научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

https://ecopri.ru

№ 1 (31). Март, 2019

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
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. Gugołek
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, ул. Ленина, 33.
E-mail: ecopri@petrsu.ru
https://ecopri.ru

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

Содержание № 1. 2019

От редакции

	Про деньги и планы	3

Оригинальные исследования

Баранов С. Г., Зыков И. Е., Фёдорова Л. В.	***Влияние климатического фактора на пластичность и асимметрию листовых пластин представителей рода Tilia L.***	4 - 18
Ивичева К. Н., Филоненко И. В.	***Влияние освоенности водосбора реки Верхней Сухоны (Вологодская область) на зообентос ее притоков***	19 - 31
Кикеева А. В., Чаженгина С. Ю., Чаженгина Е. А.	***Редкоземельные элементы в шунгитовых почвах: содержание, распределение и особенности микоризообразования***	32 - 46
Литвинчук Л. Ф.	***Особенности зоопланктонного сообщества верхнего течения реки Ижора (бассейн Балтийского моря) в условиях длительного антропогенного воздействия***	47 - 62
Пономарев В. И., Клобуков Г. И., Напалкова В. В.	***Влияние дефолиации древостоев во время вспышки массового размножения непарного шелкопряда (Lymantria dispar (L.)) на их санитарное состояние на северной границе ареала филлофага***	63 - 71

Методы экологических исследований

Калинкина Н. М., Коросов А. В., Теканова Е. В.	***Экологическая информационная система «Онего»***	72 - 88
Кутенков А. П., Мамонтова Е. А., Седова Н. А.	***Цифровой метод оценки плодовитости лягушек на примере Rana temporaria***	89 - 99

Письма в редакцию

Черлин В. А.	***Иван Дмитриевич Стрельников. Часть 2. Научная деятельность***	100 - 136

Синопсис

Калинкина Н. М.	***Как живешь, бентос?***	137 - 139

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

ПРО ДЕНЬГИ И ПЛАНЫ

КОРОСОВ Андрей Викторович *д. б. н., Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, пр. Ленина, 33), korosov@psu.karelia.ru*

Подписана к печати:
28 марта 2019 года

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Сначала о грустном.

Организация НЭИКОН, которая являлась официальным представителем Министерства образования и науки РФ, проведя конкурс среди российских журналов и выделив 100 из них как перспективных для развития и вложения некоторых средств (http://ecopri.ru/journal/article.php?id=7622), пока не может перечислить деньги, заработанные нами в течение года. Работы выполнены, отчеты написаны, а деньги остались в министерстве. Коллеги и помощники выполняли работы, полагаясь на мое честное слово, что работы в оговоренном объеме будут оплачены. Увы! Люди, которые готовили существенно более объемные номера, перепрограммировали сайт, проводили конкурс статей и рецензий, авторы выигравших статей и рецензий, а также специалисты, осуществлявшие перевод статей-лидеров, корректуру и верстку, – пока остались без денег. Хочу извиниться перед теми авторами и рецензентами, которым обещал, но не выплатил премии по итогам конкурса. Надеюсь, что скоро дело сдвинется с мертвой точки.

Теперь о приятном.

Организация НЭИКОН, которая в прошлом году провела отбор 100 наиболее перспективных российских журналов и прилагает усилия для выплаты победителям заработанных грантов, провела очередной отбор среди этой сотни российских журналов, которые сохранили и преумножили перспективы своего развития. Теперь это 70 журналов. Им вновь предлагается дополнительное финансирование для осуществления своих планов, в первую очередь – для вхождения в ведущие МБД Scopus и WoS. Остается добавить, что по итогам работы 2018 г. наш журнал вошел в этот «список 70-ти», мы будем и дальше стараться «расти над собой».

Не менее приятно, что руководство нашего университета увеличило финансирование нашего журнала, что позволяет продолжить конкурс на лучшие статьи и рецензии. Размеры премий для победителей сейчас согласовываются. Условия конкурса будут те же (http://ecopri.ru/news/page.php?id=61&lang=ru). Увеличится число статей, которые будут переведены на английский. Следите за объявлениями. Редколлегия призывает читателей и рецензентов голосовать за статьи, это упрощает работу жюри. Успехов!

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

ABOUT MONEY AND PLANS

KOROSOV Andrey Victorovich *DSc, Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Lenin st., 33), korosov@psu.karelia.ru*

Published on:
28 March 2019

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 574.21-24

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКОГО ФАКТОРА НА ПЛАСТИЧНОСТЬ И АСИММЕТРИЮ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА TILIA L.

БАРАНОВ Сергей Геннадьевич	*кбн, ФГБОУ ВПО Владимирский государственный университет им. А. Г. и Н. Г. Столетовых (Россия, 600000, г. Владимир, ул. Горького, 87), bar.serg58@gmail.com*
ЗЫКОВ Игорь Евгеньевич	*Государственный гуманитарно-технологический университет (142611, г. Орехово-Зуево, ул. Зеленая, д. 22, Россия), zykov-oz@yandex.ru*
ФЁДОРОВА Любовь Валерьевна	*Первый Московский государственный медицинский университет им. И. М. Сеченова (119991, Москва, ул. Трубецкая, д. 8, стр. 2), fedorova-oz@yandex.ru*

Ключевые слова: Tilia cordata, Tilia platyphyllos, флуктуирующая асимметрия, фенотипическая пластичность, стабильность развития, флуктуационная изменчивость

