдерживали 30 мин при температуре 4 °C и центрифугировали 10 мин при 13000 g. Экстракт сливали, снова добавляли этанол и все повторяли до серой окраски осадка. Оптическую плотность проб определяли при 470, 649 и 664 нм на спектрофотометре Spectrumlab SS2107 (LEKI Instruments, Finland). Концентрацию пигментов рассчитывали согласно формулам (Lichtenthaler, 1987).

Определение малонового диальдегида (МДА)

50 мг высушенной при комнатной температуре ряски измельчали с кварцевым песком, добавляли 1.5 мл 20 % трихлоруксусной кислоты, центрифугировали 15 мин при 10000 g. После этого 0.3 мл супернатанта смешивали с 1.2 мл 0.5 % тиобарбитуровой кислотой, растворенной в 20 % трихлоруксусной кислоте. Полученную смесь выдерживали при 95 °C 30 мин, охлаждали и центрифугировали 15 мин при 10000 g. Определяли оптическую плотность при длине волн 532 и 600 нм на спектрофотометре Spectrumlab SS2107 (LEKI Instruments, Finland). Концентрацию МДА вычисляли по формуле

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

где C_x – содержание МДА, нмоль/г сырой

массы; $E_{532, 600}$ – оптическая плотность раствора; V_a – объем экстракта, взятый для анализа, мл; V_e – объем экстракта, мл; k – коэффициент молярной экстинкции МДА: 156 $\text{мМ}^{-1} \times \text{см}^{-1}$; m_s – масса образца для экстракции (Heath, Packer, 1968; Молекулярно-генетические и биохимические методы..., 2012).

Статистическая обработка

Для достоверного определения отличий в опыте и контроле использовали критерии Стьюдента, Манна – Уитни, односторонний дисперсионный анализ. Статистическую обработку осуществляли с использованием программного пакета Statistica 6.0 (StatSoft, USA).

Результаты

Изменение удельной скорости роста, площади и поврежденности фрондов

В качестве основного параметра при оценке фитотоксичности использовалась удельная скорость роста лабораторной культуры ряски малой. Как показал анализ данных, скорость роста растений обратно пропорциональна концентрации ионов металла в среде (рис. 1). Зависимость «доза – эффект» линейная и описывается уравнением $y = 0.29 - 0.05x$. Минимально действующая концентрация составила 0.17 ммоль/л. В интервале 0.17–0.85 ммоль/л цезия скорость роста снизилась на 10–13 % относительно контроля, а при 1.19; 1.36; 2.55 ммоль/л – на 21, 30 и 44 % соответственно. Максимальная из рассматриваемых концентраций 3.4 ммоль/л привела к снижению темпов роста на 64 %.

Для экспериментов выбраны растения без видимых признаков повреждения листоподобной пластинки или фронда. Через 7 дней в контроле возможно появление хлорозов, но доля таких растений составила менее 5 %. Отличный от контрольных растений уровень повреждений появился при 0.85 ммоль/л цезия (рис. 2). После воздействия ионов металла у дочерних фрондов появились белесые пятна, размер которых увеличивался с ростом концентрации токсиканта. При концентрации 1.53 ммоль/л корни у родительских особей отмирали, а у развившихся молодых растений были светлыми, небольшими. Максимальные концентрации привели к повреждению фрондов у 83 % растений.

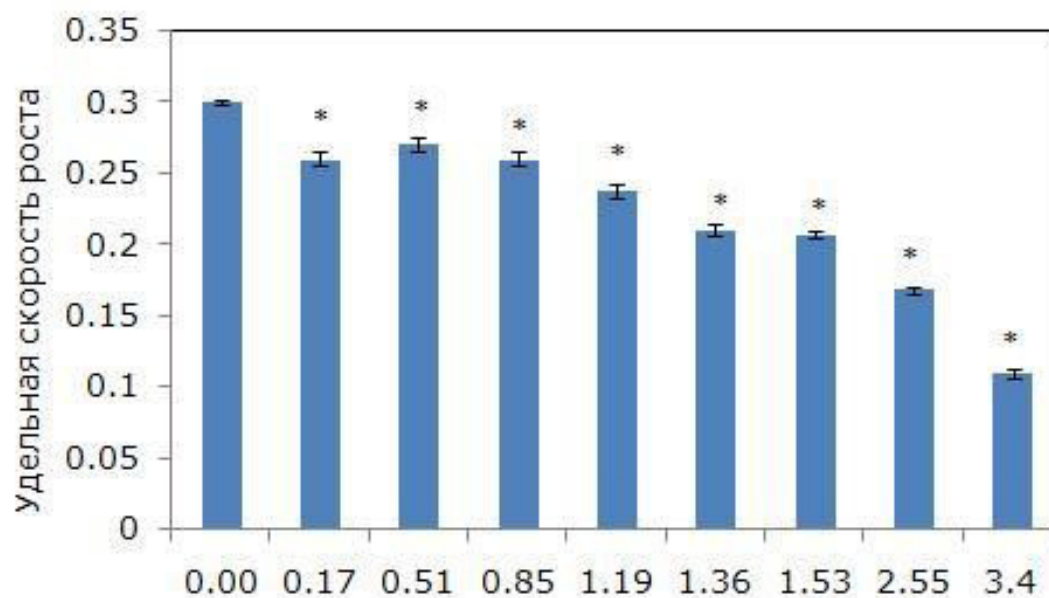


Рис. 1. Изменение удельной скорости роста ряски малой в зависимости от содержания ионов цезия в среде (7-дневный тест). * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 1. Change in the specific growth rate of duckweed depending on the content of cesium ions in the medium (7-day test). * – differences are significant in comparison with the control ($p \leq 0.05$), Student's t-test

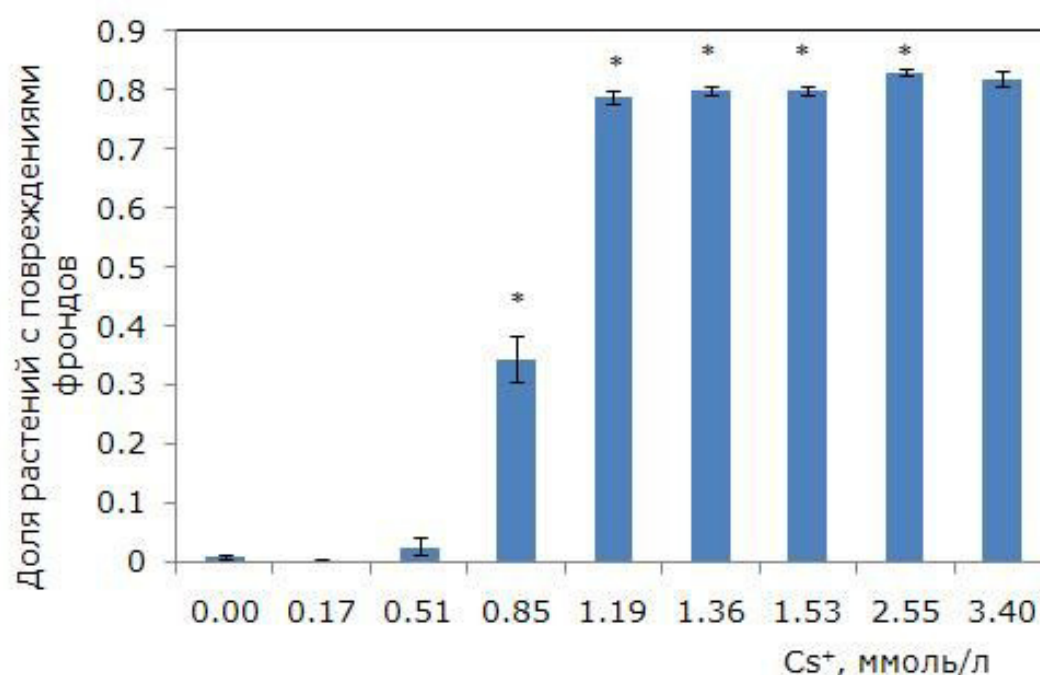


Рис. 2. Доля поврежденных фронтов ряски малой в зависимости от содержания ионов цезия в среде (7-дневный тест). * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 2. Change in the proportion of damaged fronds, depending on the content of cesium ions in the medium. * – the differences are significant in comparison with the control ($p \leq 0.05$), Mann – Whitney's test

Зависимость между средней площадью фрондов и концентрацией ионов цезия нелинейная. Цезий приводит к сокращению площади, начиная с концентрации 0.51 ммоль/л (рис. 3). Минимальная средняя площадь при 1.19 ммоль/л составила 64 % от первоначальной. При дальнейшем увеличении концентрации цезия в среде средняя

величина возросла за счет снижения доли дочерних растений и увеличения вклада родительских особей. У контрольных растений площадь через семь дней не изменилась (соотношение $S_2/S_1 = 1$, где S_1 – средняя площадь растений в первый день, S_2 – средняя площадь растений через 7 дней).

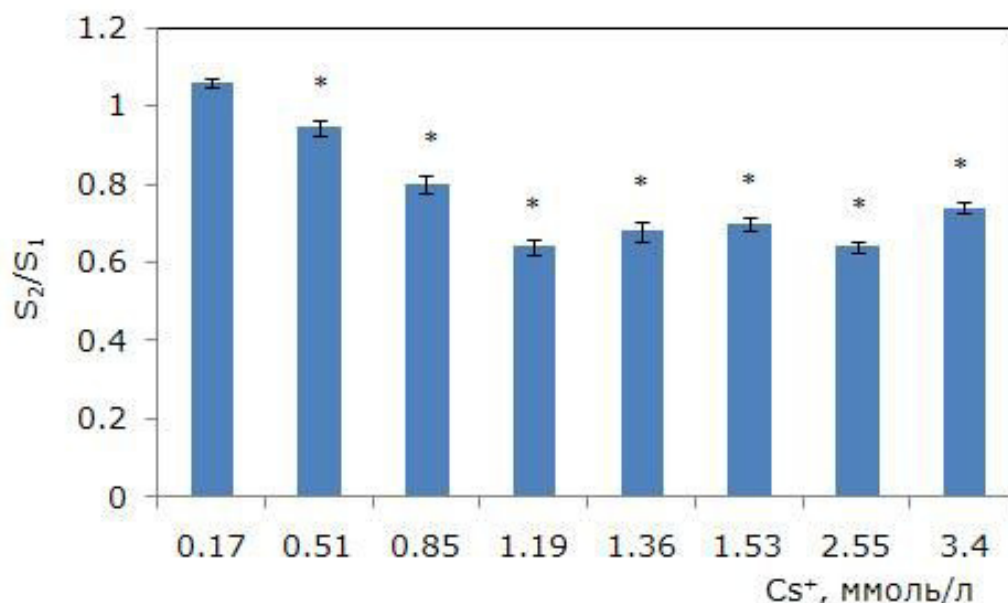


Рис. 3. Изменение площади фрондов ряски малой в зависимости от концентрации ионов цезия в среде (S_2/S_1 – отношение площадей фрондов, S_1 – первоначальная площадь фрондов, мм; S_2 – площадь фрондов через 7 дней, мм). * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 3. Changes in the average frond area (S_2/S_1 , where S_1 is the initial area, S_2 is the area after 7 days). * – differences are significant compared to the control ($p \leq 0.05$), Student's t-test

Таким образом, при добавлении в среду цезия минимально действующая концентрация варьировала в зависимости от показателя. Наиболее чувствительным параметром оказалась удельная скорость роста, а наименее – площадь фрондов. При оценке уровня повреждений необходимо проанализировать данные по содержанию хлорофиллов $a + b$ и каротиноидов.

Содержание хлорофиллов ($a + b$) и каротиноидов

При росте концентрации цезия в среде

уровень фотоассимилирующих пигментов снизился (однофакторный дисперсионный анализ, $p \leq 0.01$). Минимально действующая концентрация цезия, приводящая к снижению суммы хлорофиллов ($a + b$), составила 1.19 ммоль/л (рис. 4). Самый низкий уровень пигментов при 1.36 и 1.53 ммоль/л, что на 20 % меньше контрольного. Средний уровень каротиноидов снизился при концентрации цезия 1.36 ммоль/л (рис. 5). Наименьшие значения были при 2.55 и 3.4 ммоль/л цезия, что на 18 % ниже, чем в контроле.

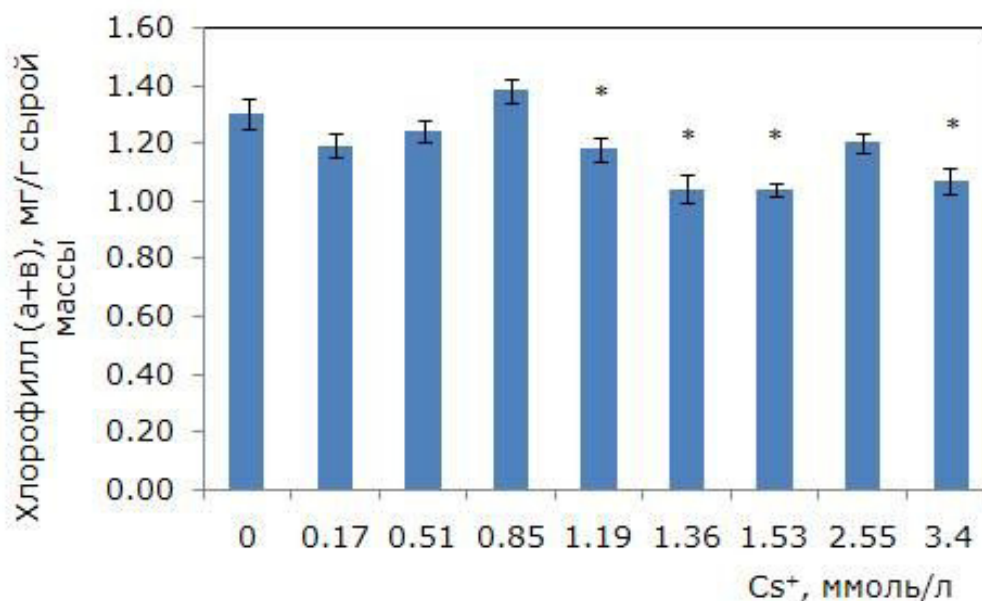


Рис. 4. Изменение содержания суммы хлорофиллов ($a + b$) в зависимости от концентрации ионов цезия в среде. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента
 Fig. 4. Changes in chlorophyll ($a + b$) content, depending on the concentration of cesium ions in the medium.
 * – differences are significant in comparison with the control ($p \leq 0.05$), Student's t-test

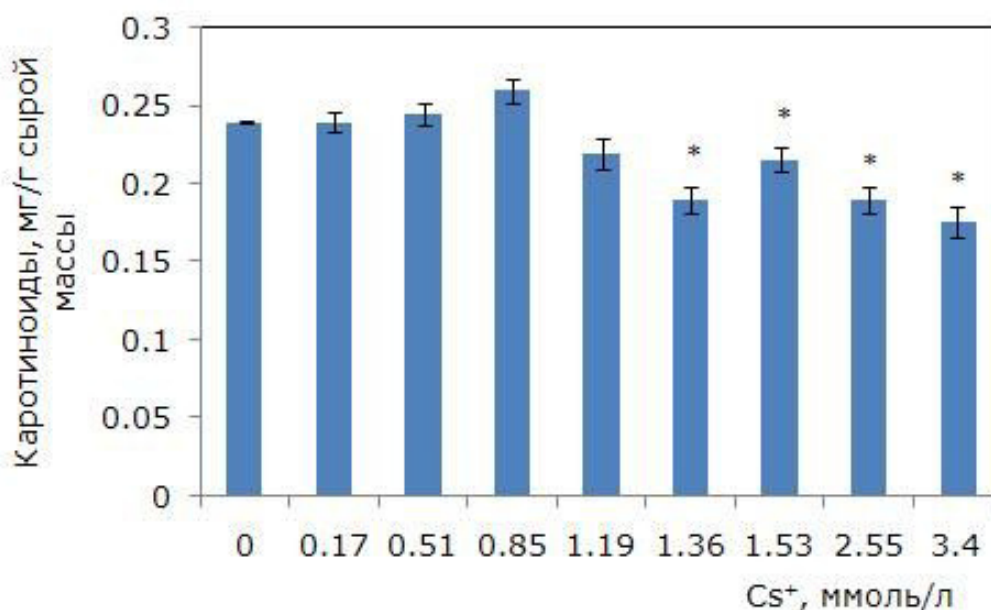


Рис. 5. Изменение содержания каротиноидов в зависимости от концентрации ионов цезия в среде. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента
 Fig. 5. Changes in the content of carotenoids depending on the concentration of cesium ions in the medium.
 * – differences are significant in comparison with the control ($p \leq 0.05$), Student's t-test

Содержание малонового диальдегида (МДА)

МДА характеризует уровень перекисного окисления липидов мембран при окислительном стрессе от воздействия различных стрессоров, в т. ч. химической природы. При росте концентрации цезия происходило

увеличение уровня МДА (однофакторный дисперсионный анализ, $p \leq 0.01$). При 0.51 ммоль/л цезия концентрация МДА выше, чем в контроле, на 29.4 %, при 0.85 ммоль/л – на 44 %, а при 1.36 – в 2 раза ($p \leq 0.05$). Наиболее высокий уровень МДА при 3.4 ммоль/л цезия, в 2.3 раза выше, чем в контроле (рис. 6).

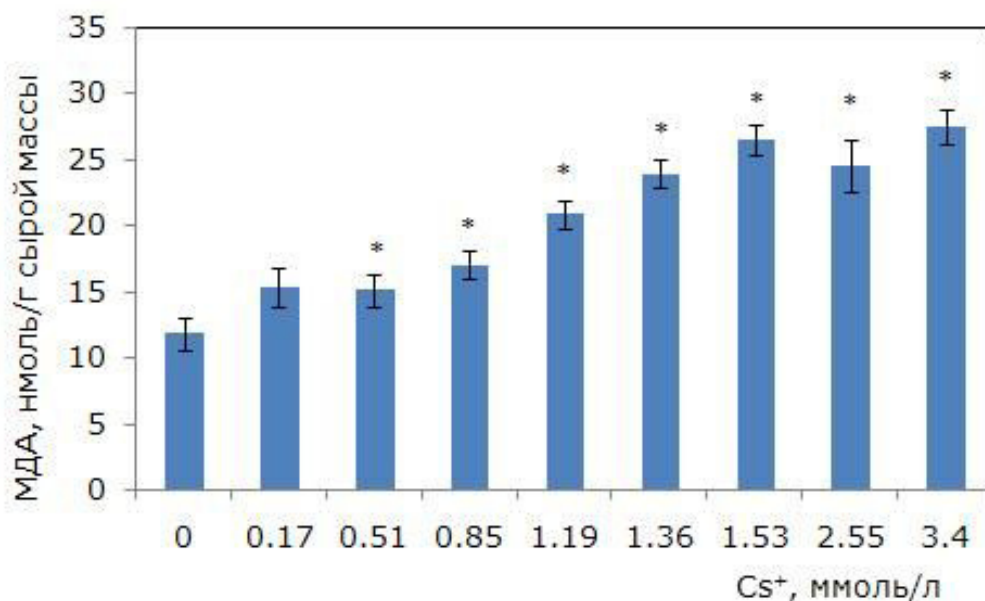


Рис. 6. Изменение содержания малонового диальдегида в клетках ряски малой в зависимости от концентрации ионов цезия в среде для культивирования. * – отличия достоверны по сравнению с контролем ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 6. Changes in the content of malondialdehyde in duckweed cells depending on the concentration of cesium ions in the medium. * – differences are significant in comparison with the control ($p \leq 0.05$), Mann – Whitney's test

Обсуждение

^{133}Cs считается условно нетоксичным металлом, т. к. в окружающей среде он присутствует в достаточно низких концентрациях. Средняя мировая концентрация цезия в реках составляет 0.011 мг/л (Gaillardet et al., 2003, Mathurin et al., 2014). Несравненно большую опасность представляет загрязнение радиоцезием. ^{134}Cs и ^{137}Cs – искусственные радионуклиды, попадающие в природные водоемы, почву в результате работы предприятий ядерно-топливного цикла, при хранении радиоактивных отходов, а также аварийных ситуациях. Среднегодовые уровни объемной активности (кБк/м³) ^{137}Cs в р. Припять в створе г. Чернобыль в 1986 г. составляли 1.6 кБк/м³ (Twenty-five years..., 2011), что во много раз превышает современные нормы радиационной безопасности. Высокие средние активности измерены в водоемах-хранилищах жидких радиоактивных отходов предприятия атомной промышленности ПО «Маяк» (Пряхин и др., 2009). ^{137}Cs может образовываться до 300 лет после окончательного захоронения обедненного отработавшего топлива из-за его высокого выхода при делении ^{235}U (6.3 % топлива с обедненным ураном) (Söderlund et al., 2011). Анализ действия радионуклидов как поллютантов на экосистемы ослож-

няется двойственностью загрязнения, сочетанными эффектами радиационного и химического воздействия на живые организмы.

В данной работе лабораторную культуру ряски малой культивировали на среде Штейнберга с добавлением стабильного цезия для изучения собственной токсичности металла для водных растений. Полученные действующие концентрации оказались в миллимолярном диапазоне, что на несколько порядков выше тех, что встречаются в природе и описаны для радиоактивно загрязненных водоемов. Наиболее радиоактивно загрязненным водоемом в мире было озеро Карачай (В-9), которое на данный момент законсервировано как хранилище, с активностью $1.6 \cdot 10^7$ Бк/л (Осипов и др., 2011), что в миллион раз превышает нормы радиационной безопасности (11 Бк/л) (НРБ, 1999). В пересчете на концентрацию это составляет 4.8 мкг/л. Токсичность нерадиоактивного цезия на порядок меньше, чем у эссенциальных элементов. Токсические эффекты проявляются у растений при меньших концентрациях радиоцезия по сравнению с химической токсичностью стабильного цезия. Гамма-излучение испускается цезием и продуктами его распада, такими как ^{137}Ba , из внешних источников (воздух, вода и почва). Бета-частицы реагируют с организма-

ми в основному після включення (Burger, Lichtscheidl, 2018).

Загрязнение воды радиоцезием представляет собой чрезвычайно серьезную экологическую проблему. Высокий потенциал водных растений по поглощению элементов листьями и корнями (ризофилтрация; удаление элементов из воды корневым поглощением) следует использовать для удаления ^{137}Cs из водной среды (Kamel et al., 2007). Концентрации ^{137}Cs в водных растениях могут быть в 10000 раз выше, чем в окружающей воде (Pinder et al., 2006; Burger, Lichtscheidl, 2018). Ряска малая способна накапливать более 3000 мг/кг цезия (Платонова и др., 2019). Растение обладает потенциалом для фиторемедиации радиоактивно загрязненных водоемов, т. к. имеет широкую экологическую валентность. Угнетение роста при действии стабильного цезия происходит от 0.17 ммоль/л, что выше, чем встречается в реальных условиях. Как показали наши предыдущие исследования, воздействие γ -излучения на скорость роста происходит при дозе от 7 Гр (Боднар и др., 2016). Это подтверждает возможность использования *Lemna minor* для фиторемедиации загрязненных радионуклидами водоемов.

В растительных клетках до сих пор не найдено специфических транспортеров для цезия. Cs^+ использует транспортеры калия для проникновения в растения и их клетки. На коэффициенты переноса цезия и радиоцезия влияет присутствие других элементов. Поэтому очень важно учитывать тип и питательный статус ростового раствора, где рассматривается поглощение цезия растениями (Burger, Lichtscheidl, 2018). При недостатке макро- и микроэлементов, действии излучения токсичность цезия может проявляться и при более низких концентрациях (Платонова и др., 2019).

Цезий негативно влияет на изменение площади фрондов у ряски. Средняя площадь фрондов сокращается до 36 %. Причина в том, что ионы не задерживаются корнями, а чрезвычайно подвижны. Растения способны поглощать цезий как листьями, так и корнями. Внутри растений цезий очень подвижен и может распределяться по различным органам (Yan et al., 2013). Одновалентные катионы, такие как Cs^+ , с большей вероятностью

поглощаются листьями, чем двухвалентные, такие как Sr^{2+} , и легко мигрируют через кутикулы (Fregoni, 1985; Carini, Lombi, 1997; Madoz-Escande et al., 2004).

Одним из специфических признаков действия цезия является обесцвечивание фрондов. Снижение уровня фотосинтетических пигментов происходит уже на 4-е сутки, начиная с концентрации 1.19 ммоль/л. Zhang и Liu (2018) показали на *Brassica juncea*, что в условиях избытка цезия снижалось содержание хлорофилла и фотохимическая активность, повреждалась ФСII в листьях. Cs^+ препятствовал экспрессии генов метаболизма хлоропластов и ингибировал экспрессию PsaB, PsbC, PetF, LHCA1 и LHCB5. Стабильный Cs приводил к аномальной экспрессии генов, связанных с путем фотосинтеза, блокируя электронный транспортный процесс от пластохинона-QA к пластохинону-QB (Zhang, Liu, 2018).

Цезий не является редокс-активным металлом, но его избыток обладает прооксидантными эффектами за счет его участия в метаболических процессах по причине схожести с калием и способности его замещать. Максимальный уровень МДА при действии ионов меди как редокс-активного металла в 2 раза выше, чем при избытке цезия, и в 4 раза выше, чем в контроле (Боднар, Чебан, 2020). Изменение концентрации МДА в зависимости от концентрации цезия может использоваться в экотоксикологических исследованиях при загрязнении стабильными и радиоактивными изотопами.

Заключение

Стабильный цезий в концентрациях, встречающихся в природе, мало токсичен для ряски малої. Токсичность радиоцезия обусловлена в большей мере его радиоактивностью, вред от цезия как от химического вещества не так значителен, как от радионуклида. Особенностью токсического действия цезия на ряску в миллимолярных концентрациях является угнетение роста, обесцвечивание растений, снижение площади листовидной поверхности. Цезий в концентрациях от 0.51 ммоль/л обладал прооксидантным действием. На биохимическом уровне происходило разрушение хлорофилла и каротиноидов.

Библиография

- Боднарь И. С., Чебан Е. В. Влияние 24-эпибрассинолида на ростовые показатели, уровень окислительного стресса и фотосинтетических пигментов ряски малой (*Lemna minor* L.) после воздействия тяжелых металлов // Принципы экологии. 2020. № 1. С. 27–42. DOI: 10.15393/j1.art.2020.9422.
- Боднарь И. С., Юшкова Е. А., Зайнуллин В. Г. Влияние γ -излучения на морфометрические характеристики ряски малой (*Lemna minor* L.) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2016. Т. 56, № 6. С. 617–622. DOI: 10.7868/S0869803116060035.
- Вакуловский С. М., Газиев Я. И., Колесникова Л. В., Петренко Г. И., Тертышник Э. Г., Уваров А. Д. ^{137}Cs и ^{90}Sr в поверхностных водных объектах Брянской области в 1987–2002 гг. // Атомная энергия. 2006. Т. 100, № 1. С. 68–74.
- Василенко И. Я. Радиоактивный цезий-137 // Природа. 1999. № 3. С. 70–76.
- Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / Под ред. Вл. В. Кузнецова, В. В. Кузнецова, Г. А. Романова. М.: Бином. Лаб. знаний, 2012. 487 с.
- Нормы радиационной безопасности (НРБ 99) . М.: Минздрав России, 1999. 115 с.
- Осипов Д. И., Духовная Н. И., Тряпицына Г. А., Дерябина Л. В., Пряхин Е. А. Планктонные сообщества озера Карачай // Вопросы радиационной безопасности. 2011. № 5. С. 50–59.
- Платонова Е. В., Карташов А. В., Беляев Д. В., Карпычев И. В. Гипераккумуляция цезия ряской *Lemna minor* // Известия Самарского НЦ РАН. 2019. Т. 21, № 2. С. 51–59.
- Пряхин Е. А., Дерябина Л. В., Гаврилова Е. В., Тряпицына Г. А., Аклеев А. В. Некоторые показатели состояния биоты водоема В-17. Пилотные исследования // Вопросы радиационной безопасности. 2009. № 5. С. 86–91.
- Сапожников Ю. А., Алиев Р. А., Калмыков С. Н. Радиоактивность окружающей среды . М.: Бином. Лаб. знаний, 2006. 286 с.
- Avery S. V. Caesium accumulation by microorganisms: uptake mechanisms, cation compartmentalization and toxicity // Journal of Industrial Microbiology. 1995. Vol. 14. P. 76–84. DOI: 10.1007/BF01569888.
- Burger A., Lichtscheidl I. Stable and radioactive cesium: A review about distribution in the environment, uptake and translocation in plants, plant reactions and plants' potential for bioremediation // Science of The Total Environment. 2018. Vol. 618. P. 1459–1485. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.298.
- Carini F., Lombi E. Foliar and soil uptake of ^{134}Cs and ^{85}Sr by grape vines // Science of the Total Environment. 1997. Vol. 207. P. 157–164. DOI: 10.1016/S0048-9697(97)00261-1.
- Fregoni M. Viticoltura Generale. Roma: REDA, 1985. pp. 172–239.
- Gaillardet J., Viers J., Dupré B. Trace elements in river waters // Treatise on Geochemistry / Eds. D. H. Heinrich, K. T. Karl. Amsterdam: Elsevier-Pergamon, 2003. P. 225–272. DOI: 10.1016/B0-08-043751-6/05165-3.
- Genies L., Martin L., Kanno S., Chiarenza S., Carasco L., Camilleri V., Vavasseur A., Henner P., Leonhardt N. Disruption of *AtHAK/KT/KUP9* enhances plant cesium accumulation under low potassium supply // Physiol Plant. 2021. Vol. 173 (3). P. 1230–1243. DOI: 10.1111/ppl.13518.
- Greenwood N. N., Earnshaw A. Chemistry of the Elements (2nd Ed.). Pergamon Press, 1997. 1341 p.
- Hampton R. R., Hampstead B. M., Murray E. A. Selective hippocampal damage in rhesus monkeys impairs spatial memory in an open-field test // Hippocampus. 2004. Vol. 14 (7). P. 808–818. DOI: 10.1104/pp.104.046672.
- Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Archives in Biochemistry and Biophysics. 1968. Vol. 125. P. 189–198.
- Ihara H., Kumagai A., Hori T., Nanba K., Aoyagi T., Takasaki M., Katayama Y. Direct comparison of bacterial communities in soils contaminated with different levels of radioactive cesium from the first Fukushima nuclear power plant accident // Science of the Total Environment. 2021. P. 1–8. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.143844.
- Imanaka T., Hayashi G., Endo S. Comparison of the accident process, radioactivity release and ground contamination between Chernobyl and Fukushima-1 // Journal of Radiation Research. 2015. Vol. 56, No S1. P. 56–61. DOI: 10.1093/jrr/rrv074.
- Kamel H., Eskander S., Aly M. Physiological response of *Epipermnum aureum* for cobalt-60 and cesium-137 translocation and rhizofiltration // Int. J. Phytorem. 2007. Vol. 9. P. 403–417. DOI: 10.1080/15226510701606281.
- Konoplev A. V., Golosov V. N., Yoschenko V. I., Nanba K., Onda Y., Takase T., Wakiyama Y. Vertical distribution of radiocesium in soils of the area affected by the Fukushima Dai-ichi nuclear power plant accident // Eurasian Soil Sci. 2016. Vol. 49. P. 570–580. DOI: 10.1134/S1064229316050082.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. № 148. P. 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
- Madoz-Escande C., Henner P., Bonhomme T. Foliar contamination of *Phaseolus vulgaris* with aerosols of ^{137}Cs , ^{85}Sr , ^{133}Ba and ^{123}mTe : influence of plant development stage upon contamination and

- rain // J. Environmental Radioactivity. 2004. Vol. 73. P. 49–71. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2003.08.001.
- Mathurin F. A., Aström M. E., Drake H., Maskenskaya O. M., Kalinowski B. E. REE and Y in groundwater in the upper 1.2 km of Proterozoic granitoids (Eastern Sweden) – Assessing the role of composition and origin of groundwaters, geochemistry of fractures, and organic/inorganic aqueous complexation // Geochim. Cosmochim. Acta. 2014. Vol. 144. P. 342–378. DOI: 10.1016/j.gca.2014.02.001.
- Mikami S., Maeyama T., Hoshide Y., Sakamoto R., Sato S., Okuda N. Spatial distributions of radionuclides deposited onto ground soil around the Fukushima Daiichi nuclear power plant and their temporal change until December 2012 // Journal of Environmental Radioactivity. 2015. Vol. 139. P. 320–343. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2014.09.010.
- OECD Guidelines for the testing chemicals. Lemna sp. Growth Inhibition Test. Organisation for Economic Co-operation and Development. Paris, 2006. 22p.
- Pinder III J., Hinton T., Whicker F. Foliar uptake of cesium from the water column by aquatic macrophytes // J. Environ. Radioact. 2006. Vol. 85. P. 23–47. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2005.05.005.
- Saito K., Tanihata I., Fujiwara M., Saito T., Shimoura S., Otsuka T., et al. Detailed deposition density maps constructed by large-scale soil sampling for gamma-ray emitting radioactive nuclides from the Fukushima Dai-ichi nuclear power plant accident // Journal of Environmental Radioactivity. 2015. Vol. 139. P. 308–319. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2014.02.014.
- Söderlund M., Lusa M., Lehto J., Hakanen M., Lahdenperä, A. Sorption of iodine, chlorine, technetium and cesium in soil. Posiva Working Report. 2011. 04. 130 p.
- Steinberg R. Mineral requirement of Lemna minor L. // Plant Physiol. 1946. Vol. 21. P. 42–48. DOI: 10.1104/pp.21.1.42.
- Teerstra D. K., Cerny P., Chapman R. Compositional heterogeneity of pollucite from High Grade Dyke, Maskwa Lake, southeastern Manitoba // Canadian Mineralogist. 1992. Vol. 30. P. 687–697.
- Twenty-five years after Chernobyl accident: safety for the future. National report of Ukraine. Kyiv: KIM, 2011. 328 p.
- White P. J., Broadley M. R. Mechanisms of caesium uptake by plants // New Phytol. 2000. Vol. 147. P. 241–256.
- Yan D., Zhao Y., Lu A., Wang S., Xu D., Zhang P. Effects of accompanying anions on cesium retention and translocation via droplets on soybean leaves // J. Environmental Radioactivity. 2013. Vol. 126. P. 232–238. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2013.08.009.
- Zhang Y., Liu G. Effects of cesium accumulation on chlorophyll content and fluorescence of Brassica juncea L. // Journal of Environmental Radioactivity. 2018. Vol. 195. P. 26–32. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2018.09.017.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы государственного задания «Действие ионизирующего излучения и факторов нерадиационной природы на биологические объекты и биогенная миграция тяжелых естественных радионуклидов» ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (№ 122040600024-5).