Рецензент: И. С. Попова

Получена: 01 сентября 2018 года
Подписана к печати: 28 марта 2019 года

Аннотация. Проведено сравнение свойств билатерально симметричных листовых пластин двух видов: липы мелколистной (Tilia cordata Mill.) и липы широколистной (Tilia platyphyllos Scop.) в загрязненной зоне и в контроле (г. Москва, 2016–2018 гг.). Флуктуирующая асимметрия (ФА) зависела от года и места сбора листовых пластин, пластическая изменчивость – только от года сбора. Величина флуктуирующей асимметрии была выше у T. platyphyllos, чем у T. cordata. В 2017 г. ФА T. platyphyllos в парковой зоне (контроль) была ниже, чем на проезжей магистрали. Причинами повышения ФА были: а) холодное лето 2017 г., которое тормозило рост листовых пластин и повышало пластическую изменчивость мерных признаков; б) техногенное загрязнение автомобильным транспортом. Таким образом, климатические условия года способствовали и флуктуационной, и пластической изменчивости, что не означало изменения в стабильности развития.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Индекс флуктуирующей асимметрии (ФА) – это популярный показатель, который характеризуется незначительным отклонением от нуля разности величин правой и левой частей гомологичного билатерально симметричного признака. Для определения величины ФА и стабильности/нестабильности развития используются мерные или счетные билатерально симметричные признаки с широким диапазоном реакции на

воздействие стресс-факторов (Palmer, Strobeck, 2003; Баранов и др., 2015). К таким признакам относятся наиболее генотипически или фенотипически изменчивые признаки. У представителей рода Липа мерные билатерально симметричные признаки листовых пластин обладают высокой изменчивостью, что связано с видовыми специфическими особенностями. Известно, что стабильность развития (СР) – это способность организма компенсировать и снижать отклонение от нормального онтогенетического развития по определенному канализирующему пути (Debat, David, 2001; Lens et al., 2002; Klingenberg, 2016).

Флуктуирующая асимметрия представляет интерес как в экологическом отношении, так и в аспекте эволюции и таксономии растительных организмов. Представители семейств Березовые и Липовые широко используются для определения уровня стабильности развития (Зорина, Коросов, 2015; Зыков и др., 2015), однако причины, вызывающие флуктуационные изменения в морфологических структурах билатеральных органов, остаются изученными слабо. Использование древесного вида как индикатора стабильности развития в баллах сталкивается с трудностями, связанными с генотипической чистотой используемого вида, популяционной гетерогенностью, влиянием факторов, включая освещение, водно-солевой состав и режим почвы, рельеф местности, другие физико-химические и иные особенности среды.

Методологически определение уровня стабильности развития вызывает вопросы. Методы измерения и подготовка гербарного материала занимают важную часть и подразумевают «слепой» непредвзятый подход (Kozlov, Niemelä, 2003; Kozlov, Zvereva, 2015). Традиционными методами, например нормализующей разности, предполагается работать с использованием отдельно взятых признаков, с нормальным распределением разности между правыми и левыми значениями. Такой подход по-прежнему находит применение, хотя оценка по одному-двум или множеству признаков зачастую не обеспечивает репрезентативной регистрации сигнала в виде повышенного значения ФА. Быстро развивающийся метод геометрической морфометрии позволяет дать более гармоничную интегративную оценку, приближая исследователей к истинным причинам повышения или снижения ФА. Развитие эпигенетики повлекло ряд новых исследований. Например, работы, проведенные над несколькими генерациями, указывают на генотипическую обусловленность процессов снижения – повышения величины ФА (Clarke, 1993; Freeman et al., 1993).

Остается признать, что «здоровье среды» – термин, с трудом прокладывающий дорогу в биоиндикации. Это мнение вытекает из результатов многочисленных работ в области динамики величины ФА, моделирующих экспериментов *in vitro*, сравнительных исследований по ФА разных видов, популяций, работ с отрицательными результатами (Zverev et al., 2018), наконец, работ с обоснованием парадоксальных эффектов влияния дозы стресса на величину ФА и стабильность развития (Erofeeva, 2015). Так, исследования ФА и СР в зависимости от градиента загрязнения техногенными токсинами показывают противоречивые результаты: как обратную (Kaligarič et al., 2008, Gostin, 2015), прямую связь (Беляева, 2013; Собчак и др., 2013; Koroteeva et al., 2015; Ivanov et al., 2015), так и неопределенные или условно-положительные результаты (Leung, 1996; Lung, 2000). В то же время изучение ФА листовых пластин в условиях интактных экосистем показало серьезное влияние высоты рельефа и других абиотических (Zvereva et al., 1997; Wuytack et al., 2011; Baranov, 2014a; Baranov, 2014b) и биотических факторов (Zvereva, 1997; Kozlov et al., 2017).

Влияние климатических факторов подробно изучено на примере дуба (Hódar, 2002), сосны обыкновенной (Kozlov, Niemelä, 2003), березы белой (Valkama, Kozlov, 2001) и некоторых травянистых растений (Alados et al., 2001). Совместное действие многих факторов, например влажности и пониженной температуры, остается невыясненным, поэтому эти факторы на фоне антропогенного стресса представляют интерес. Логическое продолжение исследований – фоновый мониторинг, изучение этапов морфогенеза листовых пластин (Anastasia, 2014) и работы в области

эволюционного развития по определенному, канализирующему пути. Последний термин ассоциируют со свойством пластичности развития (developmental plasticity; Graham, 2010). В русскоязычной литературе продолжают использоваться привычные термины – фенотипическая или экологическая пластичность. Известно, что экологическая пластичность растений обуславливается буферной емкостью морфологических структур, что позволяет им активно адаптироваться к условиям среды. Вопрос о связи между пластичностью и стабильностью развития продолжает обсуждаться. Одновременно дискутируется вопрос о флуктуирующей асимметрии как об адаптационном сигнале, проявляющемся в траектории популяционного развития (Clarke, 1993; Debat, David, 2001; Graham et al., 2010). Модулярная концепция экологической пластичности подробно изложена во многих источниках, например в работе De Kroon (De Kroon et al., 2005). Согласно этой концепции норма реакции, как основная экологическая характеристика организма, охватывает сумму модулей пластичности корня, листа и стебля. Эволюция и адаптационные свойства пластической изменчивости (ПИ) в условиях пертурбации среды описаны также во многих обзорных работах (Lande, 2009; Gilbert et al., 2015; Abley et al., 2016), включая палеонтологические исследования размера и формы листовых пластин на примере подвидов клена в градиенте температурных условий (Royer et al., 2009). Устоявшимся мнением является корреляционная связь между стабильностью развития, фенотипической пластичностью и приспособленностью на генетическом уровне (Tonsor et al., 2013). Следовательно, пластическая изменчивость представляет интерес как спутник флуктуационной изменчивости как при антропогенном стрессе, так и при жестких климатических условиях. Несмотря на высокую вариацию признаков листьев липы и частое присутствие направленной асимметрии, мешающей определению ФА, по сравнению с видами р. Betula, представители рода Липа более удобны благодаря более стабильному хромосомному кариотипу. Известно, что близкие виды отличаются по величине ФА в ответ на содержание углекислого газа в среде и выбросов индустриальных предприятий, что подтверждает генотипическую основу стабильности развития (Hochwender, Fritz, 1999; Зорина, Коросов, 2015; Koroteeva et al., 2015).