PHYTOTOXICITY OF CESIUM FOR DUCKWEED *LEMNA MINOR* L.

BODNAR
Irina Sergeevna

PhD, Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, bodnar-irina@mail.ru

CHEBAN
Evgenia Vasiljevna

Institute of Biology of the Komi Science Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, gesha_lesik@mail.ru

Keywords:

Lemna minor L.
phytotoxicity
stable cesium
phytoremediation
radiocesium

Summary: Radiocesium contamination of surface water bodies is one of the most dangerous for biota and humans. The duality of the toxic effects of radionuclides on living organisms is expressed in the combined effect of radiation and a chemical agent in the form of heavy metal ions. The study of the reaction of plants to stable cesium is important for revealing the mechanisms of action of radioactive isotopes, as well as the search for effective phytoremediators of contaminated areas of water bodies. In this work, we studied the phytotoxicity of cesium for a free-floating freshwater plant, duckweed (*Lemna minor* L.). The laboratory culture was grown on a Steinberg's medium with the addition of 0.17; 0.51; 0.85; 1.19; 1.36; 1.53; 2.55; 3.4 mmol/l cesium. Seven days after the start of the experiment, the specific growth rate, the number of plants with chlorosis and necrosis, and the average surface area of the frond were calculated. Biochemical parameters (sum of chlorophylls (a + b), carotenoids, malondialdehyde) were determined four days after the start of the experiment. Stable cesium in naturally occurring concentrations is non-toxic to duckweed. Cesium in millimolar concentrations had an inhibitory effect on the specific growth rate, led to a reduction in the average area of the fronds, the appearance of plants with chlorosis and necrosis. High concentrations of cesium had pro-oxidant properties, increasing lipid peroxidation of membranes, which was confirmed by an increase in the content of malondialdehyde. Exposure to cesium led to a decrease in the concentration of chlorophylls (a + b) and carotenoids to 20 % of the level of control plants. The results of the study confirmed the possibility of using *Lemna minor* for phytoremediation of radiocesium contaminated water bodies.

Reviewer: N. M. Kalinkina

Received on: 04 March 2021

Published on: 28 June 2022

References

- Avery S. V. Caesium accumulation by microorganisms: uptake mechanisms, cation compartmentalization and toxicity, *Journal of Industrial Microbiology*. 1995. Vol. 14. P. 76–84. DOI: 10.1007/BF01569888.
- Bodnar' I. S. Cheban E. V. The effect of 24-epibrassinolide on growth rates, level of oxidative stress and photosynthetic pigments in little duckweed (*Lemna minor* L.) after exposure to heavy metals, *Principy ekologii*. 2020. No. 1. P. 27–42. DOI: 10.15393/j1.art.2020.9422.
- Bodnar' I. S. Yushkova E. A. Zaynullin V. G. Effect of γ -radiation on morphometric characteristics of duckweed (*Lemna minor* L.), *Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya*. 2016. T. 56, No. 6. P. 617–622. DOI: 10.7868/S0869803116060035.
- Burger A., Lichtscheidl I. Stable and radioactive cesium: A review about distribution in the environment, uptake and translocation in plants, plant reactions and plants' potential for bioremediation, *Science of The Total Environment*. 2018. Vol. 618. P. 1459–1485. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.298.
- Carini F., Lombi E. Foliar and soil uptake of ^{134}Cs and ^{85}Sr by grape vines, *Science of the Total Environment*. 1997. Vol. 207. P. 157–164. DOI: 10.1016/S0048-9697(97)00261-1.
- Fregoni M. *Viticultura Generale*. Roma: REDA, 1985. pp. 172-239.
- Gaillardet J., Viers J., Dupré B. Trace elements in river waters, *Treatise on Geochemistry*, Eds. D. H. Heinrich, K. T. Karl. Amsterdam: Elsevier-Pergamon, 2003. P. 225–272. DOI: 10.1016/B0-08-043751-6/05165-3.
- Genies L., Martin L., Kanno S., Chiarenza S., Carasco L., Camilleri V., Vavasseur A., Henner P., Leonhardt N. Disruption of AtHAK/KT/KUP9 enhances plant cesium accumulation under low potassium supply, *Physiol Plant*. 2021. Vol. 173 (3). P. 1230–1243. DOI: 10.1111/ppl.13518.

- Greenwood N. N., Earnshaw A. Chemistry of the Elements (2nd Ed.). Pergamon Press, 1997. 1341 p.
- Hampton R. R., Hampstead B. M., Murray E. A. Selective hippocampal damage in rhesus monkeys impairs spatial memory in an open-field test, *Hippocampus*. 2004. Vol. 14 (7). P. 808–818. DOI: 10.1104/pp.104.046672.
- Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation, *Archives in Biochemistry and Biophysics*. 1968. Vol. 125. P. 189–198.
- Ihara H., Kumagai A., Hori T., Nanba K., Aoyagi T., Takasaki M., Katayama Y. Direct comparison of bacterial communities in soils contaminated with different levels of radioactive cesium from the first Fukushima nuclear power plant accident, *Science of the Total Environment*. 2021. P. 1–8. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.143844.
- Imanaka T., Hayashi G., Endo S. Comparison of the accident process, radioactivity release and ground contamination between Chernobyl and Fukushima-1, *Journal of Radiation Research*. 2015. Vol. 56, No S1. P. 56–61. DOI: 10.1093/jrr/rrv074.
- Kamel H., Eskander S., Aly M. Physiological response of *Epipermnum aureum* for cobalt-60 and caesium-137 translocation and rhizofiltration, *Int. J. Phytorem.* 2007. Vol. 9. P. 403–417. DOI: 10.1080/15226510701606281.
- Konoplev A. V., Golosov V. N., Yoschenko V. I., Nanba K., Onda Y., Takase T., Wakiyama Y. Vertical distribution of radiocesium in soils of the area affected by the Fukushima Dai-ichi nuclear power plant accident, *Eurasian Soil Sci.* 2016. Vol. 49. P. 570–580. DOI: 10.1134/S1064229316050082.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods in Enzymology*. 1987. No. 148. P. 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
- Madoz-Escande C., Henner P., Bonhomme T. Foliar contamination of *Phaseolus vulgaris* with aerosols of ¹³⁷Cs, ⁸⁵Sr, ¹³³Ba and ¹²³mTe: influence of plant development stage upon contamination and rain, *J. Environmental Radioactivity*. 2004. Vol. 73. P. 49–71. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2003.08.001.
- Mathurin F. A., Aström M. E., Drake H., Maskenskaya O. M., Kalinowski B. E. REE and Y in groundwater in the upper 1.2 km of Proterozoic granitoids (Eastern Sweden) – Assessing the role of composition and origin of groundwaters, geochemistry of fractures, and organic/inorganic aqueous complexation, *Geochim. Cosmochim. Acta*. 2014. Vol. 144. P. 342–378. DOI: 10.1016/j.gca.2014.02.001.
- Mikami S., Maeyama T., Hoshide Y., Sakamoto R., Sato S., Okuda N. Spatial distributions of radionuclides deposited onto ground soil around the Fukushima Daiichi nuclear power plant and their temporal change until December 2012, *Journal of Environmental Radioactivity*. 2015. Vol. 139. P. 320–343. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2014.09.010.
- Molecular-genetic and biochemical methods in modern plant biology, Pod red. VI. V. Kuznecova, V. V. Kuznecova, G. A. Romanova. M.: Binom. Lab. znaniy, 2012. 487 p.
- OECD Guidelines for the testing chemicals. *Lemna* sp. Growth Inhibition Test. Organisation for Economic Co-operation and Development. Paris, 2006. 22p.
- Osipov D. I., Duhovnaya N. I., Tryapicyna G. A., Deryabina L. V., Pryahin E. A. Planktonic communities of lake Karachay, *Voprosy radiacionnoy bezopasnosti*. 2011. No. 5. P. 50–59.
- Pinder III J., Hinton T., Whicker F. Foliar uptake of cesium from the water column by aquatic macrophytes, *J. Environ. Radioact.* 2006. Vol. 85. P. 23–47. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2005.05.005.
- Platonova E. V., Kartashov A. V., Belyaev D. V., Karpychev I. V. Hyperaccumulation of cesium by duckweed *Lemna minor*, *Izvestiya Samarskogo NC RAN*. 2019. T. 21, No. 2. P. 51–59.
- Pryahin E. A., Deryabina L. V., Gavrilova E. V., Tryapicyna G. A., Akleev A. V. Some characteristics of the biota state in the R-17 reservoir. Pilot studies, *Voprosy radiacionnoy bezopasnosti*. 2009. No. 5. P. 86–91.
- Radiation safety standards. M.: Minzdrav Rossii, 1999. 115 p.
- Söderlund M., Lusa M., Lehto J., Hakanen M., Lahdenperä, A. Sorption of iodine, chlorine, technetium and cesium in soil. Posiva Working Report. 2011. 04. 130 p.
- Saito K., Tanihata I., Fujiwara M., Saito T., Shimoura S., Otsuka T., et al. Detailed deposition density maps constructed by large-scale soil sampling for gamma-ray emitting radioactive nuclides from the Fukushima Dai-ichi nuclear power plant accident, *Journal of Environmental Radioactivity*. 2015. Vol. 139. P. 308–319. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2014.02.014.
- Sapozhnikov Yu. A., Aliev R. A., Kalmykov S. N. Radioactivity of the environment. M.: Binom. Lab. znaniy, 2006. 286 p.
- Steinberg R. Mineral requirement of *Lemna minor* L., *Plant Physiol.* 1946. Vol. 21. P. 42–48. DOI: 10.1104/pp.21.1.42.
- Teerstra D. K., Cerny P., Chapman R. Compositional heterogeneity of pollucite from High Grade Dyke, Maskwa Lake, southeastern Manitoba, *Canadian Mineralogist*. 1992. Vol. 30. P. 687–697.
- Twenty-five years after Chornobyl accident: safety for the future. National report of Ukraine. Kyiv: KIM, 2011. 328 p.
- Vakulovskiy S. M., Gaziev Ya. I., Kolesnikova L. V., Petrenko G. I., Tertyshnik E. G., Uvarov A. D. ¹³⁷Cs and ⁹⁰Sr in surface water bodies in Bryansk oblast in 1987–2002, *Atomnaya energiya*. 2006. T. 100, No. 1. P. 68–74.

Vasilenko I. Ya. Radioactive cesium-137, *Priroda*. 1999. No. 3. P. 70–76.

White P. J., Broadley M. R. Mechanisms of caesium uptake by plants, *New Phytol.* 2000. Vol. 147. P. 241–256.

Yan D., Zhao Y., Lu A., Wang S., Xu D., Zhang P. Effects of accompanying anions on cesium retention and translocation via droplets on soybean leaves, *J. Environmental Radioactivity*. 2013. Vol. 126. P. 232–238. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2013.08.009.

Zhang Y., Liu G. Effects of cesium accumulation on chlorophyll content and fluorescence of *Brassica juncea* L., *Journal of Environmental Radioactivity*. 2018. Vol. 195. P. 26–32. DOI: 10.1016/j.jenvrad.2018.09.017.



УДК 576.895

СООБЩЕСТВА ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ГЕЛЬМИНТОВ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS*) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН

Ваккер
Виктор Георгиевич

кандидат биол. наук, Павлодарский педагогический институт,
vgwacker@gmail.com

Бурчаков
Александр Михайлович

кандидат биол. наук, Павлодарский педагогический институт,
vgwacker@gmail.com

Ключевые слова:

компонентные
сообщества
остромордая лягушка
Rana arvalis
гельминты
Opisthioglyphe ranae
Oswaldocruzia filiformis
Haplometra cylindracea
Rhabdias bufonis
Pleurogenes intermedius
Казахстан

Аннотация: У *Rana arvalis* из поймы реки Иртыш и антропогенных биотопов (г. Павлодар, Республика Казахстан) изучены сообщества пяти видов половозрелых гельминтов: *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Opisthioglyphe ranae*, *Haplometra cylindracea* и *Pleurogenes intermedius*. Компонентные сообщества хозяев в каждой биотопической выборке распадаются на три группы инфрасообществ. Чуть больше половины амфибий обладают ценозами, которые образуются случайно. Две другие группы возникают вопреки случайности: фактические частоты и теоретические, рассчитанные в соответствии с нуль-гипотезой о случайном образовании, отличаются достоверно. В составе последних двух групп с высокой встречаемостью (51–62 %) у земноводных как из поймы, так и города выделяются четыре: *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. arvalis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis*. В пойменном биотопе у *R. arvalis* в названных комплексах сосредоточено базисное число *R. bufonis* (55.3 %), *Os. filiformis* (48.5 %) и *O. ranae* (60.3 %). В обсуждаемом наборе сочетаний видов у хозяев из антропогенных биотопов численность рабдиасов равна 89.8, освальдокрузий – 81.7 и опистоглиф – 51.8 %. Образование в двух различающихся биотопических выборках *R. arvalis* инфрасообществ гельминтов, сходных по составу, механизму формирования, стабильной встречаемости в пространстве и времени, размещению ведущего числа особей *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* в четырех ценозах говорит о наличии в популяциях *R. arvalis* не только случайных, но и закономерных процессов. В Среднем Прииртышье в течение сезона в популяциях *R. arvalis* сменяется по два поколения *R. bufonis* и *O. ranae* и полтора *Os. filiformis*. Одно поколение *H. cylindracea* или *P. intermedius* заменяется другим в течение двух-трех лет. Пока в популяции хозяина произойдет смена по одному поколению гаплометры или плеврогенеса рабдиас и опистоглифа успевают сменить четыре-шесть, а освальдокрузия – два-три. Параллельное осуществление пятью видами гельминтов своих циклов развития, разные темпы и число сменяющихся поколений в течение активности одного и того же хозяина приводят к наложению видовых потоков. В результате хаотично формируется часть сочетаний паразитов. Время заражения *R. arvalis* пятью видами гельминтов выступает как важная причина, упорядочивающая распределение видовых потоков гельминтов. Следствием является неслучайное образование немного меньше половины инфрасообществ. Если *R. arvalis* первыми заражаются *H. cylindracea* или *P. intermedius*, то данные тремато-

ды сдерживают развитие гельминтов, которые заселяются позже. В пользу этого говорит то, что во всех сообществах, в которых совместно с названными сосальщиками паразитируют *R. bufonis*, *Os. filiformis* или *O. ranae*, у последних понижена численность. В случаях, когда у хозяев первыми формируются сообщества с участием рабдиаса, освальдокрузии или опистоглифы, возникают трудности для развития гаплومتر и плеврогенесов. На это указывает высокая частота и средоточение ведущего числа особей *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* в комплексах, которые состоят только из этих видов. Об этом также говорит редкость комбинаций, в которых врозь или совместно находятся *H. cylindracea* и *P. intermediu*

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: О. В. Минеева

Получена: 17 февраля 2021 года

Подписана к печати: 22 июня 2022 года

Введение

В процессе формирования экологического направления в паразитологии в научный оборот было введено понятие «паразитоценоз» (Павловский, 1934). Впоследствии для многовидового паразитарного населения отдельного хозяина было предложено много определений, но в литературе закрепились термины «сообщество» (community), «паразитоценоз» и «паразитофауна» (Балашов, 2000; Esch et al., 1990). После длительного обсуждения процессов формирования сообществ выкристаллизовались две точки зрения. Взгляд на ассоциации паразитов в хозяине как на случайные скопления видов, не связанных межвидовой конкуренцией, характерен для изоляционистской концепции сообществ (Кеннеди, 1978; Rohde, 1993; Akani et al., 2011). Типичные характеристики изоляционистского сообщества установлены у гельминтов римского крота *Talpa romana* (Milazzo et al., 2002). Согласно концепции интерактивных сообществ, межвидовые взаимодействия регулируют численность видов и формируют структуру сообществ (Holmes, 1991; 2002). Отличия во взглядах на процессы образования компонентных сообществ сняты актуальной парадигмой, согласно которой реальные фауны паразитов располагаются между полностью изоляционистскими и всецело интерактивными сообществами (Janovy 2002; Poulin, Luque, 2003). Наибольшее внимание специалистов привлекают сообщества гельминтов рыб, птиц и млекопитающих (Пугачёв, 2000; Доровских и др., 2016; Иешко и др., 2019; Valtonen et al., 2001; Randhawa, 2012; de Yamada et al., 2017, Spickett et al., 2017). Амфибии в этом отношении исследованы меньше (Буракова, 2010а; Тарасовская, 2013; Hamann et al., 2009; Langford et al., 2013; Vhora, Bolek, 2015; Kuzmin et al., 2020).

В предлагаемой работе продолжено изучение сообществ гельминтов, для

которых *R. arvalis* в степной зоне Казахстана является окончательным хозяином. Цели исследования: 1) изучить структуру компонентных сообществ гельминтов *R. arvalis* из нативного (пойма р. Иртыш) и антропогенных биотопов (Большой Павлодар); 2) исследовать частоты формирования фактических сочетаний паразитических видов и сравнить их с ожидаемыми согласно нуль-гипотезе о случайном формировании; 3) сопоставить численность видов гельминтов в инфрасообществах

Материалы

Материалом для работы послужили сборы половозрелых гельминтов *R. arvalis* из поймы р. Иртыш и антропогенных биотопов Большой Павлодар (Республика Казахстан). Два вида гельминтов – *Opisthioglyph ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) и *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) (Trichostrongylidae) населяют тонкий отдел кишечника *R. arvalis*. Трематода *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Plagiorchiidae) и нематода *Rhabdias bufonis* (Schrunk, 1788) (Rhabdiasidae) паразитируют в легких. Сосальщик *Pleurogenes intermedius* Issaïtschikoff, 1926 (Pleurogenidae) обитает в полузакрытых капсулах в стенках нижних частей кишечника и мочевого пузыря хозяина. Данные по личиночным формам гельминтов – *Strigia falkonis*, *Alaria alata*, *Tylodelphis excavata*, *Sphaerirostris teres* и простейшим *Opalina* sp. исключили из анализа. Их рассматривали как единый фон, на котором формируются инфрасообщества половозрелых видов гельминтов. Наибольшее количество земноводных собрано в ходе гельминтологического мониторинга, который проводили в 1984–1997 гг. на правобережье р. Иртыш. Для этого на берегу протоки Усолка выбрали площадку (с тем же названием) длиной

500 и шириной 0.5–7.0 м. Данная часть нативного биотопа включает нерестовый водоем, заросший хвощем (*Equisetum arvense* L.), по берегам – тростником (*Phragmites australis* Cav. Trin. Ex Steud, 1840), расположен в 15 км выше г. Павлодар (52° 12' 32.15" СШ и 77° 01' 05.70" ВД). Нерестилище и экспериментальная площадка промываются родниками, изливающимися на неогеновых глинах ложа реки. Другое место сбора хозяев (Черноярка) расположено ниже по течению реки, в 50 км от пункта Усолка. Лягушек отлавливали у временного водоема, заполняющегося весной талыми и полыми водами и пересыхающего к концу июня. В зоне урбанизации (г. Павлодар) расположены три пункта. Три километра восточнее Усольского биотопа находится Яблонька. Здесь лягушек добывали возле неглубокого водоема, который образовался в понижении рельефа, оставшегося после строительства шоссе. Хозяев из биотопа под названием Карьер отлавливали на берегу озерца, возникшего в отработанном песчаном карьере. В пятой точке (АБС) амфибий собирали у котловины, ежегодно заполняющейся талыми и инфильтрационными водами из полей Черноярской агропромышленной фирмы. Пункт находится в 5 км на восток от Черноярки. Для сравнительного анализа компонентных сообществ гельминтов *R. arvalis* из нативного (Усолка) и урбанизированных биотопов данные по Карьеру, Яблоньке и АБС с учетом сходства в зараженности хозяина объединили в одну выборку под названием Большой Павлодар.

Методы

Хранение и вскрытие хозяев, сбор, окраску и просветление гельминтов проводили по общепринятым в гельминтологии методикам (Боев и др., 1962). Классификация сколецид соответствует системам, изложенным в работах К. М. Рыжикова с соавт. (1980), P. D. Olsson et al. (2003), J. Kuzmin, V. Tkach, 2019. Теоретическую частоту инфрасообществ гельминтов рассчитывали по методике П. Грейг-Смита (Greig-Smith, 1967). Подсчет частоты, ожидаемой согласно нуль-гипотезе (H_0) о случайном образовании, показан в тексте. Теоретическую численность i -го вида гельминтов в j -м инфрасообществе подсчитывали по формуле: $n_{ij}^* = (n_i/N) \cdot N_j$, где N_j – объем j -го ценоза, n_i – число особей i -го вида в компонентном сообществе, N – количество инфрасообществ, $\cdot$ –

знак умножения. Смещение обилия i -го вида к определенному паразитоценозу определяли с помощью показателя биотопической приуроченности вида F_{ij} (Песенко, 1982). При обработке данных использовали индекс доминирования Ковнацкого (Баканов, 1987). Хозяев без гельминтов считали обладателями 0-ценозов, а инвазированных одним видом – одновидовыми инфрасообществами.

Результаты

Компонентные сообщества гельминтов остромордой лягушки

У 2319 вскрытых экземпляров *R. arvalis* в большинстве инфрасообществ отмечена доминантная ($D = 30.0$) нематода *R. bufonis* (76.1 ± 0.9 %). Ассоциации гельминтов с участием также обильной *Os. filiformis* ($D = 15.1$) обнаружены у 61.3 ± 1.0 % исследованных хозяев. Более половины *R. arvalis* (53.4 ± 1.0 %) обладают фаунами с доминантной *O. ranae* ($D = 15.0$). Ассоциации с *P. intermedius* найдены у 17.0 ± 0.8 % амфибий. Наименьшее количество остромордых лягушек содержат комплексы с участием *H. cylindracea* (11.9 ± 0.7 %). Два последних вида являются адоминантами, индекс доминирования равен соответственно 1.0 и 0.24. В компонентном сообществе из пяти видов гельминтов теоретически возможное число сочетаний равно 32, а каждый вид максимально участвует в образовании только 16 (Плохинский, 1970). У *R. arvalis* в пойме р. Иртыш найден 31 комплекс видов. Не установлен двухвидовой – *H. cylindracea* + *P. intermedius*. Интересно, что хотя отдельно его нет во всех наших сборах, он присутствует в семи более сложных фаунах у *R. arvalis* из Усолки и в одной из Большого Павлодара. Двухвидовые совокупности, образованные *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae*, вполне обычны.

Наименьшее количество комбинаций гельминтов отмечено у лягушек из АБС (9) и Карьера (11). В Черноярке и Яблоньке у *R. arvalis* установлено соответственно 17 и 19. В компонентных сообществах *R. arvalis* в пяти биотопах преобладают двухвидовые ценозы. Исключение составляют амфибии из Яблоньки, у которых процент одновидовых комплексов немного больше двухвидовых. Пониженное число сочетаний на Карьере связано с отсутствием у хозяина *H. cylindracea*. В пробах *R. arvalis* из Усолки, Карьера и Яблоньки наряду с двухвидовыми высока встречаемость трехвидовых

комбинаций. На Усолке больше, чем в других биотопах, распространены четырехвидовые ассоциации. Пятивидовой гельминтоценоз отмечен только у амфибий из Усолки и Яблоньки. В пробах Чернорка и АБС частота одновидовых и нулевых ценозов повышена, низка доля трех- и четырехвидовых, отсутствуют пятивидовые. Такая структура паразитоценозов определяется тем, что совокупность хозяев в Чернорке и АБС ежегодно формируется из особей-мигрантов. Известно, что инфрасообщества с небольшим набором видов встречаются у хозяев чаще (Иешко и др., 2019; Poulin, 2006). Полученные нами данные еще раз подтверждают это положение. По количеству видов в инфрасообществах условно выделили простые, состоящие из одного-двух, средние по сложности – из трех и сложные – из четырех-пяти видов. Так, в Усольском биотопе у 1073 экз. *R. arvalis* из возможных комбинаций гельминтов с участием *R. bufonis* найдены все 16 (рис. 1). Простые установлены у 477 экз., или у 44.5 %

хозяев. Трехвидовые ценозы представлены у 36.2, а сложные – у 19.3 % амфибий. Отличие между долями простых и средних по сложности и между последними и сложными паразитофаунами достоверно. Критерии t_{φ} равны соответственно 2.17 ($\alpha > 0.05$) и 6.52 ($\alpha > 0.01$). Число комплексов с *Os. filiformis*, состоящих из одного и двух видов, примерно такое же, как и из трех (рис. 1А). Количество четырех-пятивидовых сочетаний заметно меньше трехвидовых ($t_{\varphi} = 4.18$, $\alpha > 0.01$). Из всех сообществ *R. arvalis*, членом которых является *O. ranae*, самая большая доля принадлежит трехвидовым. Простые и сложные комбинации гельминтов отмечены у *R. arvalis* в почти в равной мере, по 28.2 и 27.9 % (рис. 1А). Разница между количеством средних по сложности и простых комплексов, с одной стороны, и сложных – с другой достоверны ($t_{\varphi} = 3.33$ и 3.38, $\alpha > 0.05$). Отсюда следует, что *O. ranae* причастна главным образом к образованию среднесложных инфрасообществ.

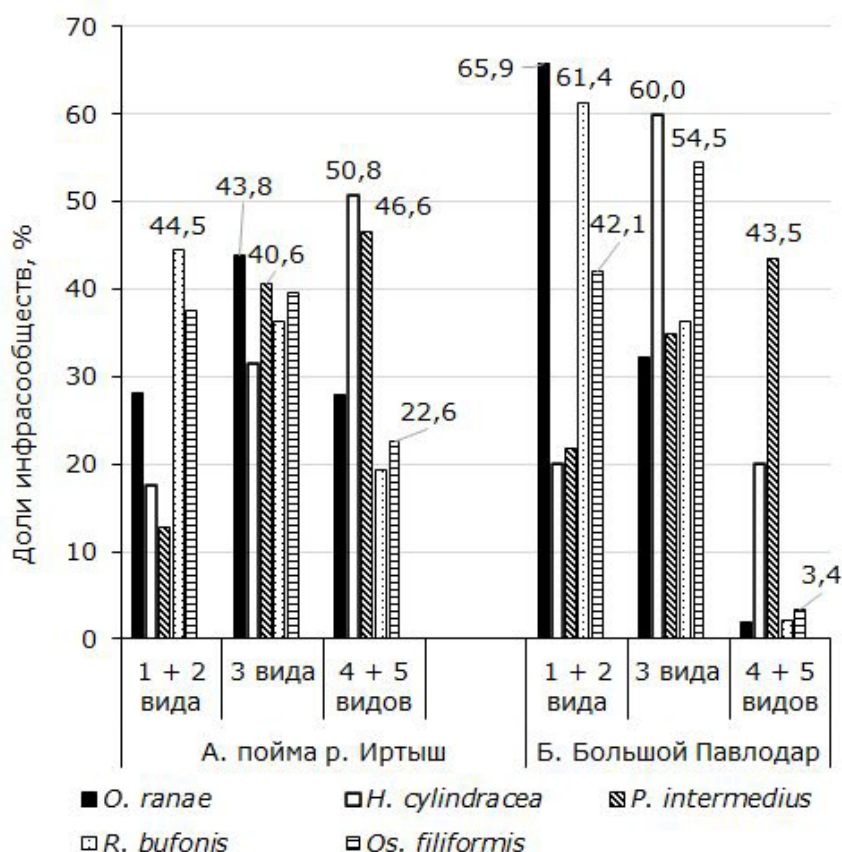


Рис. 1. Представительство видов гельминтов в инфрасообществах
Fig. 1. Representation of helminth species in the infra-communities

У лягушек из Усолки, зараженных *P. intermedius*, найдена заметная квота трехвидовых паразитоценозов. Их доля больше простых ($t_{\varphi} = 3.48$, $\alpha > 0.05$) и не отличается от количества сложных ($t_{\varphi} = 0.91$, $\alpha < 0.05$). Самая большая доля фаун, к которым сопричастна *H. cylindracea*, относится к сложным (рис. 1А). Их количество существенно больше, чем трехвидовых ($t_{\varphi} = 2.66$, $\alpha > 0.05$). У лягушек из антропогенных биотопов *R. bufonis* также в большей мере делает вклад в образовании простых сочетаний, чем трехвидовых ($t_{\varphi} = 5.37$, $\alpha > 0.01$). Освальдокрузия сравнительно с простыми, также как в пойменной популяции хозяев, немного больше, но достоверно, участвует в образовании сообществ из трех видов ($t_{\varphi} = 2.06$, $\alpha > 0.05$). В отличие от поймы р. Иртыш у амфибий из Большого Павлодара *O. ranae* в достоверно большей мере участвует в формировании простых ценозов ($t_{\varphi} = 7.57$, $\alpha > 0.01$).

Распределение инфрасообществ в компонентных сообществах гельминтов остромордой лягушки

Теоретическую встречаемость инфрасообщества *R. bufonis* + *Os. filiformis* у *R. arvalis* из Усолки получили умножением

следующих показателей: 1) p_{rb} и p_{of} , 2) q_{or} , q_{hc} и q_{pi} , 3) N , где p_{rb} и p_{of} – вероятности появления *R. bufonis* и *Os. filiformis*, q_{or} , q_{hc} и q_{pi} – вероятности отсутствия *O. ranae*, *H. cylindracea* и *P. intermedius* в названной комбинации; N – объем выборки хозяина. Значение p_{rb} равно 0.8455, p_{of} – 0.7203, q_{or} – 0.4949, q_{hc} – 0.7951, q_{pi} – 0.7360, N – 1269 экз. Частота паразитоценоза в соответствии с нуль-гипотезой о случайном формировании составляет: $N_e = 0.8455 \cdot 0.7203 \cdot 0.4949 \cdot 0.7951 \cdot 0.7360 \cdot 1269 = 223.8$ экз. (табл. 1). Отличия между найденным и подсчитанным числами достоверны. Величина критерия χ^2 больше критической. Следовательно, от нулевой гипотезы (H_0) следует отказаться и принять противоположную (H_1) о неслучайном возникновении названного сообщества.

Анализ встречаемости сообществ, состоящих из более чем трех видов, усложняется из-за образования так называемых хвостов, значений ≤ 5 экз. По правилам их надо объединять, пока сумма не будет ≥ 5 экз. (Лакин, 1990). Биологически оправданного принципа объединения нет. В пойменной выборке *R. arvalis* насчитывается шесть таких фаун, их разделили на две группы (см. табл. 1).

Таблица 1. Структура компонентного сообщества гельминтов у *Rana arvalis* (Усолка)

№	A	Инфрасообщества	N_e	N_t	χ^2
1	N_e 3.84	Rb	67	86.9	4.56
		Rb + Of + Hc	33	57.7	10.6
		Of + Or	28	41.7	4.50
		Of + Or + Pi	5	15.0	6.67
2	$N_e > N_t$ $\chi^2 > 3.84$	Rb + Of	260	223.8	5.86
		Rb + Or	110	88.7	5.11
		Rb + Of + Hc + Pi	36	20.7	11.3
		Or	26	16.2	5.93
		Of + Or + Hc	19	10.8	6.23
3	$N_e = N_t$ $\chi^2 < 3.84$	Rb + Of + Or	206	228.5	2.22
		Rb + Of + Pi	97	80.3	3.47
		Rb + Of + Or + Pi	83	81.9	0.01
		Rb + Of + Or + Hc	59	58.9	0.00
		Of	34	40.9	1.16
		Rb + Or + Pi	27	31.8	0.72
		Rb + Pi	24	31.2	1.66
		Нуль-ценозы	23	15.9	3.17
		Rb + Or + Hc	23	22.9	0.00
		Rb + Of + Or + Hc + Pi	21	21.1	0.00
		Rb + Hc	16	22.4	1.83

Таблица 1. Продолжение

№	A	Инфрасообщества	N_e	N_t	χ^2
		Of + Pi	11	14.7	0.93
		Of + Hc	11	10.5	0.02
		Rb + Or + Hc + Pi	8	8.2	0.00
		Or + Pi	4	5.8	0.56
		Pi	4	5.7	0.51
		Rb + Hc + Pi	3	8.0	3.13
4	$N_t < 5$	Or + Hc	13	4.2	
		Hc	6	19	4.1
		Hc + Pi	0	1.5	9.8
5	$N_t < 5$	Of + Hc + Pi	3	3.8	9.2-0.2
		Or + Hc + Pi	1	12	1.5
		Of + Or + Hc + Pi	8	3.9	= 9.0
		Итого:	1269	1269.2	89.8
$\Sigma \chi^2 = 89.8$, $df = 28 - 3 = 25$, χ^2 при $\alpha = 0.05$ равен 46.9					

Примечание. № – номер группы; A – отношение между частотами; N_e – эмпирическая частота, N_t – теоретическая частота, χ^2 – критерий согласия, Σ – знак суммы, df – число степеней свободы, Or – *Opisthoglyphe ranae*, Hc – *Haplometra cylindracea*, Pi – *Pleurogenes intermedius*, Rb – *Rhabdias bufonis*, Of – *Oswaldocruzia filiformis*

В группу № 4 поместили одно- и двухвидовые, в пятую – трех- и четырехвидовые. Значение критерия χ^2 для новых членов распределения подсчитали по суммам теоретических и, соответственно, фактических чисел. Остальные паразитоценозы по величине эмпирических и ожидаемых частот и значениям χ^2 распадаются на три группы (см. табл. 1). В первой и второй группах значение χ^2 в каждой паре показателей больше, а в третьей – меньше критического при $\alpha = 0.05$ и $df = 1$. Для первого набора сообществ характерно достоверное преобладание рассчитанных величин над эмпирическими. Члены этой группы размещены у 10.5 % хозяев. Второй комплекс, найденный у 35.5 % лягушек, вмещает ценозы с эмпирической частотой, существенно больше ожидаемой. Очевидно, в популяции *R. arvalis* действуют механизмы, вызывающие неслучайное комплектование собраний паразитических видов. Третья, самая большая группа объединяет инфрасообщества, отмеченные у 54.0 % *R. arvalis*. Ожидаемая частота каждой комбинации видов гельминтов не отличается от установленной, т. к. значение χ^2 меньше критического. Это указывает на то, что третий комплекс фаун, в отличие от первых двух, формируется под действием случайных факторов.