Цель настоящей работы – определение стабильности развития и фенотипической пластической изменчивости у двух близких видов в двух урбанизированных стациях с разной степенью антропогенной нагрузки. В задачи входило исследование влияния климато-температурного фактора на стабильность развития и на пластическую изменчивость листовых пластин близких видов р. Липа. Проверяемая гипотеза заключалась в следующем: флуктуационная изменчивость связана с пластической изменчивостью, но у разных видов эта связь проявляется неодинаково, что объясняется генотипическими особенностями вида.

Материалы

Места сбора и подготовка гербарного материала

Известно, что липа широколистная (*Tilia platyphyllos* Scop.) – более эврибионтный вид по отношению к почвенным и климатическим условиям. Оба вида одинаково требовательны к освещению, что удобно для изучения генотипических и фенотипических свойств в контексте асимметрии и пластической изменчивости листовых пластин. Популяции обоих видов произрастают в восточной части Москвы, в Измайловском парке и на Измайловском бульваре. Природно-исторический парк «Измайлово» (55°47′N; 37°47′E) – это биоценоз с более чем 500 видами растений. Исходя из этого выбирались особи деревьев из различных частей парка, т. е. из различных фитоценозов.

Измайловский бульвар (55°48'13.8''N; 38°58'23.8''E) – это центр оживленной автострады, площадь стации на бульваре занимала около 5 кв км. Характерными свойстами данной стации были равномерность освещения, аэрации, отсутствие конкуренции и высокий уровень загрязнения атмосферы оксидами углерода, азота, серы и углеводородами.

Сбор листовых пластин проводился в генеративной стадии развития деревьев в 2016–2018 гг. В каждой стации листовые пластины шириной 3–4 см равномерно собирались с нижних частей крон десяти одновозрастных деревьев, по 10 образцов с каждого из 10 деревьев. Для измерения использовались признаки, изначально разработанные лабораторией В. М. Захарова (Захаров, Чубинишвили, 2001). Как показали предыдущие исследования (Баранов и др., 2015; Зыков и др., 2015), угловой признак был явно неудобен для измерения из-за высокой степени кривизны первой латеральной жилки. Он был заменен на альтернативный ему – линейный: расстояние между основанием второй жилки 1-го порядка и основанием первой жилки 2-го порядка на первой жилке 1-го порядка (рис. 1).

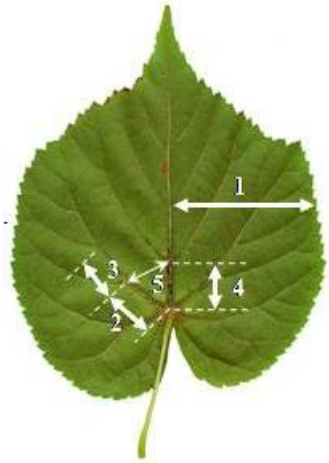


Рис. 1. Признаки листовой пластины, используемые для определения флуктуирующей асимметрии видов рода *Tilia* L.: 1 – ширина середины листа; 2 – расстояние между основаниями первой жилки 1-го порядка и второй жилки 2-го порядка; 3 – расстояние между основаниями второй и третьей жилок 2-го порядка; 4 – расстояние между основаниями первой и второй жилок 1-го порядка; 5 – расстояние между основанием второй жилки 1-го порядка и основанием первой жилки 2-го порядка на первой жилке 1-го порядка

Fig. 1. The traits used to determine the fluctuating asymmetry of species of genera *Tilia* L.: 1) the width of sheet mean; 2) distance between the bases of the first vein of the 1st order and the second vein of the 2nd order; 3) distance between the bases of the second and third veins of the 2nd order; 4) distance between the bases of the first and second veins of the 1st order; 5) distance between the base of the second vein of the 1st order and the base of the first vein of the 2nd order on the first vein of the 1st order

Листья высушивались под бумажным прессом, и через 2–3 дня проводились измерения мерной линейкой с точностью до 0.5 мм (ГОСТ 427-75), данные сохранялись в таблицах Excel. Трехкратное измерение показало крайне низкую ошибку, менее 1 % от величины ФА, что считается допустимым при тестировании асимметрии (Palmer, Strobeck, 2003). Принимая во внимание данные Velicković (Velicković, 2010) о наибольшей чувствительности признака длины листа и предыдущие результаты, в которых наиболее подходящим был другой признак (№ 4), мы решили использовать весь набор признаков, что представляется как преимущество интегративного подхода.

Методы

Подготовительный скрининг значений L и R (величины левого и правого признаков) играет существенную роль в тестировании ФА листовых пластин, не менее важную, чем подготовка гербарного материала и повышение точности измерения. Сначала была проведена инспекция данных на присутствие явно асимметричных

признаков, например, если L и R различались более чем 8–10 раз, то такие (единичные) данные выбраковывались. Затем проводилась проверка на нормальность распределения (L – R) тестом Колмогорова – Смирнова с поправкой Лиллиефорса, т. к. эта разность и является отправной точкой тестирования ФА. Присутствие антисимметрии проверялось по эксцессу значений (L – R), т. к. величина эксцесса $\gamma < -2$ свидетельствует об отклонении от нормального распределения и о присутствии антисимметрии как возможном виде билатеральной асимметрии, который влияет на величину ФА. Направленная асимметрия (НА) определялась *t*-тестом с нулевой гипотезой H_0: (L – R) = 0.

Принимая во внимание возможную связь между величиной признака (L + R)/2 и флуктуирующей асимметрией, проводился корреляционный анализ парных значений по Спирмену (Palmer, Strobeck, 2003). Тестирование статистической значимости факторов, влияющих на флуктуационную и пластическую изменчивость, проводилось факториальным дисперсионным анализом. Пластическая изменчивость определялась с помощью формулы PL = 1 – x/X, где PL – величина пластической изменчивости, а x и X соответствовали минимальному и максимальному значению величины признака (L + R)/2 листовой пластины с каждого дерева (Bruschi, 2003). Были использованы средние значения ПИ для каждого дерева, т. е. особь играла роль экспериментальной единицы (n = 10). Большая часть статистических анализов проводилась в программе STATISTICA10 (StatSoft Ink) с использованием уровня статистической значимости α = 0.05 %.

Результаты

Погодные условия

Вегетативный сезон 2017 г. был более холодный и влажный. Средняя температура в мае – августе 2017 г. была на 16–18 % ниже, а влажность на 2–3 % выше по сравнению с 2016 и 2018 гг. По данным Всероссийского НИИ гидрометеорологической информации, май 2017 г. был самым холодным с начала XXI в., а июнь – самым прохладным за последние 70 лет (табл. 1).

Таблица 1. Климатические показатели, 2016–2018 гг.

Table 2. Climatic data, 2016–2018

	2016	2017	2018	2016	2017	2018
	H			*T*		
Май	60.30	60.21	57.96	15.03	10.91	16.19
Июнь	62.36	69.20	58.87	18.19	14.45	16.32
Июль	69.54	73.51	72.63	20.96	17.94	20.47
Август	72.92	69.82	63.51	19.48	18.84	19.64
Среднее	66.28	68.18	63.24	18.41	15.53	18.15

Примечание. *T* – средняя температура воздуха по Цельсию на высоте 2 м над уровнем земли; *H* – относительная влажность в % на высоте 2 м над уровнем земли.

Notes. T – average air temperature in Celsius at a height of 2 m above ground level; H – relative humidity in% at a height of 2 m above ground level.

Средняя температура воздуха в мае была ниже климатической нормы более чем на три градуса, были отмечены понижение температуры ниже нуля и появление снега в мае и июне, что влияет на фазы меристематической активности с последующей бутонизацией, облиствением и началом цветения липы в условиях России (Кищенко, 2015; Ерофеева, 2011; Уфимцева, Терехина, 2017).

Проверка первичных данных

Выборки (L – R) отклонялись от нормального распределения, поэтому для определения флуктуирующей асимметрии использовалась формула |Log L – Log R|. После нормализации только две выборки не удовлетворяли условиям нормального распределения и показали направленную асимметрию (*t*-test; $p = 0.01$). Учитывая невысокое отклонение от критериального *t*, было решено включить эти данные в исследование. В 90 % выборок (L – R) величина эксцесса γ была выше нуля, в остальных – эксцесс был меньше нуля, но не менее –0.2. Критическое значение γ, указывающее на антисимметрию, равно –0.68, при объеме наблюдений $n = 100$, следовательно, в выборках (L – R) антисимметрия выявлена не была. Парные коэффициенты корреляции, показывающие силу связи между величиной признака и ФА, показали у *Tilia cordata* слабую корреляционную зависимость ($r = -0.11 \div 0.1$; $p < 0.05$). Слабая корреляционная зависимость между величинами ФА признаков позволила сделать вывод о независимости признаков и пригодности их для определения стабильности развития. Влияние на величину ФА различных факторов показано в табл. 2.

Таблица 2. Влияние вида, года, места сбора и совместного действия факторов на величину ФА

Table 2. Effect of species, year, gathering place and combined effect of factors on FA value

Источники вариации	*SS*	*df*	*MS*	*F*	*p*
Вид	0.161	1	0.161	149.77	0.000
Год сбора	0.016	2	0.008	7.62	0.001
Вид × год сбора	0.012	2	0.006	5.79	0.003
Место сбора	0.003	1	0.003	2.74	0.098
Вид × место сбора	0.005	1	0.005	4.31	0.038
Ошибка	1.168	943	0.001		

Примечание. Условные обозначения: *SS* – сумма квадратов; *df* – степень свободы; *MS* – средний квадрат; *F* – критерий Фишера; *p* – уровень статистической значимости.

Notes. *SS* – sum square; *df* – degree of freedom; *MS* – mean square; *F* – criterion of Fisher; *p* – level of statistical significance.

Фактически величина ФА зависела от вида, года сбора листовых пластин, но не зависела от расположения популяций.

Флуктуационная изменчивость

Как показано на рис. 2, на бульваре значение ФА только одного вида – липы плосколистной – было значительно выше по сравнению с контролем.