Сумма членов теоретического ряда больше суммы фактического на 0.2 (см. табл. 1). Чтобы уравнивать оба ряда, эту разницу отняли от последнего члена теоретического ряда.

Затем подсчитали величину критерия χ^2 для него. Появление 4-й и 5-й групп уменьшило число членов распределения до 28. Из данных табл. 1 видно, что критическое значение критерия χ^2 значительно меньше суммы хиквадрат по всему распределению. Несмотря на присутствие случайно образующихся ассоциаций, нуль-гипотезу следует отвергнуть и принять противоположную о том, что в целом формирование инфрасообществ в компонентном сообществе *R. arvalis* в пойме р. Иртыш происходит неслучайно.

Компонентное сообщество остромордых лягушек из г. Павлодар недосчитывает 12 из 32 возможных сочетаний (табл. 2). В их составе порознь или вместе должны были бы находиться *P. intermedius* и *H. cylindracea*. Условия для развития в загрязненных, урбанизированных биотопах далеки от оптимума, видимо, поэтому здесь спорадично встречаются комплексы с участием названных трематод. Связь структуры сообществ с загрязненностью местообитаний хозяев изучена во многих работах. Так, сильным химическим загрязнением р. Дырнос вызвано упрощение компонентного сообщества паразитов голяна (Голикова, 2005). У трех видов рыб рода *Lepomis* в дренажных водах, выкачиваемых из угольных шахт, число видов гельминтов снижено по сравнению с обитателями реки (Claxton, Laursen, 2015). Е. П. Иешко с соавторами (2019) установили, что сообщества паразитов ротана *Percicottus glenii* в естественных водоемах гораздо бо-

гаче, чем у рыб, вселившихся в новые водоемы. Обеднение сообществ в результате антропогенного стресса показано у *R. arvalis*, *P. ridibundus* и *Bufo viridis* (Файзулин, Зарипова, 2017; Чихляев и др., 2017; Vershinin et al., 2017).

У *R. arvalis* из Большого Павлодара насчитывается 23 сочетания видов с теоретическим числом меньше 5 экз. (см. табл. 2). Их разделили на две группы. В одну, под номером 4, поместили одно- и двухвидовые гельминтофауны. В другую, под номером 5, включили трех-, четырех- и пятивидовые. Так же как в пойме, инфрасообщества с вычисленными частотами больше 5 экз. и соответствующими найденными распадаются на три группы. Первая включает паразитоце-

нозы с фактической встречаемостью, достоверно меньшей теоретической. Их число у *R. arvalis* составляет 13.1 %. Ко второй группе относятся паразитофауны с эмпирическими частотами, значимо большими ожидаемых. Данные комбинации размещены у 36.3 % хозяев. Третья выборка включает ценозы, у которых наблюдаемая и подсчитанная встречаемости статистически не отличаются, т. к. величина χ^2 в каждой паре сравниваемых значений меньше критической. Данный комплекс видов, возникающий по законам вероятности, обнаружен у 50.5 % амфибий. Доля третьей совокупности паразитоценозов не отличается от таковой у хозяев из поймы р. Иртыш ($t_f = 1.04$, $df = 1075$, $\alpha < 0.05$).

Таблица 2. Структура компонентного сообщества гельминтов у остромордой лягушки в антропогенных биотопах Большого Павлодара

№	A	Инфрасообщества	N_e	N_i	N_j	χ^2
1	$N_e < N_i$	Of + Or	45	78.3	78.3	14.16
	$\chi^2 > 3.84$	Of	10	27.4	27.4	11.05
		Rb	47	74	74	9.85
2	$N_e > N_i$	Or	145	109.8	109.8	11.28
	$\chi^2 > 3.84$	Rb + Of	78	52.8	52.8	12.03
		Нуль-ценозы	59	38.4	38.4	11.05
3	$N_e = N_i$	Rb + Or	187	211.7	211.7	2.88
	$\chi^2 < 3.84$	Rb + Of + Or	173	151	151	3.21
		Rb + Or + Pi	6	6.47	6.47	0.03
4	$N_i < 5$	Rb + Pi	2	2.26		
		Of + Pi	2	0.84		
		Of + Hc	1	0.36		
		Or + Pi	1	3.35		
		Or + Hc	1	7	1.43	10.9
		Hc	0	0.5		
		Pi	0	1.17		
		Rb + Hc	0	0.97		
		Hc + Pi	0	0.02		
5	$N_i < 5$	Rb + Of + Or + Pi	9	4.61		
		Rb + Or + Hc	5	2.76		
		Rb + Of + Pi	2	1.61		
		Of + Or + Hc	1	1.02		
		Rb + Of + Or + Hc	1	1.97		
		Rb + Of + Or + Hc + Pi	1	0.06		
		Rb + Of + Hc	0	0.69	15.3 - 0.1=	
		Of + Or + Pi	0	19	2.39	15.2
		Rb + Hc + Pi	0	0.03		20.9
		Of + Hc + Pi	0	0.01		
		Or + Hc + Pi	0	0.04		
		Rb + Of + Hc + Pi	0	0.02		
		Rb + Or + Hc + Pi	0	0.08		

Таблица 2. Продолжение

№	А	Инфрасообщества	N_e	N_t	N_i	χ^2
		Of + Or + Hc + Pi	0	0.03		
		Итого:	776	776.1		97.9

Примечание. См. табл. 1.

В табл. 2 сумма значений теоретического ряда превышает сумму фактического на 0.1. Чтобы уравнивать оба ряда, эту разность отняли от значения последнего объединенного члена ряда и подсчитали χ^2 . После процедур объединения сообществ в распределении насчитывается 11 членов. Исходя из этого число степеней свободы равно 8. Табличная величина критерия хи-квадрат при данном числе степеней свободы равна 21.96 ($\alpha > 0.05$). Сумма χ^2 в распределении гораздо больше, поэтому от H_0 необходимо отказаться и принять H_1 о том, что в целом образование инфрасообществ в компонентном сообществе гельминтов в популяциях *R. arvalis* в урбанизированных условиях, так же как в нативных, происходит неслучайно. О неслучайном возникновении сообществ благодаря экологическим факторам сообщают Т. Timi, A. Lanfranchi (2009).

Согласно полученным данным, одни инфрасообщества возникают чаще других. Например, *R. bufonis* + *Os. filiformis* констатировано у пятой части *R. arvalis* (20.5 %) из Усолки. В Большом Павлодаре наибольшее распространение установлено для *R. bufonis* + *O. ranae* (24.1 %). На р. Иртыш зарегистрировано шесть ценозов с встречаемостью у более чем 5 % амфибий, а в антропогенных пунктах – семь. Остальные отмечены от 0 до 2.8 % земноводных. Ценозы *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis* констатированы в обеих биотопических пробах. Они установлены у 50.7 % лягушек из поймы и у 62.5 % из Большого Павлодара. Названные инфрасообщества мы отнесли к стабильно возникающим в пространстве. Они образуют не только группу стабильных, но наиболее распространенных. К относительно стабильным отнесли комбинации видов, частота которых только в одном из двух исследованных компонентных сообществ превышает 5 %. У амфибий из поймы к ним относятся *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *P. intermedius* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea*. Эти гельминтофауны отмечены у 18.8 % *R. arvalis* и всего у 1.5 % хозяев из Большого Павло-

дара (см. табл. 1, 2). В последнем встречаемость 0-ценозов, *O. ranae* и *Os. filiformis* + *O. ranae* отмечена у более чем 5 % остромордых лягушек. Данные относительно стабильные паразитоценозы в антропогенных точках зарегистрированы у 32.1, а в пойменной у 6.1 % земноводных. Устойчивость образования сообществ во времени прослежена по данным мониторинга за 1984–1988 гг., когда были взяты полные сезонные выборки. Как следует из рис. 2, в компонентном сообществе *R. arvalis* из года в год образуются 13 фаун из 32 теоретически возможных. Следует подчеркнуть, что четыре из них по составу сходны со стабильными, а пять с относительно стабильными в пространстве.

Среди комбинаций гельминтов, стабильных во времени, довольно высокая встречаемость характерна для трех – *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius*. Их частоты колеблются и отличие между минимальной и максимальной величинами каждого значимо. Значение критерия t_{ϕ} у первого сочетания равно 5.37 ($df = 331$; $\alpha > 0.001$), второго – 5.52 ($df = 342$; $\alpha > 0.001$), третьего – 5.04 ($df = 429$; $\alpha > 0.001$). Частоты других комплексов относительно небольшие. Наименьшие и наибольшие значения показателя отличаются только в одновидовых ценозах *R. bufonis* ($t_{\phi} = 3.69$; $df = 336$; $\alpha > 0.01$) и *Os. filiformis* ($t_{\phi} = 2.53$; $df = 260$; $\alpha > 0.05$). Три из повторяющихся во времени комбинаций (*R. bufonis*, *Os. filiformis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *H. cylindracea*) относятся к группе с фактической величиной, достоверно большей, чем теоретическая (см. табл. 1). Еще у трех ассоциаций (*R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *H. cylindracea* + *P. intermedius*) ожидаемая частота выше эмпирической. Семь комплексов формируются благодаря случайным процессам. Для стойко дублирующихся в пространстве и времени инфрасообществ характерно: 1) образование с высокой частотой; 2) ограничение состава наиболее обильными видами – *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae*; 3) возникновение благодаря действию не только случайных, но и закономерных процессов.

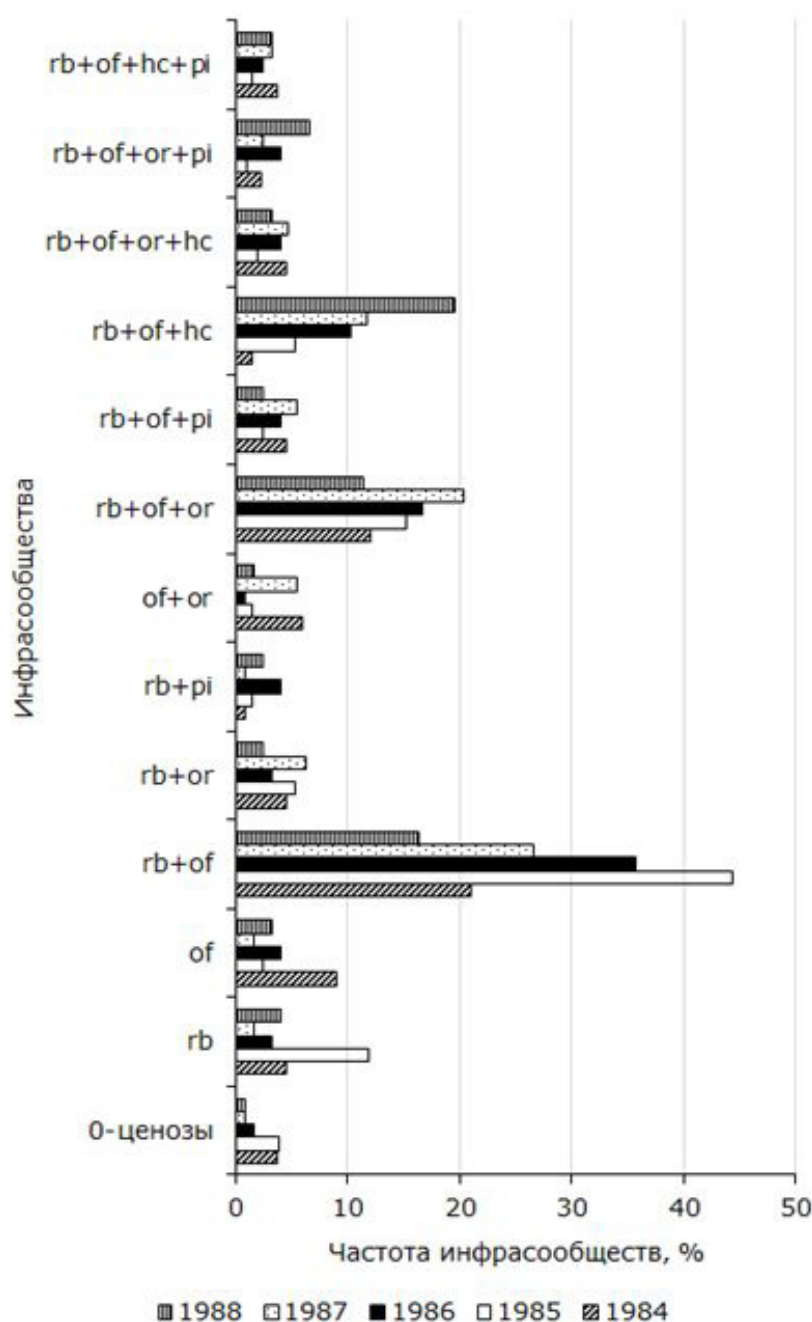


Рис. 2. Стабильные во времени инфрасообщества *Rana arvalis* из поймы р. Иртыш
Fig. 2. Time-stable infra-communities of *Rana arvalis* from the floodplain of the Irtysh River

Наши данные о сходном механизме образования инфрасообществ из двух различающихся биотопических выборок *R. arvalis* согласуются с результатами изучения гельминтов угрей *Anguilla anguilla*, константно обнаруживаемых в реках Ирландии, на р. Тибр в Италии и в зарыбленном эвтрофном озере Нойзидлер-Зее в Австрии (Kennedy et al., 1998; Kennedy, Moriarty, 2002; Schabuss et al., 2005). Авторы исследований предполагают, что сообщества гельминтов угрей из

р. Шеннон в Ирландии типичны и сопоставимы с таковыми в реках и водоемах Европы. Стабильное образование сообществ в течение десяти лет установлено у сколецид полевок из трех лесных биотопов на севере Польши (Grzybek et al., 2015). Воспроизводимость паразитических инфрасообществ в пространстве и времени играет важную роль при изучении взаимодействий между видами паразитов (Poulin, 2001).

Численность особей в инфрасообществах гельминтов *Rana arvalis*

В инфрасообществах компонентного сообщества *R. arvalis* из нативного биотопа численность гельминтов распределена неравномерно, в одних обилие одного и того же вида может быть гораздо выше, чем в других (табл. 3А). Так, в группе наиболее распространенных и стабильных в пространстве и времени паразитоценозов *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae* *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis* сосредоточено основное количество *R. bufonis* (55.3 %). Следует отметить, что в относительно устойчивых фаунах *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *P. intermedius*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius* размещено соответственно 12.6 и 10.8 % особей нематоды. В каждом из остальных ценозов находится особей данного вида меньше критической величины в 5.0 % (0.17–4.63 %). В четырех стабильных паразитофаунах распределено базовое количество (48.5 %) другого представителя круглых червей. В названных относительно устойчивых комплексах находится соразмерно 10.9 и 12.5 % трихостронгирид. Доля *Os. filiformis* в других ассоциациях гельминтов колеблется от 0.51 до 4.9 % от числа всех освальдокрузий. Больше половины *O. ranae* (52.2 %) собрано в стабильных ценозах. В двух относительно устойчивых размещено 13.1 % особей трематоды (табл. 3А). Частоты остальных сочетаний с участием *O. ranae* колеблются от 1.0 до 3.4 %. Ис-

ключением являются сообщества *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea* и *O. ranae*. В них разместилось больше 5 % особей *O. ranae*, соответственно 8.4 и 5.7 %. Асимметричное размещение особей в инфрасообществах присуще не только доминантным видам. Так, ключевое количество *P. intermedius* (88.3 %) распределено в шести инфрасообществах. От 0.12 до 3.46 % плеврогенесов приурочено к оставшимся комплексам. Стержневое количество *H. cylindracea* (84.6 %) накопилось в восьми сообществах. В ценозе *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea*, в частности, размещена пятая часть (20.9 %) всех особей адоминантной гаплотомы. Доля ее марит в остальных фаунах равна 5.83–14.1 %. Для паразитоценозов компонентного сообщества лягушек из урбанизированных биотопов Большого Павлодара также характерно неравномерное распределение числа гельминтов (табл. 3Б). В четырех распространенных и стабильных в пространстве и времени инфрасообществах сосредоточено основное количество *R. bufonis* (89.8 %), *Os. filiformis* (92.8 %) и *O. ranae* (51.8) (табл. 3Б). Ни в одном из названных сообществ не отмечены *H. cylindracea* и *P. intermedius*, как известно, спорадически встречающиеся здесь у амфибий. Следовательно, большая часть особей *R. bufonis* *Os. filiformis* и *O. ranae* предпочитают небольшое число сообществ, в которых отсутствуют по отдельности или совместно мариты *H. cylindracea* и *P. intermedius*.

Таблица 3. Численность особей в инфрасообществах гельминтов у *Rana arvalis*

Инфрасообщества	Численность особей в инфрасообществах гельминтов, экз.									
	А. Усолка (р. Иртыш)					Б. Большой Павлодар				
	Rb	Of	Or	Hc	Pi	Rb	Of	Or	Hc	Pi
Or			142					2278		
Hc				19						
Pi					26					
Rb	384					182				
Of		187					28			
Rb + Of	2109	1516				573	435			
Rb + Or	511		530			765		1997		
Rb + Hc	79			42						
Rb + Pi	193				110	20				2
Of + Or		75	84				158	341		
Of + Hc		35		41			5		1	
Of + Pi		60			57		11			2
Or + Pi			8		9			20		4
Or + Hc			74	36				24	1	
Hc + Pi					0					

Таблица 3. Продолжение

Инфрасообщества	Численность особей в инфрасообществах гельминтов, экз.									
	А. Усолка (р. Иртыш)					Б. Большой Павлодар				
	Rb	Of	Or	Hc	Pi	Rb	Of	Or	Hc	Pi
Rb + Of + Or	1580	972	770			1056	731	1289		
Rb + Of + Hc	315	218		72						
Rb + Of + Pi	893	641			481	9	3			3
Rb + Or + Hc	60		84	44		9		50	7	
Rb + Or + Pi	247		79		137	113		216		16
Rb + Hc + Pi	14			3	13					
Of + Or + Hc		63	79	87			5	1	1	
Of + Or + Pi		26	13		9					
Of + Hc + Pi		21		7	4					
Or + Hc + Pi			5	4	2					
Rb + Of + Or + Hc	264	312	210	129		2	8	18	1	
Rb + Of + Or + Pi	1043	561	250		369	140	42	103		19
Rb + Of + Hc + Pi	404	250		72	256					
Rb + Or + Hc + Pi	43		55	18	28					
Of + Or + Hc + Pi		60	24	20	45					
Rb + Of + Or + Hc + Pi	148	136	82	24	102	1	1	3	1	1
n_i	8287	5133	2489	618	1648	2870	1427	6340	12	47

Примечание. n_i – общая численность соответствующего вида гельминтов; Or – *Opisthioglyphe ranae*, Hc – *Haplometra cylindracea*, Pi – *Pleurogenes intermedius*, Rb – *Rhabdias bufonis*, Of – *Oswaldocruzia filiformis*.

В четырех дублирующих в пространстве и времени инфрасообществах в соотношении фактической и теоретической численности видов наблюдается сходство (рис. 3). В нативном и антропогенных биотопах в каждом из двух паразитоценозов – *R. bufonis* и *R. bufonis* + *O. ranae* ожидаемая численность рабдиаса достоверно ($\alpha > 0.01$) превышает фактическую. Знак при показателе приуроченности обилия нематоды отрицателен. Наоборот, в ценозах *R. bufonis* + *Os. filiformis* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* значение показателя F_{ij} положительно и эмпирическое количество рабдиасов достоверно больше ожидаемого по H_0 . В комбинации *Os. filiformis* + *O. ranae* рассчитанное число нематод в 1.9 раз и надежно ($\alpha > 0.01$) превышает наблюдаемое, а значение показателя F_{ij} отрицательно. В инфрасообществах *Os. filiformis* + *R. bufonis* + *O. ranae* и *Os. filiformis* + *R. bufonis* величины F_{ij} отрицательны и практически равны. Но в паразитоценозе *Os. filiformis* + *R. bufonis* + *O. ranae* у лягушек из урбанизированной территории фактическая и теоретическая численность *Os. filiformis* отличаются недостоверно ($\alpha < 0.05$).

В двух комбинациях *O. ranae* + *Os. filiformis*

и *O. ranae* + *Os. filiformis* + *R. bufonis* подсчитанное значение численности *O. ranae* достоверно выше найденного (см. рис. 3). Знак при F_{ij} в каждой паре величин отрицательный. Для ценоза *O. ranae* в обеих биотопических пробах *R. arvalis* характерно достоверное превышение фактического числа над теоретическим. Значение показателя F_{ij} положительно. Несколько особняком стоит фауна *O. ranae* + *R. bufonis*. В пойменной выборке *R. arvalis* фактическое обилие трематоды достоверно ($\chi^2 = 12.8$) превышает ожидаемое и знак при F_{ij} положителен (+0.11). У амфибий из надпойменных антропогенных биотопов подсчитанное число марит *O. ranae* несущественно ($\chi^2 = 0.06$) больше эмпирической, но значение показателя приуроченности обилия равно нулю.

Во всех сообществах лягушек из биотопа в пойме р. Иртыш, в которых врозь или вместе присутствуют *H. cylindracea* и *P. intermedius*, отмечается пониженное число *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* (см. табл. 3). Например, в сочетаниях *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *P. intermedius* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *H. cylindracea* относительное число плеврогенеса и гаплометры при ус-

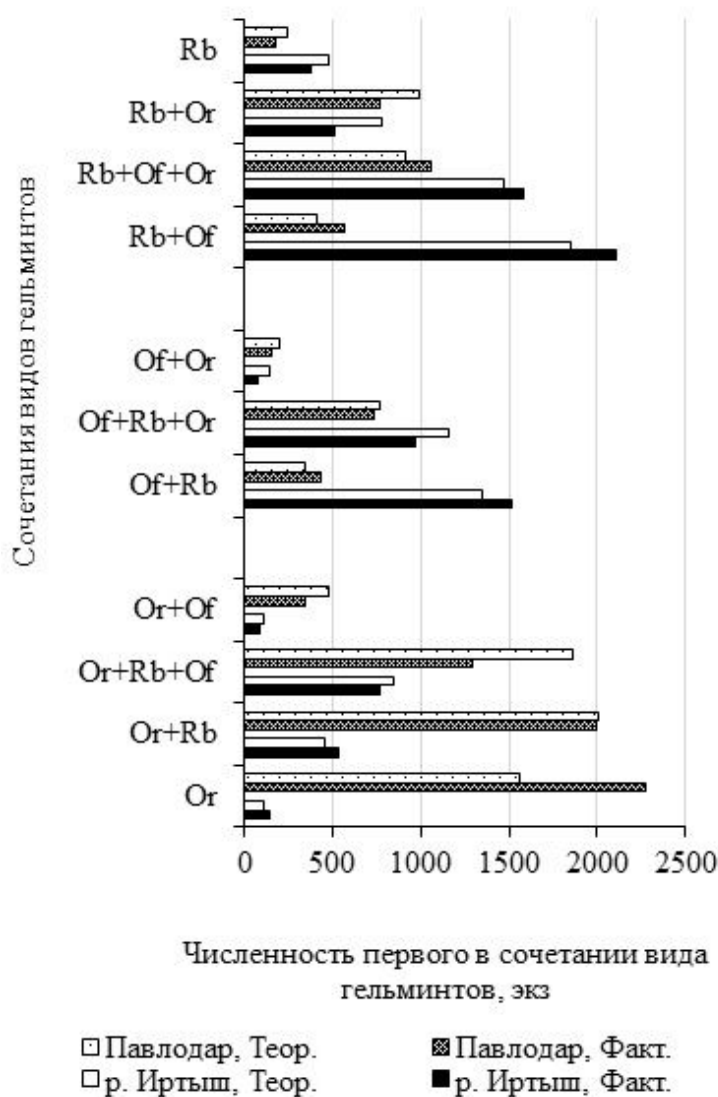


Рис. 3. Численность *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis* и *Opisthioglyphe ranae* в стабильных в пространстве и времени сообществах *Rana arvalis* (экз.)

Fig. 3. Abundance of *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, and *Opisthioglyphe ranae* in *Rana arvalis* infra-communities stable in space and time (specimens)

ловном сравнении величин в 2–3 раза превышает таковые рабдиаса, освальдокрузии и опистоглифы. Особенно заметное отрицательное воздействие гаплометра оказывает на численность рабдиасов, чуть меньше на опистоглифу и еще слабее на освальдокрузию (рис. 4). Тем не менее доля последней в 2.4 раза ниже доли гаплометры.

Негативное воздействие *H. cylindracea* на численность *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* явно имеет место. По сравнению с гаплометрой количественный ущерб рабдиасов и освальдокрузий от присутствия *P. intermedius* менее высок, но его доля выше в 1.8–2.3 раза таковых *R. bufonis* и *Os. filiformis* соответственно. Негативное влияние плейрогенесов на численность

опистоглиф заметно, доля последний в 2.0 раза меньше. Однако бросается в глаза относительно невысокая доля *P. intermedius*. Не исключено, что не только *P. intermedius* отрицательно влияет на численность *O. ranae*, но и последняя, хотя и в меньшей мере, воздействует на обилие первой. В трех фаунах амфибий из Усолки, в которых присутствует сочетание *H. cylindracea* + *P. intermedius*, плейрогенес численно преобладает над гаплометрой. В четырех инфрасообществах первенство по количеству особей переходит к *H. cylindracea*. В целом при совместном нахождении в паразитоценозах доли гаплометры и плейрогенеса близки (рис. 4). Видимо, влияние *H. cylindracea* и *P. intermedius* на численность друг друга приблизительно

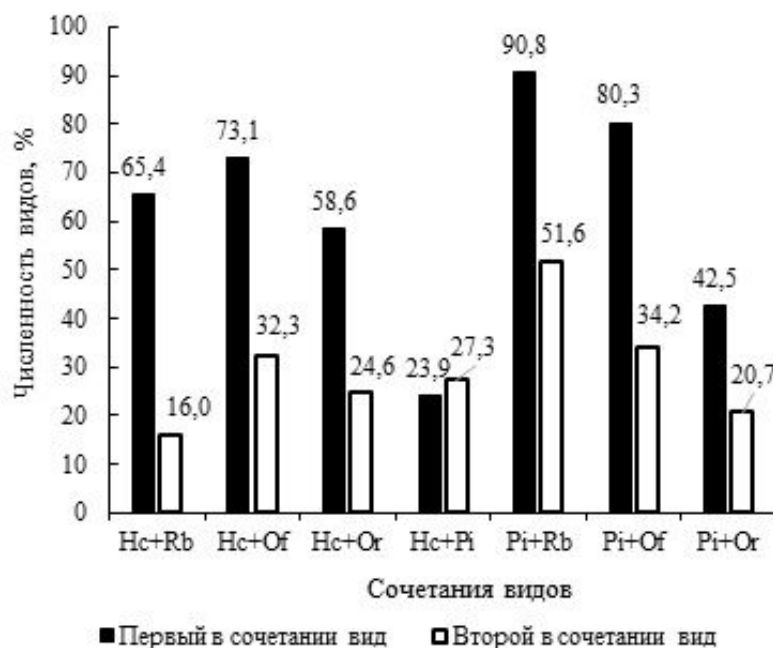


Рис. 4. Численность видов гельминтов (%) при совместном нахождении
Fig. 4. The number of helminths (%) when finding species together

одинаково. Интересно, что единственным инфрасообществом, в котором находится равное количество особей, является сочетание из трех видов трематод: *O. ranae* + *H. cylindracea* + *P. intermedius* (см. табл. 3). В антропогенных биотопах разброс долей рабдиаса, освальдокрузии и опистоглифы в присутствии *P. intermedius* и *H. cylindracea* статистически не адекватен.

В Среднем Прииртышье в популяциях *R. arvalis* в течение сезона происходит смена двух поколений *R. bufonis* и *O. ranae* и в среднем полтора у *Os. filiformis* – одно в сухие и два во влажные годы (Ваккер, 2018а, б, 2020). По литературным и нашим данным, одно поколение *H. cylindracea* сменяется другим в течение двух-трех лет (Ваккер и др., 1990; Гинецинская, Голубева, 1990; Буракова, 2010б; Joly et al., 2008). Одна генерация *P. intermedius*, по нашим наблюдениям, также замещается за 2–3 года. Итак, пока в популяции хозяина произойдет смена по одному поколению гаплометры или плейрогенеса, сменяется четыре-шесть рабдиаса и опистоглифы и два-три освальдокрузии. По нашему предположению, это различие приводит в популяции *R. arvalis* к наложению потоков пяти видов гельминтов, что оказывает значительное влияние на процессы формирования инфрасообществ. Кроме того, хорошо известно, что в средах с непредсказуемыми свободными территориями судьба видов часто зависит от того, кто из них первым заселит незанятый участок (Би-

гон и др., 1989). В. Д. Гуляев (2005) показал, что цестода *Paranoplocephala omphalodes* подавляет развитие особей родственных видов гельминтов, проникающих в кишечник грызунов позже нее. Наши данные также позволяют считать, что если *H. cylindracea* или *P. intermedius* первыми случайно заражают *R. arvalis*, то они на 2–3 года получают преимущества «первопоселенцев» и сдерживают численность гельминтов, которые позже заселяют занятые «территории». Этим объясняется пониженное число *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* во всех паразитофаунах, в которых присутствуют гаплометра или плейрогенес. С другой стороны, при более раннем заражении остромордых лягушек видами *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* они становятся пионерами незанятой территории. Данные виды, сформировав разной сложности инфрасообщества, далее препятствуют, по нашему мнению, заражению *R. arvalis* гаплометрами или плейрогенесами. Этим мы объясняем невысокую встречаемость сообществ с участием *H. cylindracea* и *P. intermedius*, а также повышенную частоту и значительную численность особей в сочетаниях, состоящих только из *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae*.

Таким образом, часть инфрасообществ гельминтов *R. arvalis* возникает благодаря действию случайных процессов. Это согласуется с изоляционистской концепцией сообществ. Немного меньше сочетаний паразитических видов образуется за счет

неслучайных причин, что соответствует концепции интерактивных сообществ. Мы считаем, что одними из важных экологических факторов, участвующих в регуляции частоты образующихся комбинаций гельминтов, являются: 1) наложение паразитических потоков, определяемое индивидуальным развитием и числом сменяющихся поколений гельминтов; 2) время заражения хозяев сколецидами. Наложение гельминтных потоков друг на друга связано с осуществлением одновременно пятью видами гельминтов циклов развития в течение активности одного и того же окончательного хозяина. Одним из результатов является случайное, хаотичное формирование части инфрасообществ. Время заражения хозяев, как мы полагаем, упорядочивающе влияет на распределение паразитических потоков. Действие этого фактора канализирует образование заметной части сочетаний видов сколецид в закономерное русло.

Заключение

Инфрасообщества в компонентных сообществах возникают с различной частотой, одни образуются чаще, другие реже. Наиболее распространенными и образующимися в нативном и антропогенных биотопах являются сочетания *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis*. Они отмечены соответственно у 50.7 % *R. arvalis* из поймы р. Иртыш и у 62.5 % из Большого Павлодара. Для этих фаун характерно стабильное образование не только в пространстве двух проб хозяина, но и во времени. По соотношению величины фактических и ожидаемых, согласно нуль-гипотезе о случайном образовании, частот и значениям критерия χ^2 инфрасообщества в обеих биотопических выборках хозяина распадаются на три совокупности. В самую большую, встречающуюся немного больше, чем у половины хозяев, входят ценозы, которые образуются благодаря действию случайных причин. Две других возникают закономерно: в них значения фактических и теоретических частот отличаются достоверно. Следует отметить, что у более чем двух тысяч изученных *R. arvalis* не обнаружено двухвидовое сочетание *H. cylindracea* + *P. intermedius*. Не исключено, что на его образование существует экологический запрет.

В компонентных сообществах *R. arvalis* из нативного биотопа численность гельминтов распределена неравномерно, в одних

инфрасообществах обилие одного и того же вида может быть гораздо выше, чем в других. Только в четырех дублирующихся в пространстве и времени комбинациях гельминтов у амфибий из поймы сосредоточено базовое число *R. bufonis* (55.3 %), *O. ranae* (52.2 %) и *Os. filiformis* (48.5 %). Неравномерно размещены особи не только доминантных видов гельминтов, но и адоминантных. Ключевая сумма *P. intermedius* (88.3 %) распределена в 6 из 16 инфрасообществ. Стержневое количество *H. cylindracea* (84.6 %) скопилось в 8 сообществах. В частности, в ценозе *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea* размещена пятая часть (20.9 %) всех особей адоминантной гаплогруппы. Для паразитоценозов компонентного сообщества лягушек из урбанизированных биотопов Большого Павлодара также характерно неравномерное распределение числа гельминтов. В четырех стабильных в пространстве и времени инфрасообществах обнаружено 89.8 % всех *R. bufonis*, 81.7 % *Os. filiformis* и 51.8 % *O. ranae*.