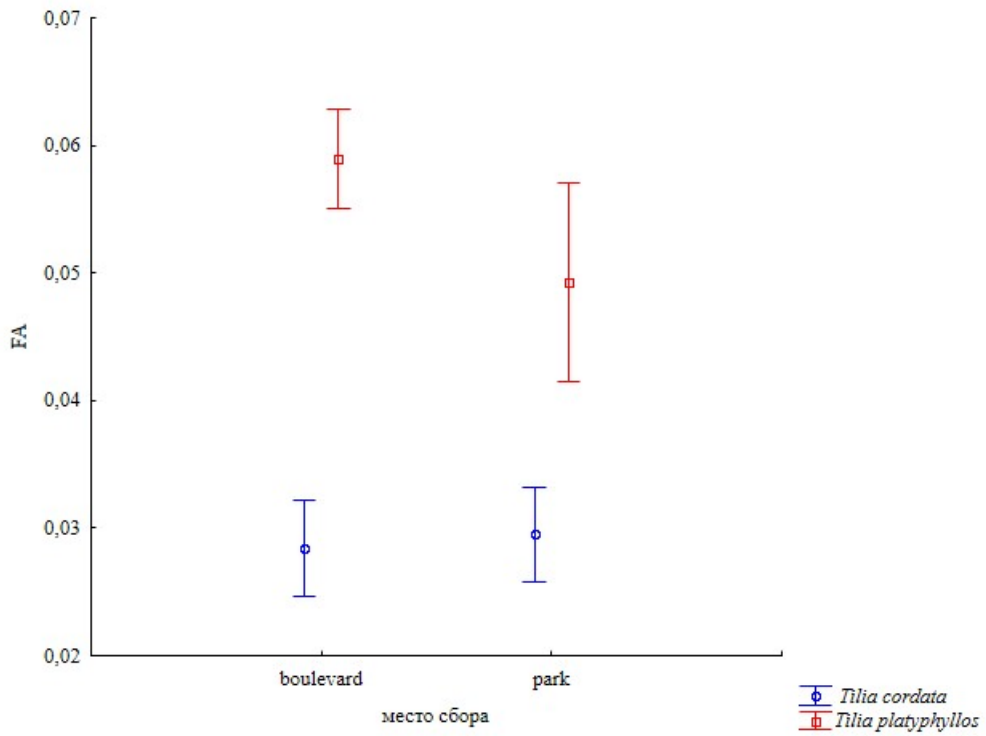


Рис. 2. Зависимость ФА от места сбора, ***F* (1;945)** = 4.31; *p* = 0.04. Вертикальные отрезки означают 95%-й доверительный интервал

Fig. 2. Dependence of FA on gathering place, ***F* (1;945)** = 4.31; *p* = 0.04. Vertical segments mean a 95 % confidence interval

Таким образом, липа плосколистная обладала флуктуационной изменчивостью, объясняемой действием 2 факторов: годом сбора и местом сбора материала. Наблюдения в 2017 г. выявили критические величины ФА только для липы плосколистной (рис. 3).

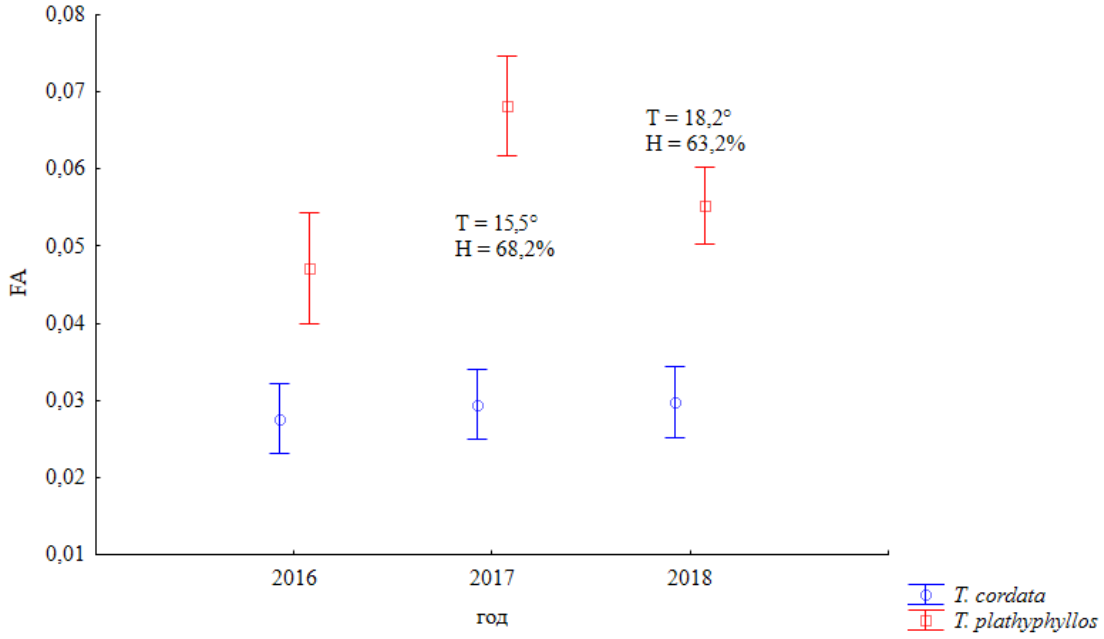


Рис. 3. Зависимость ФА от года сбора (в поле диаграммы – средняя годовая температура и влажность, среднее значение за май – август). *F* (2;943) = 5.79; *p* = 0.003. Вертикальные отрезки означают 95%-й доверительный интервал

Fig. 3. Dependence of FA on the year of collection (in the field of the diagram – average annual temperature and humidity, the average values for May – August). *F* (2;943) = 5.79; *p* = 0.003. Vertical segments mean a 95 % confidence interval

Пластическая изменчивость

Значимыми факторами, влиявшими на пластическую изменчивость листовых пластин, были видовая принадлежность и год сбора пластин (табл. 3).

Таблица 3. Влияние факторов на пластическую изменчивость

Table 3. Effect of some factors on phenotypic plasticity

Источники вариации	*SS*	*df*	*MS*	*F*	*p*
Вид	0.037	1	0.037	12.351	0.001
Год сбора	0.053	2	0.027	8.780	0.000
Место сбора	0.001	1	0.001	0.403	0.527
Вид × год сбора	0.039	2	0.019	6.412	0.003
Вид × место сбора	0.016	1	0.016	4.501	0.037
Ошибка	0.58	178	0.007		

Примечание. Условные обозначения: *SS* – сумма квадратов; *df* – степень свободы; *MS* – средний квадрат; *F* – критерий Фишера; *p* – уровень статистической значимости.

Notes. *SS* – sum square; *df* – degree of freedom; *MS* – mean square; *F* – criterion of Fisher; *p* – level of statistical significance.

Пластическая изменчивость была неодинакова у двух видов ($df = 62$; $p = 0.0002$) и зависела от года сбора ($df = 62$; $p = 0.006$). У липы широколистной показатели ПИ, как и ФА, были выше, чем у липы мелколистной ($p < 0.05$; рис. 4).

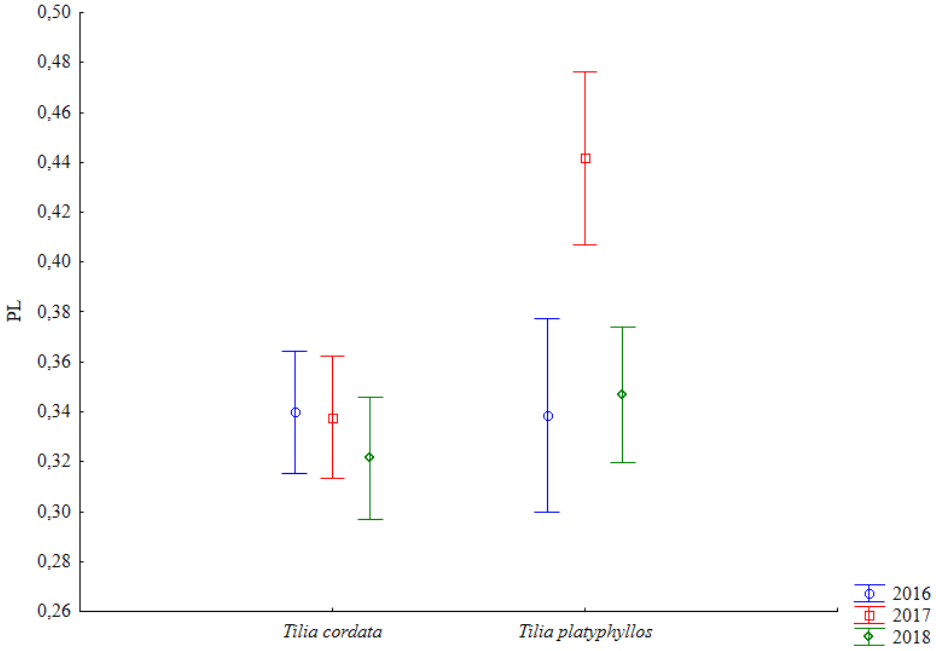


Рис. 4. Пластическая изменчивость, F (2;88) = 6.41; $p = 0.003$. Вертикальные отрезки означают 95%-й доверительный интервал.

Fig. 4. Plastic variation, F (2;88) = 6.41; $p = 0.003$. Vertical segments mean a 95 % confidence interval

2017 г. привел к повышению ФА только у липы широколистной, в этот год листовая пластина была значительно меньше: 44.34 ± 0.83 – в 2017 г.; 48.74 ± 1.04 – в 2016 г. и 46.85 ± 0.62 – в 2018 г. ($p < 0.001$). Не было получено статистически значимой

корреляционной связи между ПИ и средней величиной признака. Характеристики листовой пластины липы мелколистной оставались инвариантными в течение всего срока наблюдения.

Верификация результатов

Поскольку листовые пластины были неодинаковы по величине (около 30 % выборок), то в задачу верификации входило определить, существенно ли изменялась стандартная ошибка ME при определении ФА в зависимости от величины признака. Если связь «ФА – признак» была сильнее, чем связь «ошибка – признак», то это давало право положительно верифицировать статистическую значимость величины ФА (Palmer, Strobeck, 2003). Был проведен регрессионный анализ с оценкой коэффициента корреляции Пирсона, т. к. выборки, содержащие средние значения на дерево, обладали нормальным распределением. Отношение разности корреляционных коэффициентов к ошибке измерения ФА было проверено в *t*-тесте исходя из предположения о нормальности распределения такого отношения:

$$t_s = (r_{FA} - r_{ME}) / SE_{FA},$$

где t_s – статистический критерий различия коэффициентов корреляции; r_{FA} – значение r корреляционной связи между ФА и (R+ L)/2; r_{ME} – значение r корреляционной связи между ФА и ME; SE_{FA} – стандартная ошибка ФА.

Для обоих видов статистическое значение критерия t_s превышало табличное критериальное значение $t_s = 2.02$; $n = 40$ (липа мелколистная – 62.4, липа широколистная – 43.4). Таким образом, влияние ошибки измерения на величину ФА на уровне индивидуальной изменчивости было несущественно. Обобщенная линейная модель (GLM) не показала различия в полученной зависимости в выборках, сгруппированных по годам сбора или по месту сбора ($p > 0.05$), т. е. в разные годы и в разных популяциях ошибка измерения одинаково не влияла на ФА. Описанную проверку статистической значимости стандартной ошибки авторы считают принципиальной в случае работы с образцами пластин разной величины, что встречается нередко в подобных исследованиях.

Обсуждение

Выбор отдельных признаков для определения стабильности развития в противоположность интегративному пути вызывает определенное сомнение и может быть оправдан, только если существует точная оценка градиента действия факторов на величину ФА признака (Baranov, 2014b; Баранов и др., 2015, Зыков и др., 2015). В нашем случае нормализация с применением логарифмирования позволяла оперировать нормально распределенными величинами у всех 5 признаков, что можно рассматривать, скорее, как удачу. В то же время сохраняется интрига использовать отдельные признаки (один-два), наиболее чувствительные к поллютантам (Baranov, 2014a; Koroteeva et al., 2015). Известно, что пластичность растений обуславливается буферной емкостью морфологических структур, которая позволяет им активно адаптироваться к условиям среды (Debat, David, 2001; Klingenberg, 2003; Tonsor et al., 2013; Venâncio et al., 2016). Следовательно, стрессовое климатическое воздействие и химическое загрязнение на бульваре влияли на ПИ, адаптируя растение. Известно, что на Кольском полуострове в холодное лето происходило увеличение ФА листьев березы белой, при этом температура являлась более значимым фактором, чем загрязнение диоксидом серы и никелем (Valkama, Kozlov, 2001). Как и в случае березы, климатический фактор играл более важную роль, чем действие химических поллютантов.