Различные темпы индивидуального развития и число сменяющихся поколений пяти видов гельминтов в течение активности одного и того же окончательного хозяина приводят, как мы полагаем, к наложению паразитических потоков друг на друга. В результате, с одной стороны, происходит случайное формирование части сочетаний паразитов. С другой стороны, время заражения хозяев накладывает ограничение на распределение видовых потоков сколецид. Если *H. cylindracea* или *P. intermedius* первыми заражают *R. arvalis*, то они сдерживают развитие гельминтов, которые заселяются позже. В пользу этого предположения говорит то, что во всех сообществах, в которых вместе с указанными сосальщиками паразитируют *R. bufonis*, *Os. filiformis* или *O. ranae*, у последних снижена численность. В случаях, когда у хозяев первыми формируются сообщества с участием рабдиаса, освальдокрузии или опистоглифы, эти виды создают трудности для развития гаплогрупп и плеврогенесов при их более позднем заражении хозяина. Негативное влияние видов с быстрой сменой поколений на *H. cylindracea* и *P. intermedius* косвенно удостоверяется редкостью комплексов с участием последних. Об этом же свидетельствует высокая частота и нахождение ведущего числа особей *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* в комбинациях, которые состоят только из последних видов.

Библиография

- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / Институт биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1987. 64 с.
- Балашов Ю. С. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов // Паразитология. 2000. Т. 34, № 5. С. 361–370.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. особи, популяции и сообщества: В 2 т. . М.: Мир, 1989 Т. 1. 667 с.
- Боев С. Н., Соколова И. Б., Панин В. Я. Гельминты копытных животных Казахстана . Алма-Ата: Изд-во Акад. наук КазССР, 1962. Т. 1. 377 с.
- Буракова А. В. Структура паразитофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в условиях антропогенного воздействия // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: Материалы V Международной научно-практической конференции. Вып. 5, часть III: Животные в урбоэкосистеме, 25–26 марта. Ишим, 2010а. С. 135–138.
- Буракова А. В. Эколого-генетические особенности и гельминтофауна остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в градиенте урбанизации : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010б. 23 с.
- Ваккер В. Г. К экологии трематоды *Opisthioglyphe ranae* (Telorchidae) // Принципы экологии. 2018а. Т. 7, № 1. С. 38–59.
- Ваккер В. Г. Паразитарная система нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) в Казахстане // Принципы экологии. 2018б. Т. 7, № 4. С. 44–64.
- Ваккер В. Г. Вопросы экологии нематоды *Rhabdias bufonis* (Nematoda: Rhabdiasidae) в степной зоне Республики Казахстан // Принципы экологии. 2020. № 1. С. 43–67.
- Ваккер В. Г., Брушко З. К., Тарасовская Н. Е. К гельминтофауне амфибий Казахстана // Материалы Всесоюзного научно-методич. совещания зоологов пед. вузов СССР. (Ред. С. П. Наумов, А. Г. Юсуфов). Махачкала: ДГУ, 1990. С. 59–61.
- Гинецинская Т. А., Голубева Е. Б. Изменение гельминтофауны *Rana temporaria* в Петергофском парке за 50 лет // Эволюция паразитов: Материалы Первого Всесоюзного симпозиума. Тольятти, 1991. С. 211–215.
- Голикова Е. А. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 24 с.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений . М.: Мир, 1967. 360 с.
- Гуляев В. Д. Эволюция форм гермафродитизма Cyclophyllidea (Cestoda). 2. Морфофункциональные причины возникновения цепней с протогиническим развитием полового аппарата // Паразитология. 2016. Т. 50, № 1. С. 58–68.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии: Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов: Учебное пособие . Петрозаводск: ПГУ, 1992. 163 с.
- Иешко Е. П., Коросов А. В., Соколов С. Г. Видовое богатство сообществ паразитов ротана *Perccottus glenii* (Actinopterygii, Odontobutidae) в нативной и приобретенной частях ареала хозяина // Паразитология. 2019. Т. 53, № 2. С. 145–158.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология . М.: Мир, 1978. 230 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия : Учебное пособие для биол. спец. вузов. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80–91.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы в фаунистических исследованиях . М.: Наука, 1982. 288 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия . М.: Изд-во МГУ, 1970. 359 с.
- Пугачёв О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, № 3. С. 196–209.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР . М.: Наука, 1980. 279 с.
- Тарасовская Н. Е. Гельминтофауна наземных холоднокровных позвоночных Павлодарской области и сопредельных регионов // Матеріали Х Міжнародної науково-практичної інтернет-конференції «Проблеми та перспективи розвитку науки на початку третього тисячоліття у країнах СНД» («Проблемы и перспективы развития науки в начале третьего тысячелетия в странах СНГ»). Переяслав-Хмельницкий, 2013. С. 31–33.
- Файзулин А. И., Зарипова Ф. Ф. Гельминты озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) г. Салават (Республика Башкортостан) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 2. С. 75–79.
- Чихляев И. В., Файзулин А. И., Кузовенко А. Е. Анализ гельминтофауны зеленой жабы *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) на урбанизированных территориях Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 5. С. 178–184.
- Akani G. C., Luiselli L., Amuzie C. C., Wokem G. N. Helminth community structure and diet of three Afrotropical anuran species: a test of the interactive-versus-isolationist parasite communities'

- hypothesis // Web Ecol. 2011. Vol. 11. P. 11–19. DOI: 10.5194/we-11-11-2011
- Claxton A., Laursen J. Endoparasite Community Differences in Sunfish (*Lepomis* spp.) Above and Below Coal Mine Effluent in Southern Illinois // J Parasitol. 2015. Vol. 101 (3). P. 282–289. DOI: 10.1645/12-157.1
- Esch G. W., Bush A. O., and Aho J. M. Parasite communities: Patterns and processes. Chapman and Hall, London, U. K., 1990. 335 p.
- Grabda-Kazubaska B. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks // Acta Parasit. Pol. 1976. Vol. 26. Fasc. 3. P. 125–141.
- Grzybek M., Bajer A., Bednarska M., Al-Sarraf M., Behnke-Borowczyk J., Harris P. D., Price S. J., Brown G. S., Osborne S.-J., Siński E., Behnke J. M. Long-term spatiotemporal stability and dynamic changes in helminth infracommunities of bank voles (*Myodes glareolus*) in NE Poland // Parasitology. 2015. Vol. 142 (14). P. 1722–1743. DOI: 10.1017/S0031182015001225
- Hamann M. I., Kehr A. I. and Gonzalez C. E. Niche specificity of two glyptelmines (Trematoda) congeners infecting *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) from Argentina // Journal of Parasitology. 2009. Vol. 95. P. 817–822. DOI: 10.1645/GE-1860.1
- Holmes J. C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding // J. Parasitol. 2002. Vol. 88 (3). P. 434–439.
- Holmes J. C. Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1991. Vol. 65, Suppl. 1. P. 69–72. DOI: 10.1139/z02-188
- Janovy J. Jr. Concurrent infections and the community ecology of helminths parasites // J. Parasitol. 2002. Vol. 88 (3). P. 440–445.
- Joly P., Guesdon V., Fromont E., Plenet S., Grolet O., Guegan J. F., Hurtrez-Bousses S., Thomas F. and Renaud F. Heterozygosity and parasite intensity: lung parasites in the water frog hybridization complex // Parasitology. 2008. Jan. Vol. 135 (Pt 1). P. 95–104. DOI: 10.1017/S0031182007003599
- Kennedy C. R., Berrilli F., Cave D., De Liberto C. Orecchia P. Composition and diversity of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: long-term changes and comparison with insular Europe // J. of Helminthology. 1998. Vol. 72, Issue 4. P. 301–306. DOI: 10.1017/S0022149X00016hology643
- Kennedy C. R., Moriarty C. Long-term stability in the richness and structure of helminth communities in eels, *Anguilla anguilla*, in Lough Derg, River Shannon, Ireland // Journal of Helminthology. 2002. Vol. 76, Issue 4. P. 315–322. DOI: 10.1079/JOH2002140
- Kuzmin J., Tkach V. Family Rhabdiasidae Railliet, 1915. 2019. URL: <http://izan.kiev.ua/ppages/rhabdias/list.htm> (03.08.2019).
- Kuzmin Yuriy, Dmytrieva I., Marushchak O., Morozov-Leonov S., Oskyrko O., Nekrasova O. Helminth Species and Infracommunities in Frogs *Pelophylax ridibundus* and *P. esculentus* (Amphibia: Ranidae) in Northern Ukraine // Acta Parasitologica. 2020. Vol. 65. P. 341–353.
- Langford G. J., Vhora M. S., Bolek M. G., Janovy J. Jr. Co-Occurrence of *Haemotoloechus* complex and *Rhabdias joaquinensis* in the Plains Leopard Frog from Nebraska // J. Parasitol. 2013. Vol. 99 (3). P. 558–560.
- Milazzo C., Casanova J., Aloise G., Ribas A., Cagnin M. The helminth community of *Talpa romana* (Thomas, 1902) (Insectivora, Talpidae) in southern Italy // Parasitology Research. 2002. Vol. 88. P. 979–983.
- Olsson P. D., Gribb T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littwood D. T. J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminths: Trematoda) // Intern. J. for Parasitology. 2003. Vol. 33. P. 733–755.
- Poulin R. Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton, NY, USA: Princeton University Press, 2006. 360 p.
- Poulin R. Interactions between species and the structure of helminth communities // Parasitology. 2001. 122 (Suppl.) S. 3–11. DOI: 10.1017/S0031182000016991
- Poulin R., Luque J. L. A general test of the interactive – isolationist continuum in gastrointestinal parasite communities of fish // International Journal of Parasitology. 2003. Vol. 33. P. 1623–1630.
- De Yamada Priscilla Oliveira Fadel, Yamada Fabio Hideki, Silva Reinaldo José da & s dos Anjos Luciano Alve. Ecological implications of floods on the parasite communities of two freshwater catfishes in a Neotropical floodplain // Acta Parasitologica. 2017. Vol. 62, Issue 2. P. 312–318.
- Randhawa H. S. Numerical and functional responses of intestinal helminths in three rajid skates: evidence for competition between parasites? // Parasitology. 2012. Vol. 139, Issue 13. P. 1784–1793.
- Rohde K. Ecology of marine parasites. 2nd ed. Wallingford, U.K., 1993. 298 p.
- Schabuss M., Kennedy C. R., Konecny R., Grillitsch B., Schiemer F., Herzig A. Long-term investigation of the composition and richness of intestinal helminth communities in the stocked population of eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria // Parasitology. 2005. Vol. 130, Issue 2. P. 185–194. DOI: 10.1017/S0031182004006444
- Spickett A., Junker K., Krasnov B., Haukisalmi V., Matthee S. Intra- and interspecific similarity in species composition of helminth communities in two closely-related rodents from South Africa // Parasitology. 2017. Vol. 144 (9). P. 1211–1220. DOI: 10.1017/S003118201700049X

- Timi J. T., Lanfranchi A. L. The importance of the compound community on the parasite infracommunity structure in a small benthic fish // *Parasitology Research*. 2009. Vol. 104, Issue 2. P. 295-302. DOI: 10.1007/s00436-008-1191-1
- Valtonen E. T., Pullkinen K., Poulin R., Julkunen M. The structure of parasite component communities in brackish water of the northeastern Baltic Sea // *Parasitology*. 2001. Vol. 122. P. 471–481. DOI: 10.1017/s0031182001007491
- Vershinin V. L., Burakova A. V., Vershinina S. D. Comparative Analysis of the Parasitocenoses of Amphibians from the Family Ranidae (Anura) in the Urbanization Gradient // *Russian journal of ecology*. 2017. Vol. 48, No 5. P. 466–475.
- Vhora M. S., Bolek M. G. Temporal occurrence and community structure of helminth parasites in southern leopard frogs, *Rana sphenoccephala*, from north central Oklahoma // *Parasitology Research*. 2015. Vol. 114, Issue 3. P. 1197–1206. DOI: 10.1007/s00436-014-4303-0

COMUNITIES OF MATURE HELMINTHS OF MOOR FROG *RANA ARVALIS* IN THE STEPPE ZONE OF THE REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

WAKKER
Viktor Georgievich

PhD, Pavlodar Pedagogical Institute, vgwacker@gmail.com

BURCHAKOV
Alexander Mihajlovich

Seneos GmbH, alexander.burceacov@gmail.com

Keywords:

component communities
Rana arvalis
Helminthe
Opisthioglyphe ranae
Oswaldocruzia filiformis
Haplometra cylindracea
Rhabdias bufonis
Pleurogenes intermedius
Kazakhstan

Summary: Communities of five species of sexually mature helminths were studied in *Rana arvalis* from the Irtysh River floodplain and anthropogenic biotopes (Pavlodar, Republic of Kazakhstan), namely *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Opisthioglyphe hapa*, *Haplometra cylindracea* and *Pleurogenes intermedius*. The component host communities in each biotopic sample are divided into three groups of infra-communities. A little more than half of amphibians have cenoses that are formed by chance. The other two groups arise in spite of randomness: the actual frequencies and the theoretical ones, calculated in accordance with the null hypothesis of random formation, differ significantly. As part of the last two groups with a high occurrence (51-62%) in amphibians from both the floodplain and the city, four are distinguished: *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. arvalis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* and *R. bufonis*. In the floodplain biotope of *R. arvalis*, the basic number of *R. bufonis* (55.3%), *Os. filiformis* (48.5%) and *O. ranae* (60.3%). is concentrated in these complexes. In the discussed set of combinations of species in hosts from anthropogenic biotopes, the number of *rhabdias* is 89.8%, *oswaldocruzia* – 81.7%, and *opisthioglyph* – 51.8 %. The formation of infra-communities of helminths in two different biotopic samples of *R. arvalis*, similar in composition, mechanism of formation, stable occurrence in space and time, placement of the leading number of individuals of *R. bufonis*, *Os. filiformis* and *O. ranae* in four cenoses indicates the presence of not only random, but also regular processes in *R. arvalis* populations. On average, in the Middle Irtysh region, two generations of *R. bufonis* and *O. ranae* and one and a half *Os. filiformis* are replaced during the season in the populations of *R. arvalis*. One generation of *H. cylindracea* or *P. intermedius* is replaced by another within two to three years. While in the host population there will be a change in one generation of *haplometres* or *pleiogenes*, *rhabdias* and *opisthioglyphs* manage to change four to six, and *oswaldocruzion* – two or three. Parallel implementation of their development cycles by five species of helminths, different rates and number of alternating generations during the activity of the host lead to the overlap of species flows. As a result, some combinations of parasites are randomly formed. The time of infection of *R. arvalis* with five helminth species acts as an important reason for ordering the distribution of helminth species streams. The consequence is the non-random formation of slightly less than half of the infra- communities. If *R. arvalis* is the first to become infected with *H. cylindracea* or *P. intermedius*, then these trematodes restrain the development of helminths, which are populated later. This is supported by the fact that in all communities in which, together with the named flukes, *R. bufonis*, *Os. filiformis* or *O. ranae* parasite, the latter have reduced number. In cases where the hosts are the first to form communities with the participation of *rhabdias*, *oswaldocruzia*, or *opisthioglyphs*, difficulties arise for the development of *haplometres* and *pleiogenes*. This is indicated by the high frequency and concentration of the leading number of individuals of *R. bufonis*, *Os. filiformis* and *O. ranae* in complexes that consist only of these species. This is also evidenced by the rarity of combinations in which *H. cylindracea* and *P. intermedius* are located apart or together.

Reviewer: O. V. Mineeva

Received on: 17 February 2021

Published on: 22 June 2022

References

- Akani G. C., Luiselli L., Amuzie C. C., Wokem G. N. Helminth community structure and diet of three Afro-tropical anuran species: a test of the interactive-versus-isolationist parasite communities' hypothesis, *Web Ecol.* 2011. Vol. 11. P. 11–19. DOI: 10.5194/we-11-11-2011
- Bakanov A. I. Quantitative rating of dominance in ecological communities, *Institut biologii vnutrennih vod AN SSSR. Borok*, 1987. 64 p.
- Balashov Yu. S. Terms and concepts used in the study of populations and communities of parasites, *Parazitologiya*. 2000. T. 34, No. 5. P. 361–370.
- Bigon M. Taunsend K. *Ecology. Individuals, Populations, Communities*. M.: Mir, 1989 T. 1. 667 p.
- Boev S. N. Sokolova I. B. Panin V. Ya. *Helminths of ungulates animals in Kazakhstan*. Alma-Ata: Izd-vo Akad. nauk KazSSR, 1962. T. 1. 377 p.
- Burakova A. V. Ecological and genetic characteristics and helminthic fauna of the common frog (*Rana arvalis* Nilss.) in the urbanization gradients: *Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk*. Ekaterinburg, 2010b. 23 p.
- Burakova A. V. Structure of population parazitofauna of *Rana arvalis* Nilss. in the conditions of anthropogenic impact, *Urboekosistemy: problemy i perspektivy razvitiya: Materialy V Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Vyp. 5, chast' III: Zhivotnye v urboekosisteme*, 25–26 marta. Ishim, 2010a. P. 135–138.
- Chihlyayev I. V. Fayzulin A. I. Kuzovenko A. E. Analysis of the helminth fauna of the green toad *Bufotes viridis* (Laurenti, 1768) in the urbanized territories of the Samara region, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2017. T. 19, No. 5. P. 178–184.
- Claxton A., Laursen J. Endoparasite Community Differences in Sunfish (*Lepomis* spp.) Above and Below Coal Mine Effluent in Southern Illinois, *J Parasitol.* 2015. Vol. 101 (3). P. 282–289. DOI: 10.1645/12-157.1
- De Yamada Priscilla Oliveira Fadel, Yamada Fabio Hideki, Silva Reinaldo José da & s dos Anjos Luciano Alve. Ecological implications of floods on the parasite communities of two freshwater catfishes in a Neotropical floodplain, *Acta Parasitologica*. 2017. Vol. 62, Issue 2. P. 312–318.
- Dorovskih G. N. Tereschenko V. G. Stepanov V. G. Seasonal dynamics of the structure of component communities of the ruff parasites from the Vychehda River, *Parazitologiya*. 2016. T. 50, No. 1. P. 58–68.
- Esch G. W., Bush A. O., and Aho J. M. *Parasite communities: Patterns and processes*. Chapman and Hall, London, U. K., 1990. 335 p.
- Fayzulin A. I. Zaripova F. F. Helminths of marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) Salavat (Republic of Bashkortostan), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2017. T. 19, No. 2. P. 75–79.
- Ginecinskaya T. A. Golubeva E. B. Changes in the helminth fauna of *Rana temporaria* in Peterhof Park over 50 years, *Evoluciya parazitov: Materialy Pervogo Vsesoyuznogo simpoziuma. Tol'yatti*, 1991. P. 211–215.
- Golikova E. A. Ecology of parasites of the common minnow and their communities in the conditions of small rivers of the Vychehda basin: *Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk*. Syktyvkar, 2005. 24 p.
- Grabda-Kazubaska B. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks, *Acta Parasit. Pol.* 1976. Vol. 26. Fasc. 3. P. 125–141.
- Grzybek M., Bajer A., Bednarska M., Al-Sarraf M., Behnke-Borowczyk J., Harris P. D., Price S. J., Brown G. S., Osborne S. J., Siński E., Behnke J. M. Long-term spatiotemporal stability and dynamic changes in helminth infracommunities of bank voles (*Myodes glareolus*) in NE Poland, *Parasitology*. 2015. Vol. 142 (14). P. 1722–1743. DOI: 10.1017/S0031182015001225
- Gulyaev V. D. *Evoluciya form germafroditizma Cyclophyllidea (Cestoda). 2. Morfofunkcional'nye prichiny vozniknoveniya cepney s protoginicheskim razvitiem polovogo apparata [Evolution of hermaphroditism forms of Cyclophyllidea (Cestoda). 2. Morphofunctional causes of tapeworms with protogynic development of sexual apparatus, Parazitologiya*. 2005. T. 39, No. 3. P. 243–251.
- Hamann M. I., Kehr A. I. and Gonzalez C. E. Niche specificity of two glyptelmins (Trematoda) congeners infecting *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) from Argentina, *Journal of Parasitology*. 2009. Vol. 95. P. 817–822. DOI: 10.1645/GE-1860.1
- Holmes J. C. Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths, *Ann. Parasitol, Hum. Comp.* 1991. Vol. 65, Suppl. 1. P. 69–72. DOI: 10.1139/z02-188
- Holmes J. C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding, *J. Parasitol.* 2002. Vol. 88 (3). P. 434–439.
- Ieshko E. P. Korosov A. V. Sokolov C. G. Species diversity of parasite communities of Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Actinoopterygii, Odontobutidae) in native and acquired parts of the host range, *Parazitologiya*. 2019. T. 53, No. 2. P. 145–158.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. *Fundamentals of biometrics: Introduction to the statistical analysis of biological phenomena and processes*. Tutorial. Petrozavodsk: PGU, 1992. 163 p.

- Janovy J. Jr. Concurrent infections and the community ecology of helminths parasites, J. Parasitol. 2002. Vol. 88 (3). P. 440–445.
- Joly P., Guesdon V., Fromont E., Plenet S., Grolet O., Guegan J. F., Hurtrez-Bousses S., Thomas F. and Renaud F. Heterozygosity and parasite intensity: lung parasites in the water frog hybridization complex, Parasitology. 2008. Jan. Vol. 135 (Pt 1). P. 95–104. DOI: 10.1017/S0031182007003599
- Kennedi K. Ecological parasitology. M.: Mir, 1978. 230 p.
- Kennedy C. R., Berrilli F., Cave D., De Liberto C. Orecchia P. Composition and diversity of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: long-term changes and comparison with insular Europe, J. of Helminthology. 1998. Vol. 72, Issue 4. P. 301–306. DOI: 10.1017/S0022149X00016hol-ogy643
- Kennedy C. R., Moriarty C. Long-term stability in the richness and structure of helminth communities in eels, *Anguilla anguilla*, in Lough Derg, River Shannon, Ireland, Journal of Helminthology. 2002. Vol. 76, Issue 4. P. 315–322. DOI: 10.1079/JOH2002140
- Kuzmin J., Tkach V. Family Rhabdiasidae Railliet, 1915. 2019. URL: <http://izan.kiev.ua/ppages/rhabdias/list.htm> (03.08.2019).
- Kuzmin Yuriy, Dmytrieva I., Marushchak O., Morozov-Leonov S., Oskyrko O., Nekrasova O. Helminth Species and Infracommunities in Frogs *Pelophylax ridibundus* and *P. esculentus* (Amphibia: Ranidae) in Northern Ukraine, Acta Parasitologica. 2020. Vol. 65. P. 341–353.
- Lakin G. F. Biometry: Uchebnoe posobie dlya biol. spec. vuzov. M.: Vysshaya shkola, 1990. 352 p.
- Langford G. J., Vhora M. S., Bolek M. G., Janovy J. Jr. Co-Occurrence of *Haemotoloechus complexus* and *Rhabdias joaquinensis* in the Plains Leopard Frog from Nebraska, J. Parasitol. 2013. Vol. 99 (3). P. 558–560.
- Milazzo C., Casanova J., Aloise G., Ribas A., Cagnin M. The helminth community of *Talpa romana* (Thomas, 1902) (Insectivora, Talpidae) in southern Italy, Parasitology Research. 2002. Vol. 88. P. 979–983.
- Olsson P. D., Gribb T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littlwood D. T. J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminths: Trematoda), Intern. J. for Parasitology. 2003. Vol. 33. P. 733–755.
- Parasite communities of the river minnow (*Phoxinus phoxinus* L.), Parazitologiya. 2000. T. 34, No. 3. P. 196–209.
- Pavlovskiy E. N. Organism as a habitat, Priroda. 1934. No. 1. P. 80–91.
- Pesenko Yu. A. Principles and methods in faunistic studies. M.: Nauka, 1982. 288 p.
- Plohinskiy N. A. Biometry. M.: Izd-vo MGU, 1970. 359 p.
- Poulin R. Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton, NY, USA: Princeton University Press, 2006. 360 p.
- Poulin R. Interactions between species and the structure of helminth communities, Parasitology. 2001. 122 (Suppl.) S. 3–11. DOI: 10.1017/S0031182000016991
- Poulin R., Luque J. L. A general test of the interactive – isolationist continuum in gastrointestinal parasite communities of fish, International Journal of Parasitology. 2003. Vol. 33. P. 1623–1630.
- Randhawa H. S. Numerical and functional responses of intestinal helminths in three rajid skates: evidence for competition between parasites?, Parasitology. 2012. Vol. 139, Issue 13. P. 1784–1793.
- Rohde K. Ecology of marine parasites. 2nd ed. Wallingford, U.K., 1993. 298 p.
- Ryzhikov K. M. Sharpilo V. P. Shevchenko N. N. Helminths of amphibians of the USSR fauna. M.: Nauka, 1980. 279 p.
- Schabuss M., Kennedy C. R., Konecny R., Grillitsch B., Schiemer F., Herzig A. Long-term investigation of the composition and richness of intestinal helminth communities in the stocked population of eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria, Parasitology. 2005. Vol. 130, Issue 2. P. 185–194. DOI: 10.1017/S0031182004006444
- Smit P. Greig-Smith P. Quantative Plant Ecology. Butterworths, London, 1964. M.: Mir, 1967. 360 p.
- Spickett A., Junker K., Krasnov B., Haukisalmi V., Matthee S. Intra- and interspecific similarity in species composition of helminth communities in two closely-related rodents from South Africa, Parasitology. 2017. Vol. 144 (9). P. 1211–1220. DOI: 10.1017/S003118201700049X
- Tarasovskaya N. E. Helminthofauna of terrestrial cold-blooded vertebrates of the Pavlodar region and adjacent regions, Materiali H Mizhnarodnoï naukovo-praktichnoï internet-konferencii «Problemi ta perspektivi rozvitku nauki na pochatku tret'ogo tisyacholittya u kraïnah SND» («Problemy i perspektivy razvitiya nauki v nachale tret'ego tisyacheletiya v stranah SNG»). Pereyaslav-Hmel'nickiy, 2013. P. 31–33.
- Timi J. T., Lanfranchi A. L. The importance of the compound community on the parasite infracommunity structure in a small benthic fish, Parasitology Research. 2009. Vol. 104, Issue 2. P. 295–302. DOI: 10.1007/s00436-008-1191-1
- Vakker V. G. Brushko Z. K. Tarasovskaya N. E. To the helminthofauna of the amphibians of Kazakhstan, Materialy Vsesoyuznogo nauchno-metodich. soveschaniya zoologov ped. vuzov SSSR. (Red. P. P. Naumov, A. G. Yusufov). Mahachkala: DGU, 1990. P. 59–61.
- Vakker V. G. Ecology of the nematode *Rhabdias bufonis* (Nematoda: Rhabdiasidae) in the steppe of the Republic of Kazakhstan, Principy ekologii. 2020. No. 1. P. 43–67.

- Vakker V. G. Parasitic system of the nematode *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) in Kazakhstan, Principy ekologii. 2018b. T. 7, No. 4. P. 44–64.
- Vakker V. G. To the ecology of the trematode *Opisthioglyphe ranae* (Telorchidae), Principy ekologii. 2018a. T. 7, No. 1. P. 38–59.
- Valtonen E. T., Pullkinen K., Poulin R., Julkunen M. The structure of parasite component communities in brackfish water of the northeastern Baltic Sea, Parasitology. 2001. Vol. 122. P. 471–481. DOI: 10.1017/s0031182001007491
- Vershinin V. L., Burakova A. V., Vershinina S. D. Comparative Analysis of the Parasitocenoses of Amphibians from the Family Ranidae (Anura) in the Urbanization Gradient, Russian journal of ecology. 2017. Vol. 48, No 5. P. 466–475.
- Vhora M. S., Bolek M. G. Temporal occurrence and community structure of helminth parasites in southern leopard frogs, *Rana sphenoccephala*, from north central Oklahoma, Parasitology Research. 2015. Vol. 114, Issue 3. P. 1197–1206. DOI: 10.1007/s00436-014-4303-0



УДК 57.047: 631.461: 633.2.03: 631.445.53

ЗАЛУЖЕНИЕ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР ТРАНСФОРМАЦИИ СОЛОНЦА И ЕГО МИКРОФЛОРЫ

КОРОБОВА
Лариса Николаевна

доктор биологических наук, Новосибирский государственный аграрный университет, lnkorobova@mail.ru

РИКСЕН
Вера Сергеевна

Новосибирский государственный аграрный университет, Riclog@mail.ru

Ключевые слова:
солонец мелкий
фитомелиорация
залужение
микроорганизмы
почвы
16S р-РНК

Аннотация: Одной из глобальных экологических проблем является засоление почв, в т. ч. вторичное, охватывающее в наземных экосистемах около 950 млн га. В Западной Сибири примерно 40 % территории представлено солонцовыми почвами, и их полноценное использование связано с гипсованием (что затратно) или длительной мелиорацией травами. Травы-фитомелиоранты не только в разы продуктивнее естественных лугов, но и обладают рассоляющим эффектом. Для повышения урожайности кормовых культур на солонцовых землях специалистами Сибирского научно-исследовательского института кормов в 80-е годы прошлого столетия были разработаны фитомелиоративные севообороты. В статье рассмотрено влияние залужения кормовых севооборотов смесью костреца (*Bromus inermis* Leyss.) и люцерны (*Medicago varia* Mart.) в течение 13 лет на микрофлору солонцов луговых (гидроморфных) (Gleyic Solonetz Albic). Постсевооборотное залужение привело к улучшению водно-воздушного режима солонцов, а также к существенному рассолению верхнего горизонта почвы и снижению его щелочности. Длительное возделывание кормовых севооборотов и последующее залужение сформировали специфичный почвенный микробиоценоз, отличающийся таксономическим разнообразием микроорганизмов и большей долей копиотрофов в доминирующих филах, что косвенно свидетельствует о возрастании содержания углерода и доступного растениям азота в фитомелиорируемом солонце.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 23 февраля 2021 года

Подписана к печати: 05 июля 2022 года

Введение

Условия почвенной среды играют приоритетную экологическую роль в жизни и разнообразии почвенных микроорганизмов, что ярко проявляется в интразональных почвах с четко выраженными лимитирующими факторами. В засоленных почвах ими являются щелочная реакция среды, накопление водорастворимых солей (натрия в солонцах более 15 % от суммы обменных катионов), большая плотность, малая водопроницаемость (Семендяева, 2002). Все это формирует специфический микробный ценоз и силь-

но ограничивает продуктивность растений. Сельскохозяйственное использование таких почв связано с их преобразованием с помощью гипса или длительной мелиорацией травами. Эти приемы рассоляют солонец, трансформируют его биологические свойства (Елизаров и др., 2019; Semendyaeva et al., 2014) и в конечном итоге в разы увеличивают массу трав. Длительное использование фитомелиорантов экономически предпочтительнее, чем разовое внесение гипса. На солонцах Барабинской низменности Сибири, площадь которых составляет 3686 тыс. га,

солетолерантные травы-мелиоранты рекомендовано возделывать в кормовых севооборотах (Константинов, Кучеренко, 2000). Это позволяет сочетать положительный эффект воздействия на почву самой культуры с воздействием механической обработки (агробιοлогический метод мелиорации). При относительно невысоких концентрациях солей на засоленной почве рекомендовано залужение бобовыми и злаковыми травами (Константинов, Кучеренко, 2000; Суюндуков и др., 2007). Такой подход возможен не только на интразональных почвах, но и на вторично засоленных пахотных землях, которых сегодня насчитывается 950 млн га (Gao, 2020).

Влияние характера растительности на сообщество микроорганизмов прикорневой зоны (ризосферы) изучено в большом количестве исследований. Наиболее полно микробиом (культивируемые и некультивируемые формы микроорганизмов) был охарактеризован с появлением метода высокопроизводительного секвенирования и метагеномики (Handelsman, 2004; Gottel et al., 2011; Knief et al., 2012; Mendes et al., 2014). Было показано, что изменения в составе ризосферного микробиома связаны главным образом с видом растительности, а фактор почвы является следующим по силе воздействия (Girvan et al., 2003; Berg et al., 2009). Микробиом изучался под однодольными и двудольными растениями (Coleman-Derr et al., 2016). Под последними повышенное представительство в микробиоценозе было отмечено у филлумов *Actinobacteria* (семейство *Streptomicetaceae*) и *Proteobacteria* (*Pseudomonadaceae*), под однодольными растениями – у *Bacteroidetes* и *Rhizobiales* (Bulgarelli et al., 2015).

В Барабинской низменности Западной Сибири влияние севооборотов с многолетником кострцом безостым (однодольное растение) и двулетником донником (двудольное) на солонцы изучается в динамике более 30 лет. Направление трансформации микрофлоры солонцов в первые 20 лет возделывания кормовых севооборотов показано в работе Т. Г. Ломовой, Л. Н. Коробовой (2015). Дальнейшие изменения в микробиоценозе под воздействием севооборотов отражены в работах Л. Н. Коробовой (2018), В. С. Риксен, Л. Н. Коробовой (2021а) и В. С. Риксен с соавторами (2021б). Но совершенно неизученным остался вопрос о том, что происходит с почвенной микрофлорой трансформированного севооборотами со-

лонца после того, как, отказавшись от его механического рыхления, часть севооборотной площади залужили, т. е. оставили воздействие на почву только трав-мелиорантов.

Цель данной работы – показать изменения в микрофлоре солонца мелкого и содержании солей, произошедшие за 13 лет залужения почвы травосмесью кострца и люцерны после разных кормовых севооборотов.

Материалы

Исследования провели в Чановском районе Новосибирской области на стационаре СибНИИ кормов СФНЦА РАН (55.389° с. ш., 78.927° в. д.). Природно-климатическая зона – лесостепь Центрально-Барабинской низменности, отличающаяся умеренно-холодной зимой и теплым, в отдельные дни жарким летом со средним коэффициентом увлажнения 0.67. Рельеф опытного участка равнинный. В естественно-луговых фитоценозах произрастают кермек Гмелина, бескильница, полынь азотистая, волоснец солончаковый и луговое разнотравье (Вагина, 1962).

Объекты исследования:

- бактериальный комплекс солонцов;
- солонец мелкий целины (солонец луговой гидроморфный; WRB, 2006, Gleyic Solonetz Albic.), высокостолбчатый среденатриевый содово-сульфатного типа засоления, тяжелого гранулометрического состава;
- солонец мелкий, залуженный кострцом и люцерной в течение 13 лет; травосмесь посеяна после 20-летнего возделывания севооборотов. Химические характеристики измененного травосеянием солонца приведены в работе Н. В. Елизарова с соавторами (2019).

Микрофлору изучали в вариантах: 1) целина; 2) залужение после севооборота с донником; 3) залужение после севооборота с кострцом.

Севообороты в солонцовом стационаре были представлены 6 полями. Севооборот с донником: 1-е поле – донник 1-го года жизни с покровной культурой суданской травой; 2-е поле – донник 2-го года жизни; 3-е поле – овес на зерносеяж; 4–6-е поля – повторение 1–3-го. Севооборот с кострцом безостым: 1-е поле – просо; 2-е поле – кострец безостый с покровной культурой просом; 3–6-е поля – кострец безостый.

В севооборотах и на залужении сотрудниками СибНИИ кормов высевались донник желтый сорта Альшеевский, кострец без-

остый сорта СибНИИСХоз 189, люцерна синегрибридная сорта Омская 8893. Обработка почвы в севооборотах – послойное фрезирование на глубину 8–10 см либо дискование тяжелыми боронами раз за ротацию, а затем безотвальное рыхление стойками СибИМЭ до 30–35 см. На залужении обработка почвы отсутствует.

Почвенные образцы отбирали в первой декаде августа в 2016, 2018–2020 гг. из слоя 0–20 см (в целине 0–15) на нечетных делянках стационара площадью 200 м² в 10 повторениях с каждой делянки по диагональной трансекте. Для классических микробиологических исследований составляли один смешанный образец, для метагеномного анализа в 2020 г. четыре смешанных образца.

Методы

Общее содержание солей в почве определялось с помощью кондуктометра КЛ-С-1 по удельной электропроводности почвенной пасты (УЭП), разведенной водой в соотношении 1:5.

Таксономическую принадлежность бактерий выявляли в образцах 2020 г. на базе ИХБФМ РАН в ЦКП «Геномика» (г. Новосибирск) методом высокопроизводительного секвенирования последовательностей участка V3–V4 гена 16S рРНК. Тотальная ДНК из образцов была выделена с помощью набора DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen). Пробы секвенировались на приборе MiSeq (Illumina, США), последовательности OTE отнесены к таксонам с помощью SINTAX (Edgar, 2016). Повторность анализа почвенных образцов – четырехкратная.

Статистическая значимость различий в представительстве таксонов и индек-

сах разнообразия (анализировали Usearch v11.0.667) по вариантам доказывалась с помощью U-критерия Манна – Уитни.

В классических микробиологических исследованиях на плотных питательных средах методом предельных разведений изучали численность микроорганизмов, усваивающих органический (МПА) и минеральный азот (КАА), и олигонитрофилов (ГА). Повторность посева на 1 питательную среду – 3 чашки на смешанный образец.

На основании полученных данных рассчитывали коэффициент минерализации (КАА/МПА) и олиготрофности (ГА/МПА).

Результаты

Метагеномное исследование микробиома показало, что фитомелиорация солонца (включающая 20-летнее возделывание кормовых севооборотов и последующее тринадцатилетнее залужение кострцом и люцерной) на биоразнообразии бактерий повлияла в разных таксонах по-разному (табл. 1). Разнообразие филумов в фитомелиорируемом солонце возросло: на залужении после севооборота с кострцом на 18 %, после севооборота с донником на 11.1 %. В остальных таксонах изменения на залужении не были однонаправленными и больше были связаны с видом трав, возделываемых ранее в севообороте, чем с влиянием позже посеянной травосмеси. Так, в варианте «залужение после севооборота с донником» выявился 361 бактериальный род из 197 семейств, в то время как в целине их было меньше на 9.1 %. При залужении после севооборота с кострцом родовой состав бактерий оказался на 8.5 % менее представительным, чем в целине, и они относились к 181 семейству.

Таблица 1. Таксономическое представительство в микробиомах целинного и фитомелиорированного травянистого солонца мелкого

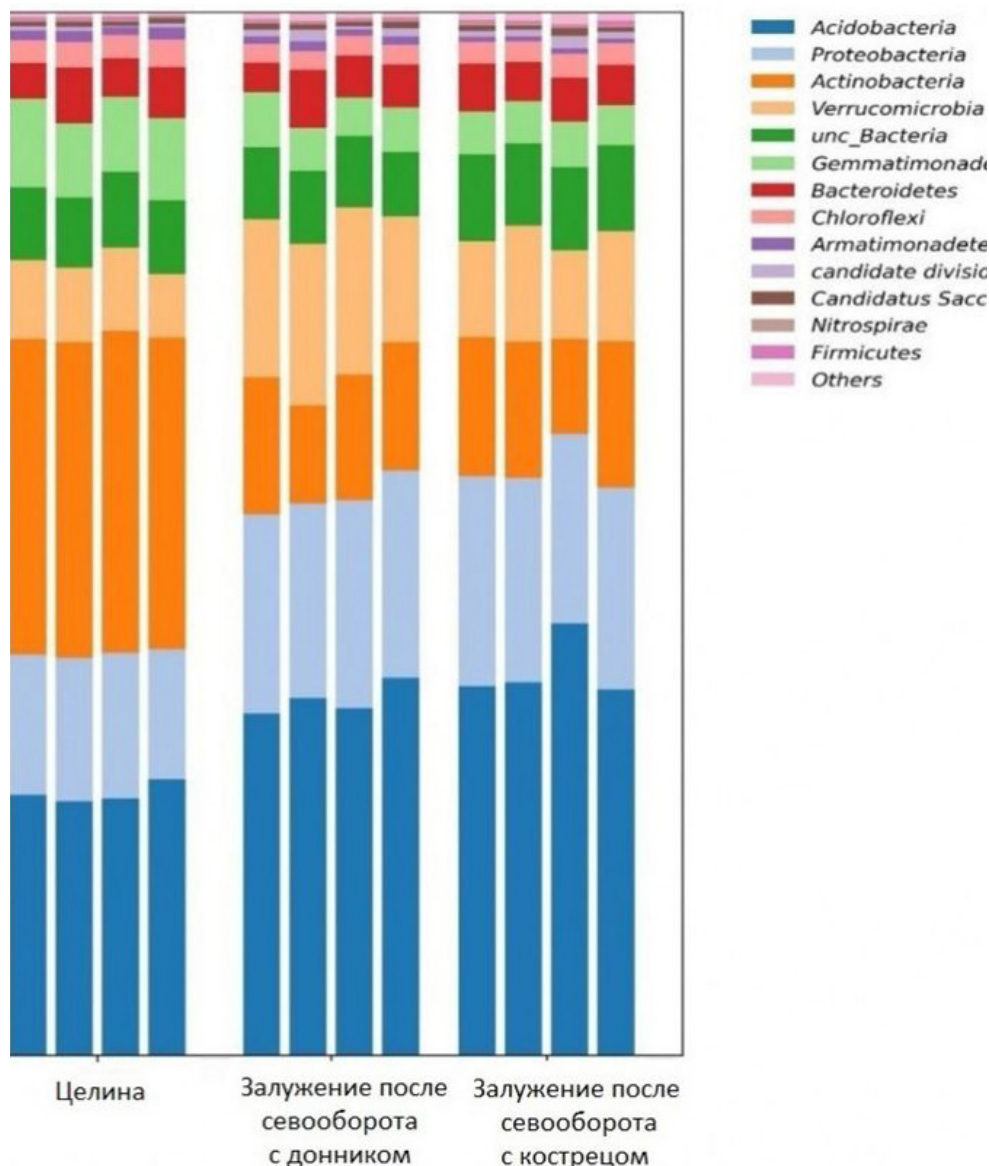
Таксон	Вариант		
	Целина	Залужение после севооборота с донником	Залужение после севооборота с кострцом
Phylum	18	20	22
Class	66	62	60
Order	113	109	100
Family	191	197	181
Genus	331	361	303

Среди домена *Bacteria* везде доминировали 14 филумов: *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, *Proteobacteria*, бактерии, выделенные как *unc_Bacteria*, *Verrucomicrobia*,

Gemmatimonadetes, *Bacteroidetes* и др. (рисунки). Долевое присутствие их в целинном и трансформированном травянистом солонце различалось, что показано для каждого из

четырёх повторений изучаемых вариантов на рисунке. В целине максимально распространёнными оказались микроорганизмы филума *Actinobacteria*, представительство которых составило 30.3 % (табл. 2). Вторыми были прокариоты из филума *Acidobacteria*, составляющие до 25.1 % микробиома, третьими *Proteobacteria* (13.2 %). У них доле

присутствие оказалось ниже, чем у ацидобактерий, в 1.9 раза и в 2.3 раза ниже, чем у актинобактерий. Такое распределение с преобладанием актинобактерий, по-видимому, является характерным для микробиомов засоленных почв, что находит подтверждение в работах N. Fierer с соавторами (2012) и Т. Р. Makhalanyane с соавторами (2015).



Бактериальные типы солонца мелкого на залужении и в целине с долей выше 0.1 % микробиома хотя бы в одном варианте

Bacterial types of small solonetz when grassing and on virgin land with a share above 0.1 % of the microbiome in at least one variant

В микробиоме 5 филумов из 6 наиболее значимых доминантов залуженных участков (т. е. 83.4 %) имели процентное содержание, статистически отличающееся от целины (табл. 2). Филум *unc_Bacteria* был стабильно одинаков как в целине, так и в каждом варианте залужения.

Находящиеся на 8–10-м месте филы *Bacteroidetes*, *Chloroflexi* и *Candidatus Saccharibacteria* были менее представительными, чем рассмотренные в табл. 2. В микробиомах они составляли 1.5–4.4 %, но каждый из них тоже имел сравнимые доли в целинной и фитомелиорированной почве.

Таблица 2. Процентное представительство доминирующих филумов бактерий в целинном и трансформированном травами солонце мелком

Доминирующий филум	Вариант		
	Целина	Залужение после севооборота с донником	Залужение после севооборота с кострцом
<i>Acidobacteria</i>	25.1 b	34.1 ac	36.9 b
<i>Proteobacteria</i>	13.4 a	19.2 d	19.2 bd
<i>Actinobacteria</i>	30.3 a	11.7 b	12.4 b
<i>unc_Bacteria</i>	10.5 b	9.3 b	11.3 a
<i>Verrucomicrobia</i>	7.2 a	14.7 b	9.8 d
<i>Gemmatimonadetes</i>	5.8 a	3.1 c	2.5 c

Примечание. Разными буквами обозначены средние значения вариантов, существенно различающиеся между собой при $p < 0.05$.

Анализ состава и долевой численности более мелких таксонов, входящих в филумы, позволил выявить характер изменений в солонце, которые произошли под сеяными травами. Установлено, что в трансформированной почве значительно увеличилось число геномных последовательностей из групп Gr 6 и Gr 4 самого многочисленного филума *Acidobacteria*. В варианте «залужение после севооборота с донником» они суммарно стали представлять 22.8 %, в варианте с залужением после севооборота с кострцом – 29.5 %. В почве же целины этих ацидобактерий было гораздо меньше: в 1.9 и 2.4 раза соответственно.

Исследователи домена бактерий нередко связывают численность ацидобактерий

групп Gr 6 и Gr 4 с pH почвенного раствора (Jones et al., 2009; Lin et al., 2019). Доля этих ацидобактерий выше в почвах с низким значением кислотности (pH). Поэтому можно считать, что фитомелиоративный эффект травосеяния на солонце мелком проявился в снижении щелочности почвы. Стоит отметить, что в залуженном солонце произошло и рассоление верхнего горизонта почвы (табл. 3). За 13 лет залужения и 20 лет возделывания фитомелиоративных севооборотов количество солей по показаниям удельной электропроводности (УЭП) в нем снизилось: в 6.8 раза в варианте «залужение после севооборота с донником» и в 7.1 раза в варианте «залужение после севооборота с кострцом».

Таблица 3. Показатели биологической активности и засоленности солонца мелкого при длительном постсевооборотном залужении (среднее за 2016, 2018–2020 гг.)

Показатель	Вариант					
	Целина		Залужение после севооборота с донником		Залужение после севооборота с кострцом	
	среднее	медиана	среднее	медиана	среднее	медиана
Коэффициент минерализации	8.2	9.05	11.5*	5.7	12.8*	5.6
Коэффициент олиготрофности	7.4	3.7	1.1*	1.1	1.7*	1.9
Удельная электропроводность почвенного раствора, мкСм/см (ср. за 2016, 2018, 2020 гг.)	1063		159*		150*	

Примечание. * – $p < 0.05$ по сравнению с целиной.

Многолетняя фитомелиорация изменила водно-воздушный режим изученных почв. Индикатором этого факта стала численность бактериального типа *Gemmatimonadetes*. В литературе отмечено, что представитель-

ство их в микробном сообществе всегда выше в условиях недостатка влаги (DeBruyn et al., 2011). В трансформированном фитомелиорантами солонце гемматимонадет стало меньше: в почве с залужением после

севооборота с донником в 1.9 раза, под севооборотом с кострцом в 2.3 раза. Поэтому можно считать, что на фоне длительной фитомелиорации произошло изменение гидротермических свойств почв, которые оказали влияние на их биотическую компоненту.

Многолетнее возделывание трав в севообороте и последующее залужение сопровождалось дополнительным поступлением в почву растительной массы, и это повысило содержание в почве углерода и азота. В итоге в трансформированном солонце возросла численность филума протеобактерий, в особенности классов *Betaproteobacteria* (в 1.6–2 раза по сравнению с целиной), *Gammaaproteobacteria* (в 1.9–2.1 раза), *Deltaproteobacteria* (в 2.9–3.2 раза по сравнению с целиной). Это копиотрофные микроорганизмы, обладающие высокой метаболической активностью. Функционально они всегда связаны с улучшением почвенного плодородия (Krishna et al., 2020).

Об улучшении почвенного плодородия в трансформированной почве свидетельствует и уменьшение процентного содержания олиготрофов среди первых шести доминирующих филумов. Их представительство в микробном сообществе солонца снизилось на залуженном участке до 48.9 и 51.8 % против 61.2 % в целине. Олиготрофные актинобактерии, ацидобактерии и гемматимонады (Bhattacharyya et al., 2021) вытеснились в почве представителями *Proteobacteria*, которые предпочитают богатую питанием среду обитания.

Преобладание в микробном сообществе целины олиготрофной флоры отмечено нами также с помощью методов классической микробиологии в 2016, 2018–2020

гг. Рассчитанный на основании этих данных коэффициент олиготрофности целинного солонца в среднем оказался выше трансформированной травами почвы в 4.4–6.7 раза (см. табл. 3). При этом в залуженной почве в 1.4–1.6 раза увеличился коэффициент минерализации, что говорит о повышенном содержании азота под сеянными травами. Все вышеперечисленное свидетельствует о функциональных изменениях в сообществе микроорганизмов под действием фитомелиорации.

Заключение

Длительное возделывание кормовых севооборотов и последующее их залужение стало главным экологическим фактором в преобразовании микробного сообщества целинного солонца мелкого и его свойств. Агробиологическое воздействие и травосеяние кострца с люцерной привели к рассолению верхнего горизонта засоленной почвы и формированию специфичного почвенного метагенома. Он отличается увеличением доли копиотрофов в доминирующих филах домена бактерий и падением представительства олиготрофов, что косвенно свидетельствует о возрастании в фитомелиорируемом солонце содержания углерода и азота. На основании данных о таксономической структуре микробиома выявили положительные изменения водно-воздушного режима трансформированного травами солонца и снижение его щелочности. Выявленные микробиологические особенности залуженного солонца мелкого способствуют новым знаниям о том, насколько долго сохраняются постсевооборотные изменения под травами при отсутствии механической обработки почвы.

Библиография

- Вагина Т. А. Луга Барабы. Новосибирск, 1962. Ч. 1. 198 с.
- Елизаров Н. В., Ломова Т. Г., Устинов М. Т., Попов В. В. Действие агробиологической мелиорации на солевой профиль солонцов Восточной Барабы // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. 2019. № 1. С. 18–25. DOI: 10.26898/0370-8799-2018-6-2.
- Константинов М. Д., Кучеренко А. М. Сроки и способы залужения солонцов Барабы // Кормопроизводство. 2000. № 4. С. 13–15.
- Коробова Л. Н. Влияние фитомелиоративных севооборотов на микрофлору мелкого и среднего солонца Барабы // Материалы научно-производственной конференции с международным участием. Тюмень: Гос. аграрный ун-т Северного Зауралья, 2018. С. 425–431.
- Ломова Т. Г., Коробова Л. Н. Фитомелиоративное окультурирование солонцов Барабы и его влияние на биологическую активность почвы // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2015. № 1. С. 12–18.
- Муха В. Д. О показателях, отражающих интенсивность и направленность почвенных процессов // Сборник трудов Харьковского сельскохозяйственного института. 1980. Т. 273. С. 13–16.
- Риксен В. С., Коробова Л. Н. Биоразнообразие бактерий солонца мелкого через 30 лет фитомелиорации донником // Актуальные вопросы агропромышленного комплекса России и за ру-

- бежом: Материалы всерос. (нац.) науч.-практ. конф. с междунар. участием. Молодёжный: Иркутский ГАУ им. А. А. Ежовского, 2021а. С. 129–134.
- Риксен В. С., Коробова Л. Н., Ломова Т. Г. Изменение микробиома мелкого солонца под действием длительного возделывания донника // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки. 2021б. № 10. С. 54–58. DOI: 10.37882/2223-2966.2021.10.20.
- Семендяева Н. В. Свойства солонцов Западной Сибири и теоретические основы химической мелиорации / Под ред. А. Н. Власенко. Новосибирск: ГУП РПО СО РАСХН, 2002. 157 с.
- Суюндуков Я. Т., Хасанова Р. Ф., Суюндукова М. Б. Фитомелиоративная эффективность многолетних трав на черноземах Зауралья / Под ред. чл.-корр. АН РБ, проф. Ф. Х. Хазиева. Уфа: Гилем, 2007. 132 с.
- Berg G., Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere // FEMS Microbiol. Ecol. 2009. Vol. 68. P. 1–13. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2009.00654.x.
- Bhattacharyya A., Pablo C. H. D., Mavrodi O. V., Weller D. M., Thomashow L. S., Mavrodi D. V. Rhizosphere plant-microbe interactions under water stress / Eds.: G. M. Gadd, S. Sariaslani // Advances in Applied Microbiology. 2021. Vol. 115. P. 65–113. DOI: 10.1016/bs.aambs.2021.03.001.
- Bulgarelli D., Garrido-Oter R., Munch P. C., Weiman A., Dröge J., Pan Y., McHardy A. C., Schulze-Lefert P. Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley // Cell Host Microbe. 2015. Vol. 17. P. 392–403. DOI: 10.1016/j.chom.2015.01.011.
- Coleman-Derr D., Desgarennes D., Fonseca-Garcia C., Gross S., Clingenpeel S., Woyke T., North G., Visel A., Partida-Martinez L. P., Tringe S. G. Plant compartment and biogeography affect microbiome composition in cultivated and native Agave species // New Phytol. 2016. Vol. 209. P. 798–811. DOI: 10.1111/nph.13697.
- De Bruyn J., Nixon L., Fawaz M., Johnson M., Radosevich M. Global Biogeography and Quantitative Season Dynamics of Gemmatimonadetes in Soil // Appl Environ. Microbiol. 2011. Vol. 77 (17). P. 6295–6300. DOI: 10.1128/AEM.05005-11.
- Edgar R. C. SINTAX, a Simple Non-Bayesian Taxonomy Classifier for 16S and ITS Sequences // bioRxiv preprint. 2016. Vol. 9. P. 074161. DOI: 10.1101/074161.
- Fierer N., Leff J. W., Adams B. J., Nielsen U. N., Bates S. T., Lauber C. L., Owense S., Gilberte J. A., Wall D. H., Caporaso J. G. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109 (52). P. 21390–21395. DOI: 10.1073/pnas.1215210110.
- Gao W., Xu J., Zhao J., Zhang H., Ni Y., Zhao B., Jia Z. Prokaryotic community assembly after 40 years of soda solonch restoration by natural grassland and reclaimed farmland // European Journal of Soil Biology. 2020. Vol. 100. P. 103213.
- Girvan M. S., Bullimore J., Pretty J. N., Osborn A. M., Ball A. S. Soil type is the primary determinant of the composition of the total and active bacterial communities in arable soils // Appl. Environ. Microbiol. 2003. Vol. 69. P. 1800–1809. DOI: 10.1111/1462-2920.12452.
- Gottel N. R., Castro H. F., Kerley M., Yang Z., Pelletier D. A., Podar M., Karpinets T., Uberbacher E., Tuskan G. A., Vilgalys R., Doktycz M. J., Schadt C. W. Distinct microbial communities within the endosphere and rhizosphere of Populus deltoides roots across contrasting soil types // Appl. Environ. Microbiol. 2011. Vol. 77. P. 5934–5944. DOI: 10.1128/AEM.05255-11.
- Handelsman J. Metagenomics: application of genomics to uncultured microorganisms // Microbiology and molecular biology reviews. 2004. Vol. 68 (4). P. 669–685. DOI: 10.1128/MMBR.68.4.669-685.2004.
- Jones R. T., Robeson M. S., Lauber C. L., Hamady M., Knight R., Fierer N. A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses // ISME J. 2009. Vol. 3 (4). P. 442–453. DOI: 10.1038/ismej.2008.127.
- Knief C., Delmotte N., Chaffron S., Stark M., Innerebner G., Wassmann R., von Mering C., Vorholt J. A. Metaproteomic analysis of microbial communities in the phyllosphere and rhizosphere of rice // ISME J. 2012. Vol. 6. P. 1378–1390. DOI: 10.1038/ismej.2011.192.
- Krishna M., Gupta S., Delgado-Baquerizo M., Morriën E., Garkoti S. C. et al. Successional trajectory of bacterial communities in soil are shaped by plant-driven changes during secondary succession // Scientific reports. 2020. Vol. 10. P. 1–10. DOI: 10.1038/s41598-020-66638-x.
- Lin Y. T., Lin Y. F., Tsai I. J. Structure and Diversity of Soil Bacterial Communities in Offshore Islands // Scientific reports. 2019. Vol. 9 (1). P. 4689. DOI: 10.1038/s41598-019-41170-9.
- Makhalanyane T. P., Valverde A., Gunnigle E., Frossard A., Ramond J.-B., Cowan D. A. Microbial ecology of hot desert edaphic systems // FEMS Microbiol Rev. 2015. Vol. 39 (2). P. 203–221. DOI: 10.1093/femsre/fuu011.
- World reference base for soil resources 2006. IUSS Working Group. World Soil Resources Reports. No 103. Rome, 2006. 145 p.
- Mendes L. W., Kuramae E. E., Navarrete A. A., van Veen J. A., Tsai S. M. Taxonomical and functional microbial

community selection in soybean rhizosphere // ISME J. 2014. Vol. 8. P. 1577–1587. DOI: 10.1038/ismej.2014.17.

Semendyaeva N. V., Korobova L. N., Elizarov N. V. Changes in the Properties and Biological Activity of Crusty Solonetztes in the Baraba Lowland under the Long-Term Impact of Gypsum // Eurasian Soil Science. 2014. Vol. 11. P. 1116–1122. DOI: 10.1134/S1064229314110118.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90096.

GRASSING AS AN ECOLOGICAL FACTOR OF TRANSFORMATION OF THE SOLONETZ AND ITS MICROFLORA

KOROBOVA
Larisa Nikolaevna

*D.Sc., Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education
Novosibirsk State Agrarian University, lnkorobova@mail.ru*

RIKSEN
Vera Sergeevna

*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education
Novosibirsk State Agrarian University, Riclog@mail.ru*

Keywords:
small solonetz
phytomelioration
grassing
soil microorganisms
16S rRNA

Summary: One of the global environmental problems is soil salinization, including secondary one, covering about 950 million hectares in terrestrial ecosystems. In Western Siberia, about 40 % of the territory is represented by solonetzic soils and their full use is associated with gypsuming (which is expensive) or long-term reclamation with grasses. Herbs-phytomeliorants are not only many times more productive than natural meadows, but also have a desalinating effect. To increase the yield of fodder crops on solonetzic lands, specialists of the Siberian Research Institute of Feed in the 80s of the last century developed phytomeliorative crop rotations. The article examines the effect of grassing of forage crop rotations with a mixture of brome (*Bromus inermis* Leyss.) and alfalfa (*Medicago varia* Mart.) for thirteen years on the microflora of meadow (hydromorphic) solonetz (Gleyic Solonetz Albic.). Grassing after forage crop rotation led to an improvement in the water-air regime of solonetzic soils, as well as to a significant desalinization of the upper soil horizon and a decrease in its alkalinity. Long-term cultivation of fodder crop rotations and subsequent grassing formed a specific soil microbiocenosis, characterized by a taxonomic diversity of microorganisms and a greater proportion of copiotrophs in the dominant phyla, which indirectly indicates an increase in the carbon content and nitrogen available to plants in the phytomeliorated solonetz.

Received on: 17 February 2021

Published on: 22 June 2022

References

- Berg G., Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere, *FEMS Microbiol. Ecol.* 2009. Vol. 68. P. 1–13. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2009.00654.x.
- Bhattacharyya A., Pablo C. H. D., Mavrodi O. V., Weller D. M., Thomashow L. S., Mavrodi D. V. Rhizosphere plant-microbe interactions under water stress, Eds.: G. M. Gadd, S. Sariaslani, *Advances in Applied Microbiology*. 2021. Vol. 115. P. 65–113. DOI: 10.1016/bs.aambs.2021.03.001.
- Bulgarelli D., Garrido-Oter R., Munch P. C., Weiman A., Dröge J., Pan Y., McHardy A. C., Schulze-Lefert P. Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley, *Cell Host Microbe*. 2015. Vol. 17. P. 392–403. DOI: 10.1016/j.chom.2015.01.011.
- Coleman-Derr D., Desgarennes D., Fonseca-Garcia C., Gross S., Clingenpeel S., Woyke T., North G., Visel A., Partida-Martinez L. P., Tringe S. G. Plant compartment and biogeography affect microbiome composition in cultivated and native *Agave* species, *New Phytol.* 2016. Vol. 209. P. 798–811. DOI: 10.1111/nph.13697.
- De Bruyn J., Nixon L., Fawaz M., Johnson M., Radosevich M. Global Biogeography and Quantitative Season Dynamics of Gemmatimonadetes in Soil, *Appl Environ. Microbiol.* 2011. Vol. 77 (17). P. 6295–6300. DOI: 10.1128/AEM.05005-11.
- Edgar R. C. SINTAX, a Simple Non-Bayesian Taxonomy Classifier for 16S and ITS Sequences, *bioRxiv preprint*. 2016. Vol. 9. P. 074161. DOI: 10.1101/074161.
- Elizarov N. V., Lomova T. G., Ustinov M. T., Popov V. V. Effect of agrobiological melioration on the salt profile of solonetz of Eastern Baraba, *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2019. No. 1. P. 18–25. DOI: 10.26898/0370-8799-2018-6-2.
- Fierer N., Leff J. W., Adams B. J., Nielsen U. N., Bates S. T., Lauber C. L., Owens S., Gilbert J. A., Wall D. H., Caporaso J. G. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes, *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. Vol. 109 (52). P. 21390–21395. DOI: 10.1073/pnas.1215210110.
- Gao W., Xu J., Zhao J., Zhang H., Ni Y., Zhao B., Jia Z. Prokaryotic community assembly after 40 years of

- soda solonetz restoration by natural grassland and reclaimed farmland, *European Journal of Soil Biology*. 2020. Vol. 100. R. 103213.
- Girvan M. S., Bullimore J., Pretty J. N., Osborn A. M., Ball A. S. Soil type is the primary determinant of the composition of the total and active bacterial communities in arable soils, *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. Vol. 69. P. 1800–1809. DOI: 10.1111/1462-2920.12452.
- Gottel N. R., Castro H. F., Kerley M., Yang Z., Pelletier D. A., Podar M., Karpinets T., Uberbacher E., Tuskan G. A., Vilgalys R., Doktycz M. J., Schadt C. W. Distinct microbial communities within the endosphere and rhizosphere of *Populus deltoides* roots across contrasting soil types, *Appl. Environ. Microbiol.* 2011. Vol. 77. P. 5934–5944. DOI: 10.1128/AEM.05255-11.
- Handelsman J. Metagenomics: application of genomics to uncultured microorganisms, *Microbiology and molecular biology reviews*. 2004. Vol. 68 (4). P. 669–685. DOI: 10.1128/MMBR.68.4.669-685.2004.
- Jones R. T., Robeson M. S., Lauber C. L., Hamady M., Knight R., Fierer N. A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses, *ISME J.* 2009. Vol. 3 (4). P. 442–453. DOI: 10.1038/ismej.2008.127.
- Knief C., Delmotte N., Chaffron S., Stark M., Innerebner G., Wassmann R., von Mering C., Vorholt J. A. Metaproteogenomic analysis of microbial communities in the phyllosphere and rhizosphere of rice, *ISME J.* 2012. Vol. 6. P. 1378–1390. DOI: 10.1038/ismej.2011.192.
- Konstantinov M. D., Kucherenko A. M. Timing and methods of grassing of Baraba solonetz, *Kormoproizvodstvo*. 2000. No. 4. P. 13–15.
- Korobova L. N. Influence of phytomeliorative crop rotations on the microflora of small and medium solonetz of Baraba, *Materialy nauchno-proizvodstvennoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem*. Tyumen': Gop. agrarnyy un-t Severnogo Zaural'ya, 2018. P. 425–431.
- Krishna M., Gupta S., Delgado-Baquerizo M., Morriën E., Garkoti S. C. et al. Successional trajectory of bacterial communities in soil are shaped by plant-driven changes during secondary succession, *Scientific reports*. 2020. Vol. 10. R. 1–10. DOI: 10.1038/s41598-020-66638-x.
- Lin Y. T., Lin Y. F., Tsai I. J. Structure and Diversity of Soil Bacterial Communities in Offshore Islands, *Scientific reports*. 2019. Vol. 9 (1). P. 4689. DOI: 10.1038/s41598-019-41170-9.
- Lomova T. G., Korobova L. N. Phytomeliorative cultivation of solonetz of Baraba and its influence on the biological activity of the soil, *Sibirskiy vestnik sel'skohozyaystvennoy nauki*. 2015. No. 1. P. 12–18.
- Makhalanyane T. P., Valverde A., Gunnigle E., Frossard A., Ramond J. B., Cowan D. A. Microbial ecology of hot desert edaphic systems, *FEMS Microbiol Rev.* 2015. Vol. 39 (2). P. 203–221. DOI: 10.1093/femsre/fuu011.
- Mendes L. W., Kuramae E. E., Navarrete A. A., van Veen J. A., Tsai S. M. Taxonomical and functional microbial community selection in soybean rhizosphere, *ISME J.* 2014. Vol. 8. P. 1577–1587. DOI: 10.1038/ismej.2014.17.
- Muha V. D. On indicators reflecting the intensity and direction of soil processes, *Sbornik trudov Har'kovskogo sel'skohozyaystvennogo instituta*. 1980. T. 273. P. 13–16.
- Riksen V. S., Korobova L. N., Lomova T. G. Changes in the microbiome of small solonetz under the influence of long-term cultivation of sweet clover, *Sovremennaya nauka: aktual'nye problemy teorii i praktiki*. Seriya: Estestvennye i tehnicheckie nauki. 2021b. No. 10. P. 54–58. DOI: 10.37882/2223-2966.2021.10.20.
- Riksen V. S., Korobova L. N. Biodiversity of bacteria of the small solonetz after 30 years of phytomelioration with sweet clover, *Aktual'nye voprosy agropromyshlennogo kompleksa Rossii i za rubezhom: Materialy vserep. (nac.) nauch, prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem*. Molodezhnyy: Irkutskiy GAU im. A. A. Ezhevskogo, 2021a. P. 129–134.
- Semendyaeva N. V. Properties of solonetz of Western Siberia and the theoretical foundations of chemical reclamation, *Pod red. A. N. Vlasenko*. Novosibirsk: GUP RPO SO RASHN, 2002. 157 p.
- Semendyaeva N. V., Korobova L. N., Elizarov N. V. Changes in the Properties and Biological Activity of Crusty Solonetz in the Baraba Lowland under the Long-Term Impact of Gypsum, *Eurasian Soil Science*. 2014. Vol. 11. P. 1116–1122. DOI: 10.1134/S1064229314110118.
- Suyundukov Ya. T., Hasanova R. F., Suyundukova M. B. Phytomeliorative effectiveness of perennial grasses on the chernozems of the Trans-Urals, *Pod red. chl, korr. AN RB, prof. F. H. Hazieva*. Ufa: Gilem, 2007. 132 p.
- Vagina T. A. Meadows of Baraba. Novosibirsk, 1962. Ch. 1. 198 p.
- World reference base for soil resources 2006. IUSS Working Group. World Soil Resources Reports. No 103. Rome, 2006. 145 p.