Липа широколистная – более теплолюбивый вид, с более выраженной стенобионтностью к климатическим факторам и физико-химическим свойствам почвы. Причину повышения ФА листовых пластин мы видим в снижении роста пластин и снижении активности фотосинтеза во время холодного лета. Сказанное подтверждается индикаторными значениями теплолюбивой липы плосколистной,

которые смещены в правую положительную сторону (8–13) по сравнению с липой мелколистной (6–12 по шкале Цыганова).

Адаптацию липы широколистной к условиям среднерусской равнины авторы относят к одной из фаз реакции на стресс с повышением ФА листовых пластин. Следовательно, была подтверждена гипотеза о связи 2 видов изменчивости. Видовую генотипическую особенность этого интродуцента в виде повышенной пластической и флуктуационной изменчивости мы рассматриваем как «плату» за адаптацию в условиях климатических стрессовых факторов.

Заключение

Фенотипическая пластичность оказывает влияние на флуктуационную изменчивость (Houle, 2000; Sultan, 2003; Scheine, 2004; Lajus, Alekseev, 2003; Tucić et al., 2018). Стабильность развития представляется категорией, объясняющей процессы, обусловленные особенностями генотипа и внешней среды. ПИ – необязательный показатель, связанный корреляционной связью с ФА, но частое проявление, сопутствующее ФА. В данном случае повышенная пластическая изменчивость была фенотипическим отклонением, вызванным низкими температурами воздуха, а повышенная флуктуирующая асимметрия обуславливалась малым размером листовых пластин. Растущая пластина, как известно, развивается пульсирующе то в правом, то в левом направлении и обладает повышенной асимметричностью (Freeman et al., 1993). Известно, что атрибутом дестабилизации развития должно быть колебание дисперсии разности (L – R) в рамках одной величины признака (Palmer, Strobeck, 2003). В нашем случае пластичность развития листовых пластин была повышена, тем не менее ФА, хотя и повышенная, не являлась свидетельством снижения стабильности развития как отклонения в гомеостазе развития на биохимическом уровне (Klingenberg, 2003; Graham et al., 2010; Klingenberg, 2016).

Повышенная пластическая изменчивость в листовых пластинах липы плосколистной как видоспецифическое свойство, без дисбаланса в гомеостазе развития, должно учитываться в исследованиях, связанных с долгосрочным мониторингом стабильности развития древесных растений.

Библиография

Баранов С. Г., Зыков И. Е., Федорова Л. В. Изучение внутривидовой изменчивости липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) на основе билатеральной асимметрии листовых пластин // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 2 (30) С. 134–145.

Беляева Ю. В. Показатели флуктуирующей асимметрии *Betula pendula* Roth. в условиях антропогенного воздействия (на примере г. Тольятти) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. № 15. С. 3–7.

Ерофеева Е. А. Влияние автотранспортного загрязнения на скорость выхода из состояния зимнего покоя и окончание вегетации у липы мелколистной // Вестник ННГУ. 2011. № 2-2. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-avtotransportnogo-zagryazneniya-na-skorost-vyhoda-iz-sostoyaniya-zimnego-pokoya-i-okonchanie-vegetatsii-u-lipy-melkolistnoy (дата обращения: 25.08.2018).

Захаров В. М., Чубинишвили А. Т. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях . М.: Центр экологической политики России, 2001. 148 с.

Зорина А. А., Коросов А. В. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2007. Вып. 11. С. 28–36

Зыков И. Е., Федорова Л. В., Баранов С. Г. Оценка биоиндикационного значения уровня изменчивости параметров листовых пластинок липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) в условиях города Орехово-Зуево и Орехово-Зуевского района // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2015. № 1. С. 15–21.

Кищенко И. Т. Рост и развитие интродуцированных видов рода Tilia L. (tiliaceae) в

условиях Карелии // Arctic Evironmental Research. 2015. № 4. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/rost-i-razvitie-introdutsirovannyh-vidov-roda-tilia-l-tiliaceae-v-usloviyah-karelii (дата обращения: 25.08.2018).

Собчак Р. О., Афанасьева Т. Г., Копылов М. А. Оценка экологического состояния рекреационных зон методом флуктуирующей асимметрии листьев *Betula pendula* Roth. // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 368. С. 195–199.

Уфимцева М. Д., Терехина Н. В. Оценка экологического состояния Центрального района Санкт-Петербурга на основе экофитоиндикации // Вестник СПбГУ. Науки о Земле. 2017. № 2. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-ekologicheskogo-sostoyaniya-tsentralnogo-rayona-sankt-peterburga-na-osnove-ekofitoindikatsii (дата обращения: 25.08.2018).

Abley K., Locke J. C., Leyser H. O. Developmental mechanisms underlying variable, invariant and plastic phenotypes // Annals of botany. 2016. Apr. 1. Vol. 117 (5). P. 733–748.

Alados C. L., Navarro T., Escós J., Cabezudo B., Emlen J. M. Translational and fluctuating asymmetry as tools to detect stress in stress-adapted and nonadapted plants // International Journal of Plant Sciences. 2001. May. Vol. 162 (3). P. 607–616.

Anastasia Z. The formation of fluctuating asymmetry during individual development of *Betula pendula* // Principy Èkologii. 2014. Vol. 4. Jan. 1. P. 31–52.

Baranov S. G. Littleleaf Linden *Tilia cordata* (Mill.): Only Some Bilateral Traits Indicate Chemical Pollution Induced by Chemical Plant // Advances in Biological Research. 2014a. Vol. 8 (4). P. 143–148.

Baranov S. G. Use of morphogeometric method for study fluctuating asymmetry in leaves *Tilia cordata* under industrial pollution // Adv. Environ. Biol. 2014b. Vol. 8 (7). P. 2391–2398.

Baranov S. G. Use of a geometric morphometric method to determine the developmental stability of *Betula pendula* Roth. // Biology Bulletin. 2017. Sep. 1. Vol. 44 (5). P. 547–551.