УДК 5.57.574

МЕХАНИЗМЫ ВЫЖИВАНИЯ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ЗАСУХУ НА ТЕХНО- ГЕННО ЗАГРЯЗНЕННОЙ ТЕРРИТОРИИ

КУЗНЕЦОВА
Нина Федоровна

к. б. н., Всероссийский научно-исследовательский институт лесной
генетики, селекции и биотехнологии, nfsenyuk@mail.ru

КЛУШЕВСКАЯ
Елена Сергеевна

Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики,
селекции и биотехнологии, ekogenlab@gmail.com

Ключевые слова:
сосна обыкновенная
норма реакции
семенная
продуктивность
физиологические
показатели
техногенный стресс
засуха

Аннотация: Целью исследования является изучение нормы реакции морфологических и физиолого-биохимических признаков сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в оптимальные годы и механизмы выживания природных и урбанизированных экосистем в умеренную и сильную засуху *ex situ* и *ex vivo*. Объекты исследования – лесные культуры сосны обыкновенной вблизи заповедника (Воронежская область, контроль) и лесная полоса вдоль автомагистрали «Дон» (г. Воронеж, опытный объект). В результате работы проведено изучение нормы реакции признаков семенной продуктивности (полнозернистость, число семян на шишку), водного режима (дефицит влаги, общее количество влаги, содержание коллоидно-связанной воды) и содержания пролина в условиях полевого и лабораторного эксперимента *ex situ* и *ex vivo* по шкале «оптимальные годы – умеренная – сильная засуха». Установлены существенные отличия между популяциями по реакции на засуху разной напряженности. Показано, что умеренный гидротермический стресс расширяет норму реакции анализируемых признаков контрольной популяции: максимальный диапазон изменчивости наблюдается в умеренную засуху; минимальный – в оптимальные годы и сильную засуху *ex situ* и *ex vivo*. Единый алгоритм изменчивости генеративной и вегетативной сферы деревьев указывает на то, что контрольная популяция находится в состоянии равновесия, имеет в умеренную засуху широкий выбор возможностей для адаптации. Опытный объект развивается в режиме слабо неравновесной системы: максимальная изменчивость признаков наблюдается в оптимальные годы и сильную засуху, а низкая, наоборот, при умеренном стрессе. Обсуждаются механизмы выживания сосны в засуху на техногенно загрязненной территории. Согласно полученным данным, вегетативная и генеративная сфера деревьев опытной популяции по-разному реагирует на усиление гидротермической нагрузки: адаптационные механизмы вегетативной сферы направлены на поддержание гомеостаза, а более стабильная внутренняя среда предохраняет генетический материал формирующихся семян от разрушения.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 01 июня 2021 года

Подписана к печати: 05 июля 2022 года

Введение

Глобальное изменение климата и техногенное загрязнение входят в число основных факторов снижения продуктивности, устой-

чивости и гибели лесов (Grey, Deneke, 1986; Allen et al., 2010; Gauthier et al., 2015; Schou et al., 2015; Brandt et al., 2016; Kuznetsova et al., 2019 и др.). Среднерусская лесостепь до XX в. характеризовалась благоприятны-

ми природно-климатическими условиями и довольно однородным лесным покровом, которые поддерживались климатом и лесами. Снижение лесистости и глобальное изменение климата существенно затронули лесостепные экосистемы. Повысилась вероятность их перехода в более низкое жизненное состояние и гибели (Richardson et al., 2007; Reyer et al., 2015; Johnstone et al., 2016). Развитие лесостепной биоклиматической системы ускорилось в направлении остепнения. Снизилась устойчивость лесов, конкурентоспособность со степной растительностью, зафиксирована дестабилизация сосновых лесов (Kuznetsova et al., 2019).

Развитие сложных систем, к числу которых относятся лесные экосистемы, находится под контролем мощных регуляторных и адаптивных механизмов (Bak, 1996). Считается, что морфологическим изменениям предшествуют биохимические и физиологические перестройки, вызванные воздействием антропогенных и климатических факторов (Yordanov et al., 2000; Popes et al., 2018). Показано, что в местах техногенного загрязнения у сосны смещается соотношение белкового и небелкового азота в пользу последнего (Mikhailova, 2000), изменяется метаболический статус насаждений (Придача и др., 2011). В засуху, когда экологические проблемы наиболее обострены, изменения водного статуса и метаболических процессов способствуют адаптации и выживанию вида (Чиркова, 2002). Однако данные о уровне изменчивости нормы реакции и особенностей взаимодействия вегетативной и генеративной сферы в зависимости от места произрастания популяций сосны и напряженности засухи отсутствуют.

Цель исследования – изучить изменчивость морфологических и физиолого-биохимических признаков и механизмов выживания деревьев природных и урбанизированных экосистем сосны обыкновенной во время умеренной и сильной засухи *ex situ* и *ex vivo*. Данное сообщение является продолжением предыдущей работы (Кузнецова, Клушевская, 2020). Новым является моделирование в лабораторном эксперименте условий умеренной и сильной «засухи», описание преобразований адаптивной нормы реакции сосны в зависимости от напряженности засухи и жизненного состояния насаждения.

Материалы

Объектами исследования служили два

55–57-летних насаждения сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) Воронежской области. Контролем служил Ступинский тест-объект (Рамонский район, лесные культуры, 30 деревьев) – типичное по вегетативной и семенной продуктивности насаждение, произрастающее рядом с Воронежским биосферным заповедником. Лесные культуры произрастают на территории, которая относится к числу эталонных земель с ненарушенным почвенным покровом (ТУМ А₂, сосняк травяной). Опытный объект «Московский проспект» – лесная защитная полоса в черте г. Воронежа и вдоль крупной автомагистрали М4 «Дон». Коэффициент эмиссионной нагрузки в районе исследований десятикратно ($K = 268$) превышает средний уровень Воронежской области (Кураоп и др., 2010). С 1987 г. в ЦЧР произошло 8 весенне-летних засух разной напряженности: 2001, 2014, 2019 гг. – слабые, 1995 г. – умеренная, 1991, 2007, 2012 гг. – сильные, 2010 г. – экологической катастрофы (Кузнецова, 2019). Их характеристика приведена в предыдущей работе (Кузнецова, 2019).

Методы

Мониторинг систем семенного размножения ступинской популяции проводили в условиях полевого эксперимента. Урожайность сосны оценивали по двум признакам семенной продуктивности: полнотернистость семян (%) и число семян на шишку (шт.) в оптимальные годы (2008, 2013, 2019 гг.), умеренную 1995 г. и сильную засуху 2007 г. Полнотернистость вычисляли как соотношение числа полных семян к общему их числу (полные + пустые).

Для физиолого-биохимических исследований в мае 2013 г. отобраны побеги 2-го года жизни и проведен анализ хвои 20 деревьев в эксперименте: 1) свежесобранные пробы; 2) умеренный стресс «засуха» (10 суток при +23 °C); 3) сильный гидротермический стресс «засуха + температура» (7 суток при 45 °C) (Клушевская, Кузнецова, 2016). Все растения лабораторного эксперимента являлись частью выборки 30 модельных деревьев опытного и контрольного объектов. Погодные условия на момент сбора образцов соответствовали региональной норме. Для имитации засухи в лабораторных условиях использовали 0.6 М раствор маннита, который растения не метаболизируют (Деменко и др., 2010). Исследования водного режима (дефицит влаги, общее количество влаги, количество коллоидно-связанной

воды) проводили по методике Х. Н. Починка (1976). Содержание свободного пролина определяли методом Bates et al. (1973) в воздушно-сухих пробах. Для статистической обработки данных использовали программу Statistica 6. Сравнение выборок по физиолого-биохимическим показателям хвои проводились с использованием непараметрического X-критерия Ван-дер-Вардена.

Результаты

Ступинский тест-объект

Генеративная сфера сосны обыкновенной очень чувствительна к состоянию среды обитания, часто используется как биоиндикатор мест экологического неблагополучия (Лесные экосистемы..., 1990; Miciceta, Murin, 1998; Alaquori et al., 2020). В предыдущей работе показано, что ступинская популяция сосны представляет равновесную систему (Кузнецова, Клушевская, 2020). В ходе мониторинга систем семенного размножения 8 засушливых лет определено, что признаки семенной продуктивности имеют разную природу, внутривидовую структуру и чувствительность к засухе (Кузнецова, 2019). Данные показателей биопроductивности шишек в засушливые 1995 и 2007 гг. по сравнению с региональной нормой приведены

в таблице. Установлено, что порог чувствительности признака полнозернистости – слабая засуха. В оптимальные годы распределение деревьев по классам продуктивности представляет асимметричную кривую с модой в области 80 %. В умеренную засуху 1995 г. уровень полнозернистости снизился вдвое (с 81.2 до 44.3 %), коэффициент корреляции (CV) повысился в 5 раз. Различия с оптимальным годом статистически достоверны ($p < 0.01$). Произошла внутривидовая дифференциация деревьев на устойчивые, средние и чувствительные к засухе формы. В сильную засуху 2007 г. наблюдалось почти 3-кратное (32.1 %) снижение урожайности сосны. Достоверность различий между годами достигла более высокого уровня значимости ($p < 0.001$). Распределение деревьев стало асимметричным по отношению к оптимальным годам. Число семян на шишку, как более устойчивый признак, отреагировало только на сильную засуху (см. таблицу). В умеренную засуху его величина оставалась на уровне оптимальных лет – 21.2 шт. В сильную засуху наблюдалось существенное ($p < 0.05$) снижение количества семян в шишках (с 24.1 до 15.2 шт.), варибельность признака повысилась с 27.1 до 60.8 %.

Показатели биопроductивности шишек сосны обыкновенной Ступинского тест-объекта и Московского проспекта в оптимальном 2020 г., умеренную 1995 г. и сильную засуху 2007 г.

Категория года	Полнозернистость семян, %	CV, %	Число семян на шишку, шт.	CV, %
Ступинский тест-объект				
Среднее за оптимальные годы	81.2 ± 1.0	9.2	24.1 ± 1.2	27.1
1995 г., умеренная засуха	44.3 ± 3.4**	46	21.2 ± 1.4	36.5
2007 г., сильная засуха	32.1 ± 3.5***	67.7	15.2 ± 1.5*	60.8
Московский проспект				
2020 г., оптимальный год	69.1 ± 3.0	19.6	16.4 ± 1.4	45.8
1995 г., умеренная засуха	67.1 ± 3.6	27.9	16.0 ± 1.3	43
2007 г., сильная засуха	58.4 ± 4.4*	36.8	14.9 ± 1.4	45.8

* Примечание. Различия между годами достоверны при * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

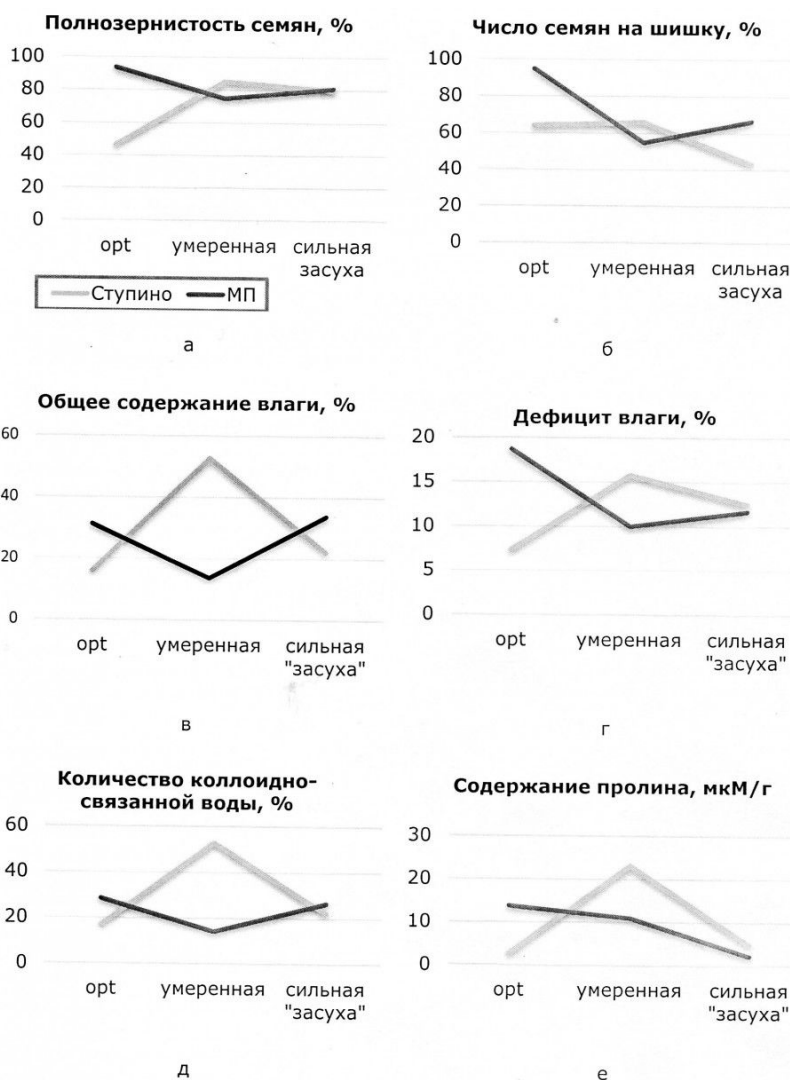
Моделирование умеренной и сильной «засухи» в лабораторном эксперименте *ex vivo* продиктовано тем, что за 34 года мониторинга в регионе произошла всего одна умеренная засуха (1995 г.). Анализируемые признаки по-разному отреагировали на смену гидротермического режима (Клушевская, Кузнецова, 2016). Так, средний показатель содержания влаги в образцах хвои оптимального года составляет 55.3 %. Индуцированный стресс снизил его уровень почти вдвое. Величина дефицита влаги при умеренном

стрессе повысилась в два раза (с 8.6 до 15.3 %) и стала еще выше – 24.7 % при сильном гидротермическом. Умеренный стресс вызвал 3-кратное повышение содержания коллоидно-связанной воды (с 19.1 до 56.6 %), а при сильном ее количество увеличилось в 1.5 раза. Коэффициенты вариации признака варьировали в очень узких пределах 27.2, 23.3, 27.9 % (оптимальный год, умеренная, сильная засуха соответственно). Различия с контролем в данных вариантах эксперимента статистически достоверны ($p < 0.05$).

Аналогичный отклик имел место по содержанию пролина. При умеренном стрессе его количество повысилось в 4–6 раз, при сильном – только в 1.4 раза. Из-за сильной изменчивости признака (55.9 %) различия в варианте сильная «засуха» недостоверны.

При сравнении пределов размаха нормы реакции признаков ступинской популяции по шкале «норма – умеренная – сильная засуха», несмотря на различия их природы и специфику условий *ex vivo* и *ex situ*, выявлен однотипный отклик на стрессовую нагрузку (рисунок). Установлено, что размах варьирования показателей полнотелности представляет следующий ряд: 46.5–85.0–70.9 %, минимальный уровень – оптимальные годы, максимальный – умеренная засуха (см. рисунок, а). Анализ амплитуды второго признака

показал, что значения по числу семян у деревьев колеблются в относительно небольших пределах: 64.0, 65.8, 4.0 % (см. рисунок, б). При этом максимальная изменчивость наблюдается в оптимальные годы, минимальная – в сильную засуху (см. рисунок, б). Показатели содержания влаги обнаруживают аналогичную, как и по полнотелности, последовательность: 16.0–52.8–22.2 % (см. рисунок, в). Контроль (свежесобранная хвоя) характеризуется минимальным уровнем изменчивости, достигая максимума при умеренном стрессе. Другие показатели имеют тот же алгоритм (см. рисунок, г, д, е): дефицит влаги 7.3–15.8–12.5 %; содержание коллоидно-связанной воды 16.9–52.8–22.2 %; пролин 2.7–23.1–4.7 мкМ/г.



Амплитуда изменчивости нормы реакции у сосны обыкновенной Ступинского тест-объекта в оптимальные годы, умеренную и сильную засуху по признакам: а – полнотелность семян; б – число семян на шишку; в – общее содержание влаги; г – дефицит влаги; д – количество коллоидно-связанной воды, е – содержание пролина

Amplitude of reaction norm variability in Scots pine of the Stupinsky test-object in optimal years, moderate and strong drought by the traits: а – seed fullness; б – total (full + empty) number of seeds per cone; в – total moisture content; г – moisture deficiency; д – amount of colloid-bound water; е – proline content

Анализ амплитуды изменчивости шести генеративных и вегетативных признаков сосны Ступинского тест-объекта в условиях *ex situ* и *ex vivo* показал, что общей реакцией пяти из них является максимальное расширение нормы реакции при умеренном стрессе и сужение при сильном. Исключение составляет показатель «число семян на шишку» (см. рисунок, б), что обусловлено его биологией: широкая норма реакции в оптимальные годы, низкая чувствительность к гидротермическому стрессу и однонаправленный сдвиг реализованной нормы реакции в засуху.

Объект «Московский проспект»

Модельный объект произрастает на техногенно загрязненной территории и находится в более низком жизненном состоянии – слабо неравновесной системы (Кузнецова, Клушевская, 2020). При изучении стресс-реакции установлено, что его деревья иначе реагируют на смену гидротермического режима в условиях *ex situ* и *ex vivo*. Отклик на засуху сильно сглажен. В засуху 2007 г. модальное значение полнозернистости семян снизилось всего на 15.5 % – с 69.1 % (0.0–93.7 %) до 58.4 % (5.5–86.1 %) (см. таблицу). Число семян уменьшилось на 9.2 % – с 16.4 шт. (0.0–37.4 семян) до 14.9 шт. (4.2–37.1 семян). По признакам семенной продуктивности достоверных различий между оптимальным 2020 г. и засушливым 2007 г. не выявлено. В умеренную засуху 1995 г. оба показателя остались на уровне оптимальных лет. Одной из особенностей техногенной популяции являлась повышенная изменчивость признаков как в оптимальные, так и в засушливые годы. Внутрипопуляционная дифференциация деревьев на контрастные по засухоустойчивости группы отсутствовала.

Анализ содержания влаги в хвое при умеренном и сильном стрессе показал, что изначально высокие значения признака снижаются в 4–5 раз (с 60.5 до 11.2 и 13.82 % соответственно). Уровень коллоидно-связанной воды в варианте умеренного стресса уменьшается более чем вдвое (с 75.3 до 33.3 %) и опускается до 30.4 % после сильного. Дефицит влаги возрастает вдвое, и его величина сопоставима при воздействии двух видов стресса (29.2 и 29.7 %). Повышенное содержание пролина в свежесобранных образцах при умеренном стрессе снижается с 7.4 до 5.1 мкМ/г, что в два раза меньше, чем у деревьев контроля. При сильном стрессе его количество уменьшается до 2.3 мкМ/г.

Исходно достаточно широкая область распределения признака (1.5–15.4) сужается за счет понижения границы верхних значений при сильном стрессе в 3.2 раза (1.1–3.3), при умеренном в 1.5 раза (1.5–12.4). Различия между данными показателями эксперимента достоверны по всем физиолого-биохимическим признакам.

У опытной популяции выявлен противоположный контролю алгоритм изменчивости признаков. Минимальный размах приходится на умеренный погодный стресс: полнозернистость 93.7–74.0–80.6 %; число семян 74.8–54.8–66.4 % (см. рисунок, а, б). Аналогичная реакция наблюдалась по физиолого-биохимическим показателям (см. рисунок, в–е): содержание влаги 31.3–13.8–33.9 %; дефицит влаги 18.7–10.0–11.7 %; коллоидно-связанной воды 28.5–14.2–26.6 % (см. рисунок, в, г, д). Отличия выявлены только по реакции пролина на индуцированную «засуху» – 13.9, 11.0, 2.2 мкМ/г (см. рисунок, е). По-видимому, его образование возможно лишь до определенной стрессовой нагрузки, за пределами которой тождественность биосинтеза силе воздействия нарушается.

Единый для вегетативной и генеративной сферы тип изменчивости морфологических и физиолого-биохимических признаков подтверждает, что ступинская популяция и популяция Московского проспекта находятся в разном жизненном состоянии. По-видимому, повышенный внутренний дисбаланс деревьев опытной популяции, который присущ всем неравновесным системам, в засушливые годы предохраняет генетический материал формирующихся семян от разрушения.

Обсуждение

На классических моделях показано, что во время формирования популяций устанавливается состояние равновесия, которому соответствует наиболее оптимальная структура распределения растений по их микросостояниям (Вах, 1996). В зоне видового оптимума большинство сосновых лесов на экологически благоприятной территории представляют равновесные системы. У ступинской популяции равновесие в оптимальные годы обеспечивает устойчивость и сбалансированное развитие вегетативной и генеративной сфер большинства деревьев.

В засуху стабильность равновесных процессов нарушается: уменьшается годовой прирост, интенсивность семеношения, гомеостаз внутренней среды и т. д. (Чиркова,

2002; Чудинова, Орлова, 2006; Vacchiano et al., 2012; Кузнецова, 2019 и др.). Если погодный стресс не превышает допустимую нагрузку, большинство растений способно перестроиться и подключить защитные механизмы. Поскольку в равновесных системах стресс-реакция может протекать в прямом и обратном направлениях, то на следующий год после засухи они возвращаются к региональной норме.

Общей закономерностью проявления стресса является повышенный уровень изменчивости большинства экологически зависимых количественных признаков, что подтвердилось и в нашем эксперименте *ex situ* и *ex vivo*. Самый большой размах изменчивости ступинской популяции наблюдался в умеренную засуху. По-видимому, сосновые леса в состоянии равновесия имеют максимальный выбор возможностей для адаптации при предельном расширении нормы реакции. Сильная засуха ведет к более глубокой разбалансировке процессов, редукции урожая и нарушению генетического материала семян. Поскольку в равновесных системах стресс-реакция может протекать в прямом и обратном направлении, то на следующий год после засухи урожайность всегда возвращалась к региональной норме ($\approx 80\%$).

Согласно литературным данным, лесные экосистемы достаточно устойчивы к набору основных региональных стрессоров и после их воздействия способны восстанавливать свою структуру и функции (Richardson et al., 2007; Johnstone et al., 2016). Выживание растений в аномальные годы происходит с участием двух механизмов – чуткого реагирования на стресс или автономизации (нечувствительности к нему) (Суходолец, 1998). В засуху создается новая внутривидовая структура, при которой на первое место выходят групповые связи и отношения между генотипами. В равновесных системах направление и сдвиг нормы реакции представляет упорядоченный процесс, который протекает на базе неспецифической и специфической реакции, зависит от категории засухи, природы и чувствительности генотипа к погодному стрессу. Происходит дифференциация на засухоустойчивые, средние и чувствительные формы. Однотипная групповая трансформация наблюдалась нами в разных популяциях сосны (зона видового оптимума, экологически благоприятная территория), что свидетельствует об экологической и генетической обусловленности процесса.

Иная ситуация наблюдается на техногенно загрязненной территории, где биология вида *Pinus sylvestris* и среда его обитания совпадают лишь частично и лесная экосистема представляет слабо неравновесную систему. Прежде чем перейти к рассмотрению особенностей реакции опытного объекта на засуху, отметим, что неравновесные популяции часто встречаются на территории ареала (болота, высокогорья, антропогенно нарушенные территории, северная и южная границы ареала). В засуху сосновые леса испытывают одновременное воздействие нескольких стрессоров. В оптимальные годы отличительной чертой сосны Московского проспекта является широкая норма реакции морфологических и физиолого-биохимических признаков (Кузнецова, Клушевская, 2020). Онтогенез протекает в условиях постоянных энергетических потерь, связанных с детоксикацией внутренней среды и поддержанием устойчивости неравновесных процессов, что, в свою очередь, снижает жизненный статус, устойчивость и продолжительность жизни растений.

По-видимому, в засуху у опытной популяции, в целом слабо неравновесной системы, существуют состояния локального равновесия, обеспечивающие ее выживание в силу специфики неравновесного состояния. Считается, что дополнительный стресс на фоне уже действующего техногенного прессинга ведет к развитию комплекса приспособительных реакций, трансформации физиолого-биохимических и других процессов, обеспечивающих функционирование и выживание растений в крайне неблагоприятных условиях (Безель и др., 1994; Sakugawa, Cape, 2007; Hamaishi, Campbell, 2011; Масленников и др., 2018; Порес et al., 2018). Согласно полученным данным, генеративная сфера техногенной популяции не отреагировала на умеренную засуху, и наблюдался слабый (15.5 %) отклик на сильную. По сравнению со Ступино выявлен противоположный тип изменчивости признаков по шкале «оптимальные годы – умеренная – сильная засуха». По-видимому, исходно широкие индивидуальные нормы реакции, в засуху сужаясь и перекрываясь, стабилизируют состав и свойства внутренней среды, благодаря которым нивелируется отклик растений на погодный стресс, поддерживаются основные функции их жизнеобеспечения. Это дало нам основание предположить, что механизм выживания техногенной популяции в засуху связан со стабилизацией внутренней среды дере-

вьев, что помогает им пережить не только погодный стресс, но и сохранить способность к половой репродукции на уровне, близком к оптимальным годам.

Заключение

Морфологические и физиолого-биохимические показатели объектов из экологически благоприятных (Ступинский тест-объект) и техногенно загрязненных (Московский проспект) мест обитания достоверно отличаются по реакции на засуху в условиях *ex situ* и *in vivo*.

Общей закономерностью реакции вегетативной и генеративной сфер сосны Ступинского тест-объекта является увеличение изменчивости признаков: максимальное расширение реализованной нормы реакции при умеренном гидротермическом стрессе и сужение при сильном. Стресс-реакция представляет упорядоченный процесс, который протекает в рамках равновесного состояния популяционной экосистемы и направлен на адаптацию генотипического состава семян к погодному стрессу.

Выживание сосны Московского проспекта во многом обеспечивается спецификой слабо неравновесного состояния, которое характеризуется пониженной вегетативной и семенной продуктивностью в оптимальные годы, определенной стрессоустойчивостью и набором приспособительных физиолого-биохимических реакций в засуху. Отклик генеративной сферы деревьев на погодный стресс или отсутствует (умеренная засуха), или слабый (сильная засуха). Отличительной особенностью физиолого-биохимических показателей хвои является пониженная изменчивость при умеренном гидротермическом стрессе и близкая к оптимальным годам вариабельность признаков при его усилении. По-видимому, адаптационные механизмы в засуху реализуются в двух направлениях: у вегетативной сферы их действие направлено на поддержание гомеостаза внутренней среды деревьев, а ее стабильность, в свою очередь, предохраняет генетический материал формирующихся семян от полного разрушения.

Библиография

- Безель В. С., Большаков В. Н., Воробейчик Е. Л. Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994. 80 с.
- Деменко В. И., Шестибратов К. А., Лебедев В. Г. Укоренение – ключевой этап размножения растений *in vitro* // Известия ТСХА. 2010. № 1. С. 73–85.
- Клушевская Е. С., Кузнецова Н. Ф. Оценка устойчивости сосны обыкновенной к засухе по физиологическим характеристикам хвои // Лесоведение. 2016. № 3. С. 216–222.
- Кузнецова Н. Ф. Засухи в лесостепной зоне Центрально-Черноземного района и критерии оценки их интенсивности // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2019. Т. 19, вып. 3. С. 142–148. DOI: 10.18500/1819-7663-2019-19-3-142-148.
- Кузнецова Н. Ф., Клушевская Е. С. Смена жизненного состояния как способ выживания *Pinus sylvestris* L. на техногенно загрязненной территории // Принципы экологии. 2020. № 2. С. 40–47. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10322.
- Куролуп С. А., Нестеров Ю. А., Епринцев С. А. Типизация территории Воронежской области по уровню техногенного воздействия на среду обитания // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. 2010. № 1. С. 5–11.
- Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Под ред. А. К. Алексеева. Л.: Наука, 1990. 200 с.
- Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. Киев: Наукова думка, 1976. 334 с.
- Придача Б. В., Сазонова Т. А., Таланова Т. Ю., Ольчев А. В. Морфофизиологическая реакция *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. при техногенном воздействии в условиях северо-запада России // Экология. 2011. № 1. С. 25–33.
- Суходолец В. В. Природа адаптивных эволюционных изменений: приспособленность и экологический потенциал // Генетика. 1998. Т. 34, № 12. С. 1589–1596.
- Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: СПбГУ, 2002. 244 с.
- Чудинова Л. А., Орлова Н. В. Физиология устойчивости растений: Учеб. пособие к спецкурсу. Пермь: Перм. ун-т, 2006. 124 с.
- Alaquori H. A. A., Ozer Genc C., Aricak B., Kuzmina N., Cetin M. The possibility of using Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as biomonitor in the determination of heavy metal accumulation // Applied Ecology and Environmental Research. 2020. № 2 (29). P. 3713–3727. DOI: 10.15666/aeer/1802_37133727.
- Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., et al. A global overview of drought and heat induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // Forest Ecology and Management.

2010. Vol. 259, Iss. 4. P. 660–684. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- Bak P. Complexity and criticality // How nature works: the science of self-organized criticality. New York, 1996. P. 1–32.
- Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39, № 1. P. 205–207. DOI: 10.1007/BF00018060.
- Brandt L., Levis A. D., Fahey R., Scott L., Darling L., Swanston C. A framework for adapting urban forests to climate change // Environment Science and Policy. 2016. Vol. 66. P. 393–402. DOI: 10.1016/j.envsci.2016.06.005.
- Grey G. W., Deneke F. J. Urban Forestry. 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons, 1986. 299 p.
- Johnstone J. F., Allen G. D., Franklin J. F., Frelich L. E., Harvey B. J., Higuera P. E., Mack M. C., Meentemeyer R. K., Metz M. R., Perry G. L. M., Schoennagel T., Turner M. G. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience // Frontiers in Ecology and the Environment. 2016. Vol. 14, Iss. 7. P. 369–378. DOI: 10.1002/fee.1311.
- Kuznetsova N. F., Semenov M. A., Sautkina M. Yu. Pine forests of East European plain: distribution trends, functions and development problems // Pinus: growth, distribution and uses. New York: Nova Science Publ., 2019. P. 1–47.
- Micieta K., Murin G. Three species of genus *Pinus* suitable as bioindicators of polluted environment // Water, Air & Soil Pollution. 1998. № 104. P. 413–422. DOI: 10.1023/A:1004984121831.
- Mikhailova T. A. The physiological condition of pine trees in the Prebaikalia (East Siberia) // Forest Pathology. 2000. Vol. 30. P. 345–359. DOI: 10.1046/j.1439-0329.2000.00221.x.
- Popek R., Przybysz A., Gawrońska H., Klamkowski K., Gawroński S. W. Impact of particulate matter accumulation on the photosynthetic apparatus of roadside woody plants growing in the urban conditions // Ecotoxicol. Environ. Safety. 2018. № 163. P. 56–62. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2018.07.051.
- Reyer Ch., Brouwers N., Ramming A., Brook B. W., et al. Forest resilience and tipping points at different spatio-temporal scales: approaches and challenges // J. Ecology. 2015. Vol. 103, № 1. P. 5–15. DOI: 10.1111/1365-2745.12337.
- Richardson D. M., Rundel P. W., Jackson S. T., Teskey R. O., Aronson J., Bytnerowicz A., Wingfield M. J., Proches S. Human impacts in pine forests: past, present and future // Ann. Rev. Ecology, Evolution and Systematics. 2007. Vol. 38. № 1. P. 275–297. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095650.
- Sakugawa H., Cape J. N. Harmful effects of atmospheric nitrous acid on the physiological status of Scots pine trees // Environ. Pollution. 2007. № 3 (147). P. 532–534. DOI: 10.1016/j.envpol.2007.02.012.
- Schou E., Thorsen B. J., Jacobsen J. B. Regeneration decision in forestry under climate change related uncertainties and risks: effects of three different aspects of uncertainty // Forest Policy and Economics. 2015. Vol. 50. P. 11–19. DOI: 10.1016/j.forpol.2014.09.006.
- Tavoni M., Sohngen B., Bosetti V. Forestry and the carbon market response to stabilize climate // Energy policy. Elsevier. 2007. Vol. 35, № 11. P. 5346–5353. DOI: 10.1016/j.enpol.2006.01.036.
- Vacchiano G., Garbarino M., Borgogno Mondino E., Motta R. Evidences of drought stress as a predisposing factor to Scots pine decline in Valle d'Aosta (Italy) // European Journal of Forest Research. 2012. № 131. P. 989–1000. DOI: 10.1007/s10342-011-0570-9.
- Yordanov I., Velikova V., Tsonev T. Plant responses to drought, accumulation, and stress tolerance // Photosynthetica. 2000. Vol. 38, Iss. 2. P. 171–186. DOI: 10.1023/A:1007201411474.

Благодарности

Исследования выполнены в рамках госзадания Всероссийского института лесной генетики, селекции и биотехнологии.

MECHANISMS OF SURVIVAL OF *PINUS SYLVESTRIS* L. IN DROUGHT IN ANTHROPOGENICALLY POLLUTED TERRITORY

KUZNETSOVA
Nina Fedorovna

PhD, All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, nfsenyuk@mail.ru

KLUSHEVSKAYA
Elena Sergeevna

All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, ekogenlab@gmail.com

Keywords:

Scots pine
reaction norm
seed productivity
physiological traits
anthropogenic stress
drought

Summary: The aim of the research is to study the reaction norm of morphological, physiological and biochemical characteristics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in optimal years and survival mechanisms of natural and urbanized ecosystems in moderate and severe drought ex situ and ex vivo. The objects of research are forest plantations of Scots pine near the reserve (Voronezh region, control) and a forest strip along the highway "Don" (Voronezh, experimental facility). In the research, we carried out the study of the reaction norm of seed productivity traits (seed fullness, number of seeds per cone), water regime (moisture deficiency, total amount of moisture, colloid-bound water content) and proline content in field and laboratory experiments ex situ and ex vivo on the scale of «optimal years – moderate – severe drought». As a result, significant differences between populations in response to drought of different intensity were established. It was shown that moderate hydrothermal stress expands the reaction norm of the analyzed traits in the control population: the maximum range of variability is observed in moderate drought; the minimum – in optimal years and severe drought ex situ and ex vivo. A single algorithm for variability of the generative and vegetative spheres of trees indicates that the control population is in a state of equilibrium, having a wide range of opportunities for adaptation in a moderate drought. The experimental object develops in the mode of a slightly non-equilibrium system: the maximum variability of traits is observed in optimal years and severe drought, and low, on the contrary, with moderate stress. The mechanisms of pine survival in drought in an anthropogenically polluted territory are discussed. According to the data obtained, the vegetative and generative spheres of trees of the experimental population respond differently to the increased hydrothermal load: the adaptive mechanisms of the vegetative sphere are aimed at maintaining homeostasis, and a more stable internal environment protects the genetic material of forming seeds from destruction.

Received on: 01 June 2021

Published on: 05 July 2022

References

- Alaquori H. A. A., Ozer Genc C., Aricak B., Kuzmina N., Cetin M. The possibility of using Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as biomonitor in the determination of heavy metal accumulation, *Applied Ecology and Environmental Research*. 2020. No. 2 (29). P. 3713–3727. DOI: 10.15666/aeer/1802_37133727.
- Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., et al. A global overview of drought and heat induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests, *Forest Ecology and Management*. 2010. Vol. 259, Iss. 4. P. 660–684. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- Bak P. Complexity and criticality, *How nature works: the science of self-organized criticality*. New York, 1996. P. 1–32.
- Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water stress studies, *Plant Soil*. 1973. Vol. 39, No. 1. P. 205–207. DOI: 10.1007/BF00018060.
- Bezel' V. S. Bol'shakov V. N. Vorobeychik E. L. *Population ecotoxycology*. M.: Nauka, 1994. 80 p.
- Brandt L., Levis A. D., Fahey R., Scott L., Darling L., Swanston C. A framework for adapting urban forests to climate change, *Environment Science and Policy*. 2016. Vol. 66. P. 393–402. DOI: 10.1016/j.envsci.2016.06.005.

- Chirkova T. V. Physiological basics of plant resistance. SPb.: SPbGU, 2002. 244 p.
- Chudinova L. A. Orlova N. V. Physiology of plant resistance. Perm': Perm. un-t, 2006. 124 p.
- Demenko V. I. Shestibratov K. A. Lebedev V. G. The rooting is a key stage of in vitro plant reproduction, Izvestiya TSHA. 2010. No. 1. P. 73–85.
- Forest ecosystems and atmospheric pollution, Pod red. A. K. Alekseeva. L.: Nauka, 1990. 200 p.
- Grey G. W., Deneke F. J. Urban Forestry. 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons, 1986. 299 p.
- Johnstone J. F., Allen G. D., Franklin J. F., Frelich L. E., Harvey B. J., Higuera P. E., Mack M. C., Meentemeyer R. K., Metz M. R., Perry G. L. M., Schoennagel T., Turner M. G. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience, Frontiers in Ecology and the Environment. 2016. Vol. 14, Iss. 7. P. 369–378. DOI: 10.1002/fee.1311.
- Klushevskaya E. S. Kuznecova N. F. The Scots pine drought tolerance assessment based on needle physiological indices, Lesovedenie. 2016. No. 3. C. 216–222.
- Kurolap S. A. Nesterov Yu. A. Eprincev S. A. Classification of the Voronezh region in terms of anthropogenic impact on the environment, Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Geografiya. Geoekologiya. 2010. No. 1. P. 5–11.
- Kuznecova N. F. Klushevskaya E. S. Changing the vital state of *Pinus sylvestris* L. as a way of survival in a technogenically polluted territory, Principy ekologii. 2020. No. 2. P. 40–47. DOI: 10.15393/j1.art.2020.10322.
- Kuznecova N. F. Drought in the forest-steppe zone of the Central Chernozemic region and criteria for evaluation of their intensity, Izvestiya Saratovskogo universiteta. Novaya seriya. Seriya: Nauki o Zemle. 2019. T. 19, vyp. 3. P. 142–148. DOI: 10.18500/1819-7663-2019-19-3-142-148.
- Kuznetsova N. F., Semenov M. A., Sautkina M. Yu. Pine forests of East European plain: distribution trends, functions and development problems, Pinus: growth, distribution and uses. New York: Nova Science Publ., 2019. P. 1–47.
- Micieta K., Murin G. Three species of genus *Pinus* suitable as bioindicators of polluted environment, Water, Air & Soil Pollution. 1998. No. 104. P. 413–422. DOI: 10.1023/A:1004984121831.
- Mikhailova T. A. The physiological condition of pine trees in the Prebaikalia (East Siberia), Forest Pathology. 2000. Vol. 30. P. 345–359. DOI: 10.1046/j.1439-0329.2000.00221.x.
- Pochinok H. N. Methods of biochemical analysis of plants. Kiev: Naukova dumka, 1976. 334 p.
- Popek R., Przybysz A., Gawrońska H., Klamkowski K., Gawroński S. W. Impact of particulate matter accumulation on the photosynthetic apparatus of roadside woody plants growing in the urban conditions, Ecotoxicol. Environ. Safety. 2018. No. 163. P. 56–62. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2018.07.051.
- Pridacha B. V. Sazonova T. A. Talanova T. Yu. Ol'chev A. V. Morphophysiological responses of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ledeb. under technogenic impact in the conditions of the north-west of Russia, Ekologiya. 2011. No. 1. P. 25–33.
- Reyer Ch., Brouwers N., Ramming A., Brook B. W., et al. Forest resilience and tipping points at different spatio-temporal scales: approaches and challenges, J. Ecology. 2015. Vol. 103, No. 1. P. 5–15. DOI: 10.1111/1365-2745.12337.
- Richardson D. M., Rundel P. W., Jackson S. T., Teskey R. O., Aronson J., Bytnerowicz A., Wingfield M. J., Proches S. Human impacts in pine forests: past, present and future, Ann. Rev. Ecology, Evolution and Systematics. 2007. Vol. 38. No. 1. P. 275–297. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095650.
- Sakugawa H., Cape J. N. Harmful effects of atmospheric nitrous acid on the physiological status of Scots pine trees, Environ. Pollution. 2007. No. 3 (147). P. 532–534. DOI: 10.1016/j.envpol.2007.02.012.
- Schou E., Thorsen B. J., Jacobsen J. B. Regeneration decision in forestry under climate change related uncertainties and risks: effects of three different aspects of uncertainty, Forest Policy and Economics. 2015. Vol. 50. P. 11–19. DOI: 10.1016/j.forpol.2014.09.006.
- Suhodolec V. V. The nature of adaptive evolutionary changes: fitness and ecological potential, Genetika. 1998. T. 34, No. 12. P. 1589–1596.
- Tavoni M., Sohngen B., Bosetti V. Forestry and the carbon market response to stabilize climate, Energy policy. Elsevier. 2007. Vol. 35, No. 11. P. 5346–5353. DOI: 10.1016/j.enpol.2006.01.036.
- Vacchiano G., Garbarino M., Borgogno Mondino E., Motta R. Evidences of drought stress as a predisposing factor to Scots pine decline in Valle d'Aosta (Italy), European Journal of Forest Research. 2012. No. 131. P. 989–1000. DOI: 10.1007/s10342-011-0570-9.
- Yordanov I., Velikova V., Tsonev T. Plant responses to drought, accumulation, and stress tolerance, Photosynthetica. 2000. Vol. 38, Iss. 2. P. 171–186. DOI: 10.1023/A:1007201411474.



УДК 595.771(470.1)591.544

ВОЛНЫ ЖИЗНИ КРОВОСОСУЩЕГО КОМАРА *Aedes communis* (DE GEER, 1776) В СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

ПАНЮКОВА
Елена Викторовна

кандидат биологических наук, Институт биологии Коми Федерально-
го научного центра РАН, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
panykova_lena@mail.ru

Ключевые слова:

Aedes communis
солнечная активность
фенология
многолетняя динамика
Сыктывкар

Аннотация: Приведены данные о многолетних (2005–2021 гг.) ритмах кровососущего комара *Aedes communis* (De Geer, 1776) на стационаре в окрестностях г. Сыктывкара (61°38' с. ш., 50°43' в. д.). Прослежена зависимость фаз роста и спада относительной пищевой активности самок комара *A. communis* от солнечных ритмов. Отмечена корреляция между относительной пищевой активностью самок комаров данного вида и солнечной активностью для апреля ($r = 0.56$) и мая ($r = 0.59$).

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 17 февраля 2021 года

Подписана к печати: 22 июня 2022 года

Введение

Насекомые – обязательные участники круговорота веществ и энергии в природных биогеоценозах. Циклы их развития связаны со многими компонентами экосистемы. Наблюдения за насекомыми позволили сформулировать в 1905 г. одну из классических теорий в науке – о «приливах и отливах жизни». По мнению автора данной теории, в работе «отчасти удалось указать на те постоянные, вечные и глубокие изменения, какие испытывает фауна какой-либо местности под влиянием непрерывно поднимающихся и опускающихся волн видовой жизни» (Четвериков, 2009). «Динамические характеристики популяции – это величины, оценивающие интенсивность происходящих в ней процессов. Межгодовые колебания численности часто оказываются тесно коррелированными с климатическими условиями, воздействующими на изучаемые организмы» (Гиляров, 1990). Общеизвестно, что на живую природу воздействуют такие космические ритмы, как периодические изменения солнечной активности (Чернова, Былова, 2004). Вспышки на Солнце – закономерное явление (Стародубцев, 2011), оказывающее влияние на природные циклы (Ягодинский, 1975, 1981; Кривенко, Виноградов, 2008).

Идея о циклических изменениях всех земных процессов под влиянием энергии Солнца нашла отражение в научных исследованиях различных групп живых организмов. Связь между популяционными волнами и периодичностью солнечных вспышек изучена для практически значимых насекомых – вредителей сельского и лесного хозяйства. Прогнозы динамических циклов насекомых необходимы для регуляции их численности. Отмечено, что солнечная активность создает циклический фон массовых размножений для непарного шелкопряда – *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Бенкевич, 1990; Станкевич и др., 2019; Лямцев, 2019). Проблемы динамики численности насекомых подробно рассмотрены на примере клопа вредной черепашки – *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 (Викторов, 1967; Капусткина, Хилевский, 2020). Исторические обзоры о развитии идеи зависимости колебаний динамики численности (волн жизни) в биологических системах от разных факторов рассмотрены А. Н. Фроловым (2017) и Е. Н. Белецким с соавт. (2017). Прогнозирование численности популяций кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) представляет научный и практический интерес. Ранее было отмечено, что для получения корректных данных по экологии кровососущих комаров необходимо про-

ведение стационарных наблюдений за динамикой их численности (Николаева, 1994). Информация о биоритмах необходима для биологического обоснования профилактических и истребительных мероприятий против комаров и прогнозирования их численности (Виноградова, Карпова, 2010).

Обзор особенностей экологии на разных фазах развития кровососущего комара *Aedes communis* (De Geer, 1776) представлен в статье Медведева с соавт. (2010). Этой работой были заложены методологические основы изучения данного вида в стационарных условиях на Северо-Западе России (Панюкова, Мади, 2014). Известно, что комар *A. communis* имеет практическую значимость как потенциальный переносчик лимфоцитарного хориоменингита и туляремии (Гуцевич и др., 1970; Остроушко и др., 2007; Панюкова, Грицай, 2019). В Новгородской области ранее были отмечены волнообразные изменения относительной численности *A. communis* в многолетней динамике с 1991 по 1998 г.: в 1991 г. процентное соотношение *A. communis* в составе лесного комплекса комаров составляло 39.2 %, в 1992 г. – 40.4, 1993 г. – 10, 1994 г. – 4.4, 1995 г. – 13, 1996 г. – 26.4, 1997 г. – 32, 1998 г. – 48 % (Кункова, Федорова, 1999).

Цель настоящей работы – провести анализ особенностей многолетних ритмов *A. communis* в сравнении с циклами солнечной активности на примере стационарных исследований в пределах лесной зоны Республики Коми. В задачи исследований входило наблюдение за фенологией преимагинальных стадий и сезонной активностью нападений на человека (пищевой активностью) имаго *A. communis*.

Материалы

Многолетние исследования относительной численности комара *A. communis* выполнены в окрестностях г. Сыктывкара (с. Вильгорт Сыктывдинского р-на Республики Коми, 61°38' с. ш., 50°43' в. д.). Климат данной территории умеренно-континентальный, среднегодовое количество осадков составляет 700 мм, что превышает испарение с поверхности суши (500 мм в год). При избыточном увлажнении здесь преобладают дерново-подзолистые и торфянистые почвы. Территория относится к центральной части подзоны средней тайги. Характерной растительной ассоциацией для этой подзоны считается ельник чернично-зеленомошный (Мартыненко, 1999).

Стационарные наблюдения проведены с 2005 по 2021 г. в ельнике чернично-зеленомошном с примесью березы, где был выбран модельный водоем на окраине леса (ежегодно образующаяся снеговая лужа, 50 × 25 × 0.5 м). В работе проанализированы данные о 4672 личинках и 2068 имаго кровососущего комара *A. communis*. Наблюдения вели ежедекадно с апреля по июль. С момента образования водоема наблюдали за изменениями температуры воды и окружающего воздуха. Фенологические наблюдения за личинками комаров проводили с момента появления личинок первого возраста еженедельно до прекращения их развития в водоемах (окукливания и вылета имаго). Отмечали даты развития личинок (всех возрастов), куколок, а также сроки начала и окончания нападения имаго комаров на человека.

Методы

Измерения температуры воды в водоеме проводили спиртовым термометром в момент сбора преимагинальных стадий. Сбор личинок и куколок вели кюветой (18 × 22 см), брали по 5 проб в разных частях водоема, как и ранее (Panukova et al., 2018). За единицу измерения относительной численности личинок принята плотность экзemplаров на 1 м² водной поверхности (Николаева, 1980). Под бинокулярным микроскопом (ЛОМО МССО или МБС-10) личинок старшего возраста определяли до вида прижизненно, подтверждая затем достоверность определений по признакам выведенных имаго, как это принято при составлении определительных таблиц и в общих методиках (Сазонова, 1958; Халин и др., 2021).

Имаго собирали на предплечье левой руки учетчика в 5-миллилитровые пробирки, на 2/3 заполненные 70%-ным этанолом. При каждом учете отмечали время, в течение которого на учетчика нападали 10 самок. Затем рассчитывали число особей каждого вида в перерасчете на стандартный 20-минутный учет, которое принималось за единицу измерения относительной пищевой активности имаго. Время сбора 10 имаго составляло от нескольких секунд до 20 минут в зависимости от погодных условий и числа нападающих особей. Комаров определяли в лаборатории под бинокулярным микроскопом, используя классические определители (Гуцевич и др., 1970; Гуцевич, Дубицкий, 1981; Becker et al., 2010).

Записи наблюдений вели в дневнике учетов, затем вносили в электронную таблицу базы данных в программе Microsoft Excel. Ряды полученных данных были использованы для построения графиков годовой динамики относительной численности личинок *A. communis* и относительной пищевой активности имаго (самок). Статистический анализ собранного материала выполнен в программе PAST версий 2.15 и 3.17 (Hammer et al., 2001), рассчитывали коэффициент Спирмена (r -Spearman's) при уровне значимости $\alpha = 0.05$, чем ближе значение данного коэффициента к 1, тем выше достоверность связи. Результат считали статистически значимым, если уровень вероятности (p) не превышал 0.05 ($p \leq 0.05 > 0.01$ – низкая, $p \leq 0.01 > 0.001$ – средней силы, $p \leq 0.001$ – высокая статистическая значимость). Расчеты коррелятивных связей *A. communis* с сол-

нечной активностью проведены с помощью кросс-корреляционного анализа, как и ранее Фроловым при изучении связей с гелиоциклической активностью обработок посевных площадей против лугового мотылька – *Loxostege sticticalis* Linnaeus, 1761 (Фролов, 2015). Для статистического анализа связей выбраны данные (число Вольфа) за май и апрель с 2005 по 2021 г. в связи с устойчивыми датами перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °C (21.04 – для апреля) и +5 °C (1.05 – для мая). Данные месяцы связаны с установлением положительных температур воздуха на изучаемой территории (Братцев, 2011а, б), именно в этот период начинается развитие *A. communis*. В анализе использовали климатические показатели о среднемесячных температурах воздуха и количестве осадков по наблюдениям на метеостанции в г. Сыктывкаре (табл. 1).

Таблица 1. Климатические характеристики в весенне-летний период в годы исследований (г. Сыктывкар)

Год	Апрель		Май		Июнь	
	температура (°C)	осадки (мм)	температура (°C)	осадки (мм)	температура (°C)	осадки (мм)
2005	-9.4	82	1.7	31.4	12.2	53
2006	-8	18.7	2.4	63.1	9.7	52.4
2007	-0.8	60.7	2.3	89.5	9.3	33.4
2008	-3.1	52.8	1.5	57.6	6.4	40
2009	-3.8	23.7	-0.8	43.6	8.8	126.8
2010	-6.3	22.4	4.6	35	13.1	96.3
2011	-4.7	61.7	2.9	47	10.9	32.8
2012	-7.9	66.3	4.3	25.8	10.8	143
2013	-14.4	15.3	2.2	43.7	8.9	34.9
2014	-2	24.4	1	46.3	10.7	106
2015	-1.8	35.7	2.9	40.3	13.6	57.5
2016	-4.7	55.9	4.8	35.6	11.4	53
2017	-1.2	76.3	1	61	5	95.7
2018	-10.8	26	1.6	80	8	75
2019	-3.5	36.8	2.1	84.3	10.9	94.1
2020	-1.3	47.7	1	63.4	10.2	41.2
2021	-6	16.8	4.9	62.5	12.1	62.6

Для характеристики солнечной активности взяты литературные данные из опубликованного каталога солнечных пятен с 1874 по 2020 г. (Veronig et al., 2021). За 2021 г. данные о числе солнечных пятен (в апреле и мае) взяты с сайта Королевской бельгийской обсерватории (WDC-SILSO, Royal Observatory of Belgium).

Начиная с 2009 г. проведение стационарных наблюдений совпало с уникальным

24-м циклом солнечной активности, который длился ровно 11 лет. «Под циклом понимается законченный процесс, элементы которого (фазы, стадии, этапы и т. д.), следуя друг за другом или чередуясь, составляют единое целое» (Белецкий и др., 2017). Структура 11-летнего цикла солнечной активности состоит из более кратковременных элементов – импульсов солнечной активности (Витинский, 1983). Исследования

сезонной активности *Aedes communis* включали завершающий период 23-го цикла солнечной активности (2005–2008 гг.) и период уникального, рекордно слабого 24-го цикла солнечной активности, который начался в январе 2009 г. и закончился в декабре 2019 г. (по данным Института земного магнетизма, ионосферы и распространения радиоволн РАН (ИЗМИ РАН)).

Результаты

Динамика относительной пищевой активности имаго на стационаре, в ельнике чернично-зеленомошном с примесью березы в окрестностях г. Сыктывкара (с. Вильгорт), представляет собой волнообразные циклы или волны жизни (рис. 1).

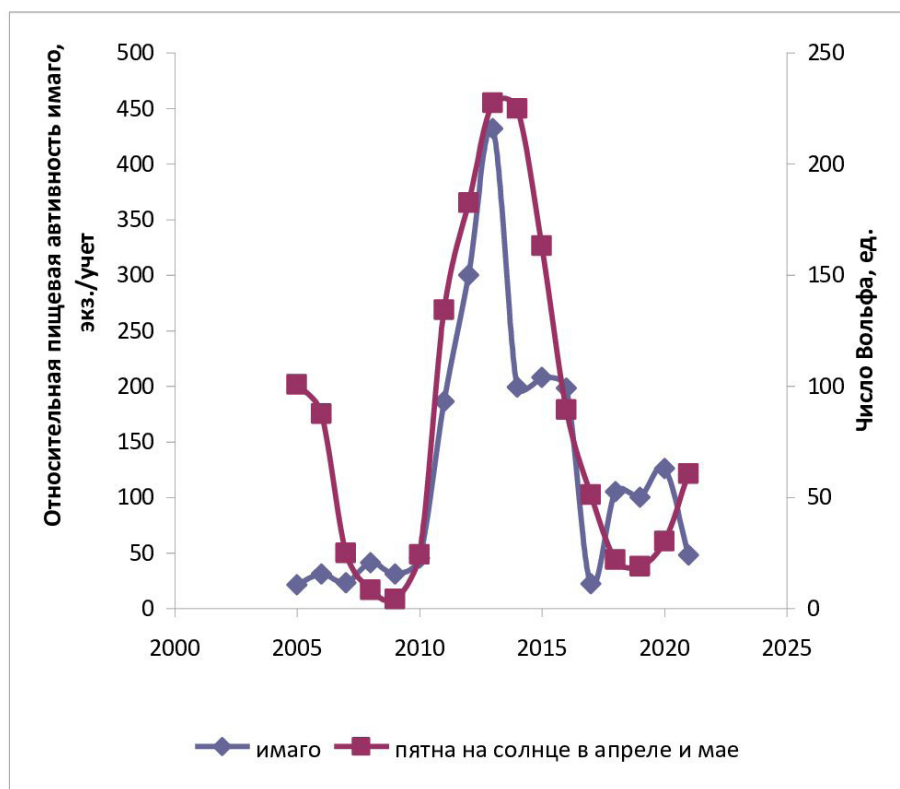


Рис. 1. График динамики популяции *A. communis*: относительная пищевая активность самок в сравнении с ритмами солнечной активности (Республика Коми, с. Вильгорт, 61°38' с. ш., 50°43' в. д.)

Fig. 1. Graph of *A. communis* population dynamics: relative food activity of females in relation to the rhythms of solar activity (Komi Republic, Vylgort village, 61°38' N, 50°43' E)

Росту относительной численности личинок в модельном водоеме предшествовал пик активности нападений *A. communis*, который приходился на 2011–2013 гг., наибольшее число личинок данного вида отмечено в последующие 2014 и 2015 гг. (рис. 2). Низкая активность нападений на человека имаго комаров была отмечена в 2005–2009, 2017 и 2021 гг. при низкой солнечной активности.

На начало 25-го цикла солнечной активности (2020–2021 гг.) отмечались спад относительной численности личинок и последовавший за этим спад нападений имаго *A. communis* летом 2021 г.

По полученным данным, цикл популяционной динамики комара *A. communis* отстает от цикла солнечной активности более чем на год, т. е. определяется предыдущим годом или двумя годами цикла солнечной активности. Больше влияние Солнце оказывает на имаго *A. communis*, чем на личинок, относительная численность которых зависит от успешности имаго самок при откладке яиц в предыдущие годы.

Волнообразные многолетние циклы личиночной популяции и активность нападений имаго *A. communis* различались по годам, пики и спады их не накладывались на цикличность солнечной активности, а за-

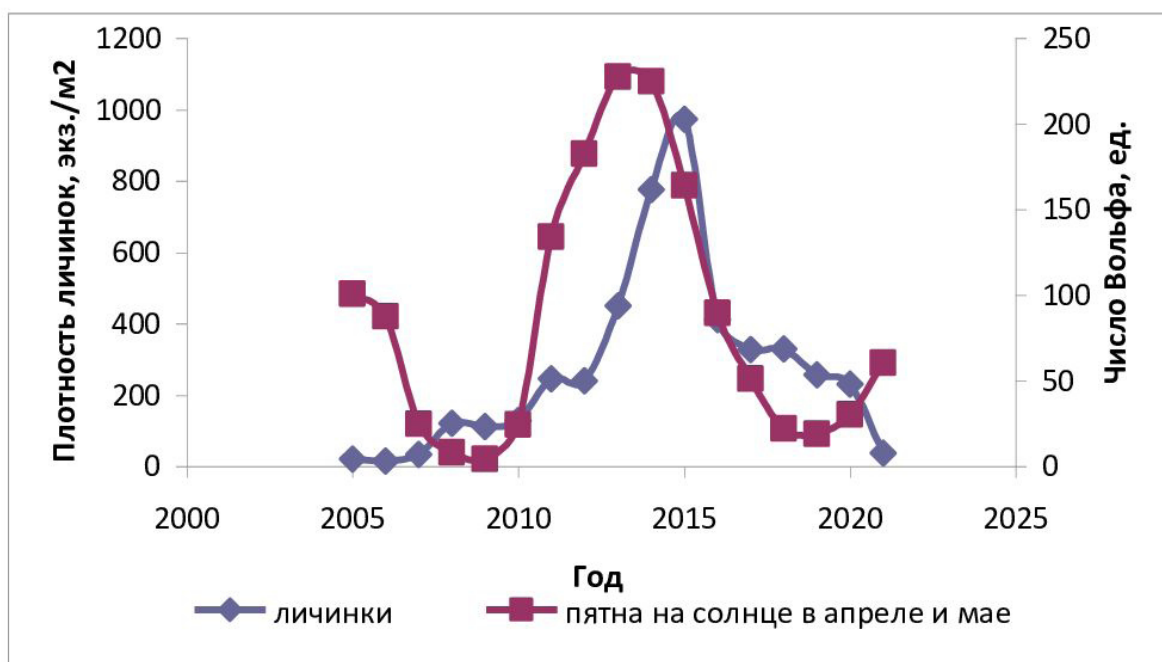


Рис. 2. График динамики популяции *A. communis*: плотность личинок в модельном водоеме в сравнении с ритмами солнечной активности (Республика Коми, с. Вьльгорт, 61°38' с. ш., 50°43' в. д.)

Fig. 2. Graph of *A. communis* population dynamics: density of larvae in the model water body in relation to the rhythms of solar activity (Komi Republic, Vylgort village, 61°38' N, 50°43' E)

кономерно изменялись: сначала наблюдался пик пищевой активности имаго, затем пик солнечной активности и следующий за ним пик плотности личиночной популяции. Периоды подъема волн жизни *A. communis* ярко

выражены, максимальные значения плотности личинок наблюдаются с отставанием от цикла солнечной активности на 1–2 года (табл. 2).

Таблица 2. Кросс-корреляционный анализ зависимости цикличности популяции *A. communis* на преимагинальных стадиях (личинки) от солнечной активности в апреле в 2005–2021 гг.

Лег (отставание), год	Коэффициент корреляции	<i>p</i>
–5	–0.659	0.021
–4	–0.459	0.113
–3	–0.221	0.445
–2	0.045	0.871
–1	0.271	0.309
0	0.591	0.012
1	0.786	0.0003
2	0.746	0.001
3	0.519	0.056
4	0.091	0.766
5	–0.405	0.190

Период развития личинок в модельном водоеме составлял от двух недель до месяца в зависимости от погодных условий весеннего сезона. Начало развития личинок соответствовало температурному порогу в 4 °С, при этом понижение температуры воды до 2 °С не вызывало их гибели. Колебания температуры воды в водоеме оказывали влияние на скорость развития личинок *A. communis*. По нашим наблюдениям, повышение температуры воды в водоеме до 20 °С и понижение до 2 °С приводили к изменению двигательной активности личинок *A. communis* – они медленнее, чем обычно, опускались на дно при беспокойстве.

Примененный анализ не позволил выявить связи между температурами воздуха, количеством осадков и относительной численностью особей комаров на разных стадиях развития. Среднемесячные температуры воздуха и количество осадков в период активного развития и питания *A. communis* (с апреля по июль) не коррелировали с полученными данными об относительной численности личинок и пищевой активности (активности нападения) имаго самок. Отсутствуют также связи между среднемесяч-

ными температурами воздуха и солнечной активностью в указанные месяцы. Отмечена корреляция между относительной пищевой активностью самок комаров данного вида и солнечной активностью для апреля ($r = 0.56$) и мая ($r = 0.59$). Корреляция между значениями относительной численности личинок и пищевой активности имаго самок достаточно высокая ($r = 0.73$). Существует тенденция зависимости относительной плотности личинок *A. communis* от солнечной активности в апреле ($r = 0.44$) и мае ($r = 0.36$).

В отдельные годы исследований наблюдали влияние весенних заморозков на личинок изучаемого вида, которые начали свое развитие в предшествовавшую похолоданию оттепель. Так, во второй декаде мая 2011 г. весенние заморозки привели к образованию на поверхности водоема корки льда (рис. 3). Погибли только вмерзшие в лед личинки *A. communis* в краевых участках водоема. Большинство личинок сохранило жизнеспособность, они медленно двигались подо льдом. В апреле 2021 г. (30.04) вновь наблюдали развитие личинок первых возрастов *A. communis* подо льдом при температуре воды 2 °С.



Рис. 3. Модельный водоем в период весеннего похолодания (12.05.2011), развитие личинок *Aedes communis* (De Geer, 1776) подо льдом

Fig. 3. Model reservoir during spring cold snap (12.05.2011), development of *Aedes communis* (De Geer, 1776) larvae under ice

Преимагинальные стадии изучаемого вида обнаруживались в водоемах в течение нескольких недель (табл. 3). Появление первого возраста личинок в водоемах отмечено при температуре воды 2–4 °С. Четвертый возраст личинок встречался при температуре воды 10 °С. При температуре воды 15–20 °С рост личинок и куколок *A. communis* закан-

чивался, отмечался массовый вылет имаго. Первыми окукливались и вылетали самцы, через 2–4 дня вылетали самки. Взрослые особи самцов встречались на траве, кустарничках и стволах деревьев, недалеко от водоема. Самки начинали нападать на человека через несколько дней после обнаружения в природе самцов.

Таблица 3. Фенодаты событий жизненного цикла популяции комара *A. communis* за годы исследований (2005–2021) (Республика Коми, г. Сыктывкар, с. Вильгорт)

Начало фенопериода (первые находки стадии)	Окончание фенопериода (последние находки стадии)	Амплитуда (дни)	Продолжительность фазы (дни)	
Первый возраст личинок	26.04	10.05	14	3–7
Второй возраст личинок	11.05	21.05	10	3–7
Третий возраст личинок	22.05	26.05	4	3–7
Четвертый возраст личинок	27.05	1.06	5	3–7
Куколка	15.05	1.06	16	1–5
Всего дней в водной среде	26.04	1.06	37	13–33
Первые нападения имаго	03.05	10.06	38	–
Последние нападения имаго	1.07	19.07	18	–
Всего дней в воздушной среде	03.05	19.07	78	40

Периоды нападения на человека самок *A. communis* связаны со скоростью протекания весенних явлений, а именно характером весны: ранняя или поздняя, быстрая или затяжная. В разные годы отмечены различия по датам первых и последних нападений имаго на человека. Амплитуда температур при сборе имаго изменялась от 6 до 25 °С. Оптимальная температура, при которой отмечено максимальное число нападений имаго данного вида, составляла около 10 °С.

Продолжительность обнаружения исследуемого вида в водной и воздушной среде различалась. Нестабильность существования временного водоема ограничивала сроки нахождения преимагинальных стадий *A. communis* в водной среде по сравнению с воздушной. Имаго в природе нападали на человека более двух месяцев, тогда как преимагинальные стадии встречались в водоемах около месяца. Периодичность цикла развития

комаров данного вида определялась отчасти погодными, в первую очередь температурными, условиями. Начало и окончание фенопериода смещалось по годам максимально на 4 недели (в 2011, 2021 гг.), минимально на 2 недели (в большинстве случаев).

Смена фенологических явлений связана со скоростью прогревания водоема, в котором происходит развитие личинок *A. communis*. Постоянное поступление талых вод действует охлаждающе на общую массу талой воды в водоеме и поддерживает низкие температуры. Холодоустойчивость *A. communis* способствует сокращению числа конкурентов и хищников на начальных этапах развития личинок данного вида во временных водоемах.

По нашим наблюдениям, в лесной зоне личинки *A. communis* чаще встречаются в затененных деревьями водоемах, где создаются благоприятные условия для их развития. Затенение исключает резкие

суточные изменения температуры водной среды.

В разные годы в исследуемом водоеме развивались кровососущие комары преимущественно лесного и частично пойменного (*Aedes cinereus*) комплекса видов: в 2005–2009 гг. мы наблюдали развитие только *A. communis*; в 2010 г. водоем заселяли 6 видов (*A. cinereus*, *A. communis*, *A. diania*, *A. hexodontus*, *A. intrudens* и *A. pionips*), в 2011 г. – *A. communis* и *A. punctor*, в 2012–2014 гг. – 4 вида (*A. communis*, *A. punctor*, *A. diania* и *A. intrudens*). С 2015 по 2020 г. в водоеме развивались личинки *A. communis*, в 2021 г. были обнаружены *A. communis* и *A. diania*, при этом по численности личинок преобладал *A. diania*.

Обсуждение

Важной особенностью годовой ритмичности изученной выборки из популяции комара *A. communis* мы считаем ежегодно стабильно высокую относительную численность личинок младших возрастов в модельном водоеме как типичном месте развития данного вида в таежной зоне. Ежегодно в процессе таяния снега весной происходит неравномерное поступление в водоем холодных талых вод, охлаждающих водоем. Вместе с водой в водоем, в котором уже идет развитие личинок *A. communis*, добавляются новые партии перезимовавших яиц комаров с окружающих территорий, в результате чего в водоеме поддерживается разновозрастной состав преимагинальных стадий комаров. Личинки комаров дышат воздухом, при покрытии водоема льдом этот тип дыхания становится невозможным. Подо льдом при низких температурах (2 °C) происходит переход личинок на дыхание всей поверхностью тела, альтернативное воздушному дыханию (Тыщенко, 1986). Устойчивость личинок младших возрастов к понижению температуры воды и их выживание в толще воды подо льдом гарантируют сохранение части популяции при ее разновозрастном составе. В таежных биоценозах период развития личинок *A. communis* растянут во времени. Одной из причин может быть неравномерное поступление в водоем яиц комаров с талыми водами, что вызывает одновременное разновозрастное развитие личинок.

Заключение

Волны жизни массового в лесной зоне *A. communis* в период наблюдений с 2005 по 2021 г. имели два спада и один подъем. Пик относительной пищевой активности самок отмечался с 2013 по 2015 г., и его начало совпало с началом пика солнечной активности в 2013 г., с 2015 г. наблюдалось максимальное повышение плотности личинок данного вида после базового накопления числа яйцекладок за предыдущие годы. Таким образом, солнечная активность стимулировала пищевую активность самок комара *A. communis*, что подтверждено статистически ($r = 0.56–0.59$).