Baranov S. G. Use of MorphoJ Soft Package for Phenotypic and Genotypic Variety Testing (English Oak Case Study) // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2018. Vol. 8. No 1. P. 22–30.

Bruschi, P., Grossoni P., Bussotti F. Within-and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) // Liebl. natural populations. Trees. 2003. Vol. 17 (2). P. 164–172.

Clarke G. M. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality // Environmental Pollution. 1993. Jan. 1. Vol. 82 (2). P. 207–211.

Cornelissen T., Stiling P., Drake B. Elevated CO_2 decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species // Global Change Biology. 2004. Jan. 1. Vol. 10 (1). P. 27–36. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2003.00712.x.

De Kroon H., Huber H., Stuefer J. F., and Van Groenendael J. M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants // New Phytol. 2005. Vol. 166. P. 73–82. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x.

Debat V., David P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability // Trends in Ecology & Evolution. 2001. Oct. 1. Vol. 16 (10). P. 555–561. DOI: org/10.1016/S0169-5347(01)02266-2.

Erofeeva E. A. Hormesis and paradoxical effects of Drooping Birch (*Betula pendula* Roth) parameters under motor traffic pollution // Dose-Response. 2015. Jun. 1. Vol. 13 (2). DOI: 10.1177/1559325815588508.

Freeman D. C., Graham J. H., Emlen J. M. Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesist // Genetica. 1993. No 89. P. 97–119.

Gilbert S. F., Bosch T. C., Ledón-Rettig C. Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents // Nature Reviews Genetics. 2015. Oct. Vol. 16 (10). P. 611.

Gostin I. Air pollution stress and plant response // Plant Responses to Air Pollution. 2016. P. 99–117.

Graham J. H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and

Applications // Symmetry. 2010. Vol. 2. P. 466–540. DOI: 10.3390/sym2020466.

Hochwender C. G., Fritz R. S. Fluctuating asymmetry in a Salix hybrid system: the importance of genetic versus environmental causes // Evolution. 1999. Apr. Vol. 53 (2). P. 408–416.

Hódar J. A. Leaf fluctuating asymmetry of Holm oak in response to drought under contrasting climatic conditions // Journal of arid environments. 2002. Oct. 1. Vol. 52 (2) P. 233–243.

Houle D. A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability // Journal of Evolutionary Biology. 13.4.2000. P. 720–730. Instab.: Causes and Consequences. Polak M, editor. Oxford University Press, 2003. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2000.00195.x.

Ivanov V. P., Ivanov Y. V., Marchenko S. I., Kuznetsov V. V. Application of fluctuating asymmetry indexes of silver birch leaves for diagnostics of plant communities under technogenic pollution // Russian journal of plant physiology. 2015. May 1. Vol. 62 (3). P. 340–348.

Kaligarič M., Tognetti R., Janžekovič F., Raschi A. Leaf Fluctuating Asymmetry of *Myrtus Communis L.*, Affected by Increases in Atmospheric CO_2 Concentration: Evidence from a Natural CO_2 Spring // Polish Journal of Environmental Studies. 2008. Jul. 1. Vol. 17 (4).

Klingenberg C. P. A developmental perspective on developmental instability: theory, models and mechanisms // Developmental instability: causes and consequences. 2003. P. 14–34.

Klingenberg, C. P., Duttke S., Whelan S., Kim M. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: A multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves // J. Evol. Biol. 2012. Vol. 25. P. 115–129.

Klingenberg C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics // Development genes and evolution. 2016. Jun. 1. Vol. 226 (3). P. 113–137. **DOI:** 10.1007/s00427-016-0539-2.

Koroteeva E. V., Veselkin D. V., Kuyantseva N. B., Chashchina O. E. The size, but not the fluctuating asymmetry of the leaf, of silver birch changes under the gradient influence of emissions of the Karabash Copper Smelter Plant // Doklady Biological Sciences. 2015. Vol. 460. No 3. P. 364–367. DOI: 10.1134/S0012496615010056.

Kozlov M. V., Cornelissen T., Gavrikov D. E., Kunavin M. A., Lama A. D., Milligan J. R., Zverev V., Zvereva E. L. Reproducibility of fluctuating asymmetry measurements in plants: Sources of variation and implications for study design // Ecological indicators. 2017. Feb. 1. Vol. 73. P. 733–740/ **DOI:** 10.1016/j.ecolind.2016.10.033

Kozlov M. V., Niemelä P. Drought is more stressful for Northern populations of Scots pine than low summer temperatures // Silva Fennica. 2003. Vol. 37. P. 175–180.

Kozlov M. V., Zverev V., Zvereva E. L. Do defoliating insects distinguish between symmetric and asymmetric leaves within a plant? // Ecological Entomology. 2018. Vol. 43 (5). P. 656–664.

Kozlov M. V., Zvereva E. L. Confirmation bias in studies of fluctuating asymmetry // Ecological indicators. 2015. Oct. 1. Vol. 57. P. 293–297. DOI: 10.1016/j.ecolind.2015.05.014.

Lajus D. L., Alekseev V. R. Phenotypic variation and developmental instability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in Daphnia // Journal of Limnology. 2004. Sep. 1. Vol. 63 (1). P. 37–44. DOI: 10.4081/jlimnol.2004.s1.37.

Lande R. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation // J. Evol. Biol. 2009. Vol. 22. P. 1435–1446. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x.

Lens L. U., Van Dongen S., Kark S. et al. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? // Biological Reviews. 2002. Feb. Vol.77 (1). P. 27–38. DOI: 10.1017S1464793101005796.

Leung B., Forbes M. R. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis // Ecoscience. 1996. Jan 1. Vol. 3 (4). P. 400–

413. DOI: 10.1080/11956860.1996.11682357.

Leung B., Forbes M. R., Houle D. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits // The American Naturalist. 2000. Jan. Vol. 155 (1). P. 101–115.

Palmer A. R., Strobeck