Фенологические периоды повторяются ежегодно, периоды их наступления и продолжительность определяются внешними факторами. Период развития личинок в модельном водоеме составлял от двух недель до месяца в зависимости от температурных условий сезона и степени прогревания воды в водоеме. Нападение имаго самок *A. communis* на человека во многом зависит от времени наступления весенних явлений (характера и скорости протекания весны: ранняя или поздняя, быстрая или затяжная). В разные годы отличия по времени первых нападений на человека имаго составляли от двух до четырех недель. Продолжительность встречи имаго данного вида в природе превышает два месяца. Отмечена особенность фенологии *A. communis* – высокая устойчивость личинок младших возрастов к понижению температуры воды и их выживание в толще воды подо льдом. Разновозрастность популяции обеспечивает ее сохранение при пороговых для данного вида условиях среды.

Наблюдения за волнами жизни комара *A. communis* позволят делать успешные ежегодные прогнозы активности нападения кровососущих комаров для населения на текущий теплый период. Плотность личинок, а также связанная с ней активность нападения имаго на человека имеют достоверные связи с гелиоциклической активностью.

Библиография

- Белецкий Е. Н., Станкевич С. В., Немерицкая Л. В. Современные представления о динамике популяций насекомых: прошлое, настоящее, будущее. Синергетический подход // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Фітопатологія та ентомологія». 2017. № 1–2. С. 22–33.
- Бенкевич В. И. Солнечно-климатические ситуации и реализация всплеск массового размножения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) Московской обл. за 120 лет // Энтомологическое обозрение. 1990. Т. 69, № 1. С. 3–13.
- Братцев В. М. Климат. Общая характеристика. Даты перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °С весной и осенью // Атлас Республики Коми / Под ред. В. Н. Гайзер. М.: Фео-рия, 2011а. С. 106.
- Братцев В. М. Климат. Общая характеристика. Даты перехода среднесуточных температур воздуха через 5 °С весной и осенью // Атлас Республики Коми / Под ред. В. Н. Гайзер. М.: Фео-рия, 2011б. С. 106.
- Викторов Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М.: Наука, 1967. 271 с.
- Виноградова Е. Б., Карпова С. Г. Сезонные и суточные ритмы кровососущих комаров. СПб.: Зооло-гический институт РАН, 2010. 237 с.
- Витинский Ю. И. Солнечная активность. М.: Наука, 1983. 192 с.
- Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. Комары (Семейство Culicidae). Фауна СССР. На-секомые двукрылые. Л.: Наука, 1970. Т. 3. Вып. 4. 384 с.
- Гуцевич А. В., Дубицкий А. М. Новые виды комаров фауны Советского Союза // Паразитологический сборник Зоологического института РАН. 1981. Т. 30. С. 97–165.
- Капусткина А. В., Хилевский В. А. Динамика численности и вредоносности вредной черепаш-ки *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) в посевах зерновых культур степной зоны Предкавказья // Энтомологическое обозрение. 2020. Т. 99, № 1. С. 71–78.
- Кривенко В. Г., Виноградов В. Г. Птицы водной среды и ритмы климата Северной Евразии. М.: На-ука, 2008. 587 с.
- Кункова Е. В., Федорова В. Г. Волны жизни доминирующей популяции комаров *Aedes communis* лес-ной зоны Новгородской области // Материалы XXVI межвузовской научно-практической конференции по проблемам биологии и медицинской паразитологии, посвященной памяти академика Е. Н. Павловского / Под ред. А. Ф. Никитина. СПб.: Изд-во Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова, 1999. С. 63–64.
- Лямцев Н. И. Динамика популяции непарного шелкопряда в лесостепных дубравах Европейской России // Лесоведение. 2019. № 5. С. 366–374.
- Мартыненко В. А. Растительность и флора // Леса Республики Коми / Под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М.: ДиК, 1999. С. 54–61.
- Медведев С. Г., Айбулатов С. В., Панюкова Е. В. Экологические особенности и распространение *Aedes communis* (De Geer, 1776) на территории Северо-Запада европейской части России // Парази-тология. 2010. Т. 44, № 5. С. 441–460.
- Николаева Н. В. Экология личинок кровососущих комаров Южного Ямала: Препринт / Под ред. Н. Н. Данилова. Свердловск: Институт экологии растений и животных, 1980. 66 с.
- Николаева Н. В. Экология кровососущих комаров: популяционные и биоценологические аспекты // Экология. 1994. № 3. С. 60–69.
- Остроушко Т. С., Панюкова Е. В., Пестов С. В. Двукрылые насекомые (Insecta: Diptera) комплекса Гнус фауны европейского Северо-Востока России // Труды Коми научного центра УрО РАН. № 183. Беспозвоночные европейского Северо-Востока России / Под ред. М. М. Долгина. Сыктывкар: Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 2007. С. 190–235.
- Панюкова Е. В., Грицай А. Б. Эпидемиологическая характеристика видового состава кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) европейского северо-востока России // Материалы XVII Всерос-сийской конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем». Кн. 2 / Под ред. Т. Я. Ашихминой. Киров: Изд-во Вятского гос. ун-та, 2019. С. 356–359.
- Панюкова Е. В., Мадиева Е. Г. Волны жизни доминирующей популяции кровососущего комара (*Ochlerotatus communis* De Geer, 1776) в подзоне средней тайги Республики Коми // Матери-алы XII Всероссийской конференции с международным участием «Биодиагностика состоя-ния природных и природно-техногенных систем». Кн. 1 / Под ред. Т. Я. Ашихминой. Киров: ООО «Веси», 2014. С. 220–221.
- Сазонова О. Н. Таблицы для определения самок комаров *Aedes* Mg. (Diptera, Culicidae) лесной зоны СССР // Энтомологическое обозрение. 1958. Т. 37, № 3. С. 741–752.

- Станкевич С. В., Белецкий Е. Н., Забродина И. В. Циклически-нелинейная динамика природных систем и проблемы прогнозирования. Ванкувер: Accent Graphics Communications & Publishing, 2019. 232 с.
- Стародубцев С. А. Космические лучи и турбулентность солнечного ветра: особенности 23-го цикла солнечной активности // Солнечно-земная физика. 2011. № 17. С. 86–91.
- Тыщенко В. П. Физиология насекомых: Учебное пособие для студентов университетов, обучающихся по специальности «Биология». М.: Высшая школа, 1986. 303 с.
- Фролов А. Н. Луговой мотылек *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Crambidae) в фокусе проблем сельскохозяйственной энтомологии. I. Периодичность массовых размножений // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94, № 1. С. 3–16.
- Фролов А. Н. Динамика численности и прогноз массовых размножений вредных насекомых: исторический экскурс и пути развития. Аналитический обзор // Вестник защиты растений. 2017. Т. 4, № 94. С. 5–21.
- Халин А. В., Айбулатов С. В., Пржиборо А. А. Методы сбора двукрылых насекомых комплекса гнуса (Diptera: Culicidae, Simuliidae, Tabanidae) // Паразитология. 2021. Т. 55, № 2. С. 134–173.
- Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология: Учебник для студентов педагогических вузов. М.: Дрофа, 2004. 416 с.
- Четвериков С. С. Волны жизни. (Из лепидоптерологических наблюдений за лето 1903 г.). Повторное издание // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18, № 519. С. 1822–1829. (Первая публикация: Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Труды Зоологического общества. Дневник Зоологического отделения. 1905. Т. 3, № 6. С. 1–5.)
- Ягодинский В. Н. Космический пульс биосферы. М.: Знание, 1975. 144 с.
- Ягодинский В. Н. Космические циклы и ритмы жизни. М.: Знание, 1981. 64 с.
- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. Mosquitoes and their Control. Second Edition. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2010. 608 p.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaentologia Electronica. 2001. Vol. 4, No 1. P. 1–9.
- Panyukova E. V., Novakovskaya I. V., Patova E. N. Larval algae nutrition of *Aedes communis* (De Geer, 1776) // Russian Entomological Journal. 2018. Vol. 27, No 4. P. 443–449. DOI: 10.15298/rusentj.27.4.13.
- Veronig A. M., Jain S., Podladchikova T., Pötzi W., Clette F. Hemispheric sunspot numbers 1874–2020 // Astronomy and Astrophysics. 2021. No 652. DOI: 10.1051/0004-6361/20214119/.

Благодарности

Автор благодарит к. б. н. И. И. Шуктому и к. б. н. Э. И. Бознака (Институт биологии ФИЦ Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар) за помощь в подготовке рукописи к публикации, а также Е. А. Гутченко (отдел метеорологии филиала ФГБУ Северное УГМС «Центр гидрометеорологии и мониторинга окружающей среды Республики Коми», г. Сыктывкар) за любезно предоставленные метеорологические данные. Большое спасибо к. ф.-м. н. А. А. Абунину (Центр прогнозов космической погоды ИЗМИРАН, Москва) за консультации по современным исследованиям солнечной активности. Искренне благодарю д. б. н. Б. А. Коротяева и д. б. н. А. Н. Фролова за критические замечания и ценные рекомендации к рукописи статьи.

Исследование выполнено в рамках темы отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» (Гос. регистрационный номер: 122040600025–2).

WAVES OF LIFE OF MOSQUITO *Aedes communis* (DEGEER, 1776) IN THE MIDDLE TAIGA OF THE KOMI REPUBLIC

PANYUKOVA
Elena Viktorovna

PhD, Institute of Biology, Komi Federal Scientific Center, RAS,
panykova_lena@mail.ru

Keywords:

Aedes communis
solar activity
phenology
dynamics
waves of life
Syktyvkar

Summary: Data are indicated on the long-term (2005–2021) rhythms of the mosquito *Aedes communis* (De Geer, 1776) at the station in the vicinity of Syktyvkar (61° 38' N, 50° 43' E). Dependence of the growth and decline phases of the relative size of *A. communis* from solar activity has been traced for the first time. A correlation was noted between the relative abundance of attacks by imago of this mosquito and solar activity for April ($r = 0.56$) and May ($r = 0.59$).

Received on: 20 May 2022

Published on: 05 June 2022

References

- Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. Mosquitoes and their Control. Second Edition. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 2010. 608 p.
- Beleckiy E. N. Stankevich S. V. Nemerickaya L. V. Modern ideas about the dynamics of insect populations: past, present, future. Synergetic approach, Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya «Fitopatologiya ta entomologiya». 2017. No. 1–2. P. 22–33.
- Benkevich V. I. Solar-climatic situations and realization of outbreaks of mass reproduction of the gypsy moth *Lymantria dispar* L. (Lepidoptera, Lymantriidae) in the Moscow region for 120 years, Entomologicheskoe obozrenie. 1990. T. 69, No. 1. P. 3–13.
- Bratcev V. M. Climate. General characteristics. Dates of transition of average daily air temperatures through 0 °C in spring and autumn, Atlas Respubliki Komi, Pod red. V. N. Gayzer. M.: Feoriya, 2011a. P. 106.
- Bratcev V. M. Climate. General characteristics. Dates of transition of average daily air temperatures through 5 °C in spring and autumn, Atlas Respubliki Komi, Pod red. V. N. Gayzer. M.: Feoriya, 2011b. C. 106.
- Chernova N. M. Bylova A. M. General ecology: Manual for students of pedagogical universities. M.: Drofa, 2004. 416 p.
- Chetverikov S. S. Waves of life. (From lepidopterological observations during the summer of 1903). Reissue, Russkiy ornitologicheskii zhurnal. 2009. T. 18, No. 519. C. 1822–1829. (Pervaya publikaciya: Izvestiya Imperatorskogo obschestva lyubiteley estestvoznaniya, antropologii i etnografii. Trudy Zoologicheskogo obschestva. Dnevnik Zoologicheskogo otdeleniya. 1905. T. 3, No. 6. P. 1–5.)
- Frolov A. N. Meadow moth *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology problems. I. Periods of mass reproduction, Entomologicheskoe obozrenie. 2015. T. 94, No. 1. P. 3–16.
- Frolov A. N. Population dynamics and mass reproductions forecast of harmful insects, historical insight and ways of development. Analytical review, Vestnik zaschity rasteniy. 2017. T. 4, No. 94. P. 5–21.
- Gilyarov A. M. Population ecology. M.: Izd-vo MGU, 1990. 191 p.
- Gucevich A. V. Dubickiy A. M. New species of mosquitoes in the fauna of the Soviet Union, Parazitologicheskii sbornik Zoologicheskogo instituta RAN. 1981. T. 30. P. 97–165.
- Gucevich A. V. Monchadskiy A. S. Shtakel'berg A. A. SR. Mosquitoes (Family Culicidae). Fauna of the USSR. Diptera insects. L.: Nauka, 1970. T. 3. Vyp. 4. 384 p.
- Halin A. V. Aybulatov S. V. Przhiboro A. A. Methods of collection of Diptera insects of the blood-sucking flies complex (Diptera: Culicidae, Simuliidae, Tabanidae), Parazitologiya. 2021. T. 55, No. 2. P. 134–173.
- Hammer O., Harper D. A. T., Pyan P. D. Paleontological statistics software package for education and data analysis, Palaentologia Electronica. 2001. Vol. 4, No 1. P. 1–9.
- Kapustkina A. V. Hilevskiy V. A. The population and harmfulness dynamics of *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) in grain crops of the steppe zone of Ciscaucasia, Entomologicheskoe obozrenie. 2020. T. 99, No. 1. P. 71–78.
- Krivenko V. G. Vinogradov V. G. Birds of the aquatic environment and climate rhythms of Northern Eurasia. M.: Nauka, 2008. 587 p.
- Kunkova E. V. Fedorova V. G. Waves of life of the dominant population of mosquitoes *Aedes communis* in the forest zone of the Novgorod region, Materialy XXVI mezhvuzovskoy nauchno-prakticheskoy konferencii po problemam biologii i medicinskoj parazitologii, posvyaschennoy pamyati akademika E. N. Pavlovskogo, Pod red. A. F. Nikitina. SPb.: Izd-vo Voenno-medicinskoj akademii im. P. M.

- Kirova, 1999. P. 63–64.
- Lyamcev N. I. The population dynamics of the gypsy moth in the forest-steppe oak forests of European Russia, *Lesovedenie*. 2019. No. 5. P. 366–374.
- Martynenko V. A. Vegetation and flora, *Lesa Respubliki Komi*, Pod red. G. M. Kozubova, A. I. Taskaeva. M.: DiK, 1999. P. 54–61.
- Medvedev S. G. Aybulatov S. V. Panyukova E. V. Ecological features and distribution of *Aedes communis* (De Geer, 1776) in the North-West of the European part of Russia, *Parazitologiya*. 2010. T. 44, No. 5. P. 441–460.
- Nikolaeva N. V. Ecology of larvae of mosquitoes of Southern Yamal: preprint, Pod red. N. N. Danilova. Sverdlovsk: Institut ekologii rasteniy i zhivotnyh, 1980. 66 p.
- Nikolaeva N. V. Ecology of mosquitoes: population and biocenological aspects, *Ekologiya*. 1994. No. 3. P. 60–69.
- Ostroushko T. S. Panyukova E. V. Pestov S. V. Diptera insects (Insecta: Diptera) of the blood-sucking flies complex in the fauna of the European northeast of Russia, *Trudy Komi nauchnogo centra UrO RAN*. No. 183. *Bespozvonochnye evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii*, Pod red. M. M. Dolgina. Syktyvkar: Izd-vo Komi nauchnogo centra UrO RAN, 2007. C. 190–235.
- Panyukova E. V. Gricay A. B. Epidemiological characteristics of the species composition of mosquitoes (Diptera, Culicidae) of the European northeast of Russia, *Materialy XVII Vserossiyskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem «Biodiagnostika sostoyaniya prirodnih i prirodno-tehnogennyh sistem»*. Kn. 2, Pod red. T. Ya. Ashihminoy. Kirov: Izd-vo Vyatskogo gos. un-ta, 2019. P. 356–359.
- Panyukova E. V. Madi E. G. Life waves of the dominant population of the mosquito (*Ochlerotatus communis* De Geer, 1776) in the middle taiga subzone of the Komi Republic, *Materialy XII Vserossiyskoy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem «Biodiagnostika sostoyaniya prirodnih i prirodno-tehnogennyh sistem»*. Kn. 1, Pod red. T. Ya. Ashihminoy. Kirov: OOO «Vesi», 2014. P. 220–221.
- Panyukova E. V., Novakovskaya I. V., Patova E. N. Larval algae nutrition of *Aedes communis* (De Geer, 1776), *Russian Entomological Journal*. 2018. Vol. 27, No 4. P. 443–449. DOI: 10.15298/rusentj.27.4.13.
- Sazonova O. N. Identification tables of female mosquitoes *Aedes* Mg. (Diptera, Culicidae) in the forest zone of the USSR, *Entomologicheskoe obozrenie*. 1958. T. 37, No. 3. P. 741–752.
- Stankevich S. V. Beleckiy E. N. Zabrodina I. V. Cyclically nonlinear dynamics of natural systems and forecasting problems. Vankuver: Accent Graphics Communications & Publishing, 2019. 232 c.
- Starodubcev S. A. Cosmic rays and solar wind turbulence: features of the 23rd cycle of solar activity, *Solnechno-zemnaya fizika*. 2011. No. 17. P. 86–91.
- Tyschenko V. P. Insect physiology: Manual for biology students. M.: Vysshaya shkola, 1986. 303 p.
- Veronig A. M., Jain S., Podladchikova T., Pötzi W., Clette F. Hemispheric sunspot numbers 1874–2020, *Astronomy and Astrophysics*. 2021. No 652. DOI: 10.1051/0004-6361/20214119/.
- Viktorov G. A. Problems of the population dynamics of insects on the example of *Eurygaster integriceps*. M.: Nauka, 1967. 271 p.
- Vinogradova E. B. Karpova S. G. Seasonal and diurnal rhythms of mosquitoes. SPb.: Zoologicheskii institut RAN, 2010. 237 p.
- Vitinskiy Yu. I. Solar activity. M.: Nauka, 1983. 192 p.
- Yagodinskiy V. N. Cosmic cycles and rhythms of life. M.: Znanie, 1981. 64 p.
- Yagodinskiy V. N. Cosmic pulse of the biosphere. M.: Znanie, 1975. 144 p.



ЧУЖЕРОДНАЯ ФЛОРА МОСКОВСКОГО РЕГИОНА

АНТИПИНА

Галина Станиславовна

д. б. н., ПемпГУ, antipina@petrsu.ru

Получена: 25 марта 2022 года

Подписана к печати: 17 июня 2022 года

Монография «Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования» (Майоров и др., 2020) продолжает серию работ по флоре города Москвы и Московской области (Варлыгина и др., 2007; Майоров и др., 2012), для которой характерны единство методических подходов, содержания и оформления. Книга издана под эгидой Российского фонда фундаментальных исследований. Следует высоко оценить полиграфическое выполнение издания, иллюстрации (769 цветных фотографий).

В книге представлен конспект чужеродной флоры региона, включающий 1354 вида, анализ этой фракции флоры, рассмотрен ряд теоретических и методических вопросов флористики.

Чужеродные виды – наиболее динамичная по составу фракция флоры. Судьба занесенных на новую территорию видов различна: на одном полюсе это эфемерофиты, известные только по единичным, нерегулярным, часто давним, находкам, а на другом – агриофиты, которые прочно внедрились в растительный покров и стали его неотъемлемой частью. Среди последних выделяются инвазионные виды, которые на новой территории способны к активному размножению и расселению, в том числе в естественных фитоценозах. Особое значение для природных экосистем принадлежит видам-трансформерам, способным массово развиваться в естественных фитоценозах, вытеснять местные виды, преобразовывать внешний облик и структуру растительного покрова.

Огромное влияние на состав адвентивной флоры оказывают исторические, экономические и социальные процессы в регионе. Авторы приводят ряд примеров. Так, снижение грузопотока по железным дорогам, переход

на автомобильный транспорт, уменьшение импорта зерна в Россию, обработка гербицидами железнодорожных путей приводят к обеднению так называемой железнодорожной флоры. Улучшение санитарного состояния городов, поселков, деревень уменьшает возможность распространения рудеральных (мусорных) адвентивных видов. Значительное расширение ассортимента видов и сортов декоративных деревьев и кустарников для озеленения, плодово-ягодных культур для садоводства обеспечивают возрастание доли древесных растений в составе чужеродной флоры Московского региона.

Монографию отличает выверенная терминология, внимательный подход к методическим вопросам флористики, которые так важны для всех специалистов, занимающихся современными антропогенными процессами во флоре. Я хочу обратить внимание на некоторые из них.

1. Авторы определяют чужеродные виды как заносные или адвентивные, т. е. ставится знак равенства трех терминов: чужеродные виды, заносные виды и адвентивные виды.

2. Под заносом растений авторы понимают перенос диаспор чужеродных видов в новые районы за пределами естественных ареалов. Такой процесс сегодня связан прежде всего с хозяйственной деятельностью человека. Плановая интродукция, озеленение, растениеводство, дачи, приусадебные участки, питомники, точки продаж ввезенных видов, случайный занос – это источники появления и распространения чужеродных видов в региональной флоре. В последние 10–20 лет в результате социально-экономических процессов в регионе, по наблюдениям авторов, мы являемся свидетелями нового явления: среди адвентивных видов расте-

ний «решительно преобладают эргазиофиты», т. е. виды, дичающие из культуры.

3. Авторы обсуждают вопрос о положении видов-археофитов в составе флоры, которое не всегда можно определить однозначно. Археофиты – виды, появившиеся в составе данной флоры еще в доисторическое время, преимущественно как сорные растения. В данной монографии археофиты не включены в конспект и анализ чужеродных видов. Авторы обосновывают свою позицию отсутствием надежных критериев для разделения археофитов и местных аборигенных ценофобных видов.

Авторы предлагают руководствоваться следующими признаками при отнесении вида к адвентивной фракции флоры (с. 7):

- удаленность места находки от основного ареала вида,
- ранее вид не удавалось обнаружить на данной территории,
- несоответствие экологических свойств вида местным условиям,
- приуроченность мест произрастания вида к антропогенным местообитаниям.

Эти критерии не являются безусловными, но позволяют предположить чужеродный характер вида для его дальнейшего исследования.

Конспект включает все известные на сегодня чужеродные виды региона – выявленные как по собственным сборам и исследованиям, так и по литературным данным, гербарным образцам. Для ботаников-флористов важно, что указаны принципы построения конспекта, в том числе критерии включения / невключения того или иного вида в конспект и, соответственно, в анализ адвентивной фракции флоры и флоры в целом. Это касается прежде всего проблемы включения в состав региональной флоры и в определители растений данной территории видов-эфемерофитов, которые появлялись на территории временно, не закрепились во флоре и могут быть известны только по единичным находкам, часто многолетней давности. Следует ли включать в конспект виды растений, найденные, например, однократно несколько десятилетий назад и более не встречавшиеся? Это один из типичных методических вопросов, который возникает при подготовке любого списка и конспекта флоры. По мнению авторов, такие находки нельзя исключать из конспектов и списков. Редкие, даже давние, находки адвентивных видов характеризуют потенциальную способность того или иного вида к расселению.

Авторы предлагают включать такие виды в конспект флоры, но отнести их к так называемой исторической флоре. В данной монографии виды исторической флоры в конспекте выделены другим шрифтом.

Отвечая на вопрос «Почему надо изучать чужеродную флору?», авторы приводят следующие аргументы (с. 12–16):

1. Возможное неконтролируемое увеличение численности того или иного вида, что приводит к проявлению инвазионного потенциала вида, появлению инвазионных видов и даже видов-трансформеров.

2. Возможная гибридизация с местными видами.

3. Прямые экономические убытки. Борьба с инвазионными видами в ряде регионов становится рутинной хозяйственной работой (сорняки в сельском хозяйстве, зарастание железнодорожных путей и т. д.). Примеры – широкое расселение в Московском регионе инвазионных видов клена ясенелистного, борщевика Сосновского, которые распространяются на любой антропогенно измененной территории. К большому экономическому ущербу может привести и введение в культуру новых видов растений. Так, по мнению авторов, «следует ограничить использование в культуре потенциально инвазионных видов» (с. 15), например козлятника восточного, который ушел из культуры и сейчас входит в список агрессивных инвазионных видов Европейской России.

4. Общебиологическое значение изучения адвентивных видов. Фактически мы являемся свидетелями широкомасштабного эксперимента по переселению растений на новые территории. Он сопровождается микроэволюционными процессами, гибридизацией с местными видами. В то же время распространение заносных растений характеризует способность местной биоты противостоять чужеземцам. Эти явления происходят здесь и сейчас, на наших глазах, и мы имеем уникальную возможность наблюдения и изучения их.

Авторы отмечают, что в нашей стране отсутствует законодательство по инвазионным видам растений и животных. Документом, в котором частично отражена эта проблема, является ежегодный Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации, который ежегодно публикует Россельхознадзор (Национальный доклад..., 2020). Вместе с тем Россия ратифицировала Конвенцию о биологическом разнообразии (Конвенция...,

1995). В ней говорится, что каждая страна, присоединившаяся к Конвенции, «насколько это возможно и целесообразно... предотвращает интродукцию чужеродных видов, которая угрожает экосистемам, местам обитания или видам, контролирует и уничтожает такие чужеродные виды».

Обсуждая тему инвазионных видов, авторы указывают, что в Российской Федерации отсутствует методика оценки экономического ущерба от инвазионных видов (приблизительные оценки есть только для борщевика Сосновского). Обращает на себя внимание отрицательная позиция авторов относительно поисков путей практического использования борщевика Сосновского. Авторы оценивают это растение как «опаснейший инвазионный вид» (с. 443), для предотвращения распространения которого необходимо принимать всесторонние меры.

По мнению авторов монографии, создание законодательной, организационной и

практической базы контроля за чужеродными видами – актуальная задача для нашей страны.

Республика Карелия географически удалена от Московского региона. Вместе с тем в конспекте флоры мы видим многие адвентивные виды флоры северных регионов страны. В списке 50 наиболее активных (т. е. потенциально инвазионных) чужеродных видов Москвы и Московской области более половины (34 вида) представлены и во флоре Карелии. Среди них активно осваивают вторичные местообитания, например, борщевик Сосновского, недотрога железистая и другие виды.

Таким образом, представленная монография, конспект видов, принятые методические подходы актуальны не только для Московского региона; они будут полезны для всех ботаников-флористов нашей страны и специалистов, занимающихся инвазионной биологией.



Библиография

- Варлыгина Т. И., Головкин Б. Н., Киселева К. В., Майоров С. Р., Немченко Э. П., Новиков В. С., Швецов А. Н., Щербаков А. В. Флора Москвы / Под общ. ред. проф. В. С. Новикова. М.: Голден-Би, 2007. 512 с.
- Конвенция о биологическом разнообразии . URL: <https://docs.cntd.ru/document/1900738> (дата обращения: 25.03.2022).
- Майоров С. Р., Алексеев Ю. Е., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 573 с.
- Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербаков А. В. Адвентивная флора Москвы и Московской области / Науч. ред. М. С. Игнатов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 412 с.
- Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2020 году . М.: Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, 2021. 34 с. URL: <https://fsvps.gov.ru/fsvps-docs/ru/usefulinf/files/nd2021.pdf> (дата обращения: 25.03.2022).

ALIEN FLORA OF THE MOSCOW REGION

ANTIPINA

Galina Stanislavovna

DSc, PetrSU, antipina@petrsu.ru

Received on: 25 March 2021

Published on: 17 June 2022

References

- Convention on Biological Diversity. URL: <https://docs.cntd.ru/document/1900738> (data obrascheniya: 25.03.2022).
- Mayorov S. R. Alekseev Yu. E. Bochkina V. D. Nasimovich Yu. A. Scherbakov A. V. Alien flora of the Moscow region: composition, origin and ways of formation. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2020. 573 p.
- Mayorov S. R. Bochkina V. D. Nasimovich Yu. A. Scherbakov A. V. Adventitious flora of Moscow and the Moscow region, Nauch. red. M. P. Ignatov. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. 412 p.
- National report on the quarantine phytosanitary status of the territory of the Russian Federation in 2020. M.: Ministerstvo sel'skogo hozyaystva Rossiyskoy Federacii, 2021. 34 p. URL: <https://fsvps.gov.ru/fsvps-docs/ru/usefulinf/files/nd2021.pdf> (data obrascheniya: 25.03.2022).
- Varlygina T. I. Golovkin B. N. Kiseleva K. V. Mayorov S. R. Nemchenko E. P. Novikov V. S. Shvecov A. N. Scherbakov A. V. Flora of Moscow, Pod obsch. red. prof. V. P. Novikova. M.: Golden-Bi, 2007. 512 p.



ИНТЕГРИРУЮЩАЯ РОЛЬ ГИДРОБИОЛОГИИ В ЛИМНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

КАЛИНКИНА

Наталья Михайловна

д. б. н., *Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,*
cerioda@mail.ru

Получена: 05 марта 2022 года

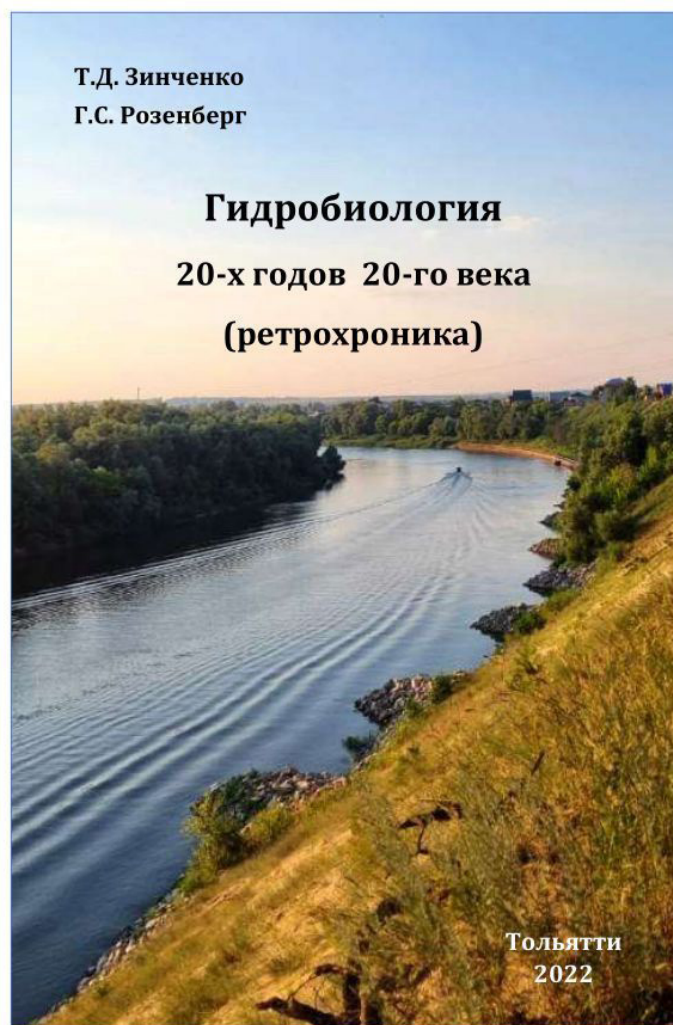
Подписана к печати: 29 марта 2022 года

Вышла в свет прекрасная книга Татьяны Дмитриевны Зинченко и Геннадия Самуиловича Розенберга «Гидробиология 20-х годов 20-го века (ретрохроника)» (Зинченко, Розенберг, 2022). Этот труд не только представляет ретроспективу изучения водных объектов в России на основе детального анализа материалов двух первых гидрологических съездов, но и раскрывает перспективы гидробиологических исследований в мире сегодня. Авторами выполнен огромный архивный поиск библиографических сведений, открывающий молодым ученым замечательные имена основателей лимнологических и гидробиологических исследований в России. Книга иллюстрирована фотографиями ведущих ученых начала XX в., специалистов в области изучения водных бактерий, простейших, фитопланктона, зоопланктона, бентоса, ихтиофауны морей и пресных вод, санитарной гидробиологии и др. Большое количество очень интересных фотографий делает книгу похожей на семейный альбом для всех тех, кому дороги имена основоположников гидробиологической науки в России.

Гидробиология – только одно из направлений лимнологии, однако именно гидробиологии принадлежит интегрирующая роль

в изучении водных экосистем. Эта особенность гидробиологии связана с уникальным свойством живого вещества – адаптироваться к условиям среды и запечатлевать в себе основные черты среды обитания. Адаптация биоты в ходе эволюции к определенным условиям среды отражается на химическом составе живого вещества, связях между показателями резистентности видов к химическим веществам и природными уровнями содержания этих веществ в воде. Поскольку в ходе длительного исторического развития сформировалось единство биоты и среды, организмы быстро реагируют даже на самое малое изменение условий обитания. Сигнальным «откликом» экосистемы на возмущающие воздействия выступает прежде всего реакция биоты, что определяет наибольшую информативность гидробиологических показателей в экологическом мониторинге водоемов.

Хочется выразить огромную благодарность авторам книги за воспоминания о великих подвижниках гидробиологии, которая занимает ведущее положение среди научных направлений в лимнологии и выступает интегрирующим началом гидрологических, гидрохимических и географических знаний о водных экосистемах.



Библиография

Зинченко Т. Д., Розенберг Г. С. Гидробиология 20-х годов 20-го века (ретрохроника) . Тольятти: РИО Института экологии Волжского бассейна РАН, 2022. 206 с.

INTEGRATING ROLE OF HYDROBIOLOGY IN LIMNOLOGICAL RESEARCH

KALINKINA
Natalia Mikhailovna

Doctor of Science, Northern Water Problems Institute, KRC RAN,
cerioda@mail.ru

Received on: 05 March 2021

Published on: 29 March 2022

References

Zinchenko T. D. Rozenberg G. S. Hydrobiology of the 20s of the 20th century (retrochronicle). Tol'yatti: RIO Instituta ekologii Volzhskogo basseyna RAN, 2022. 206 p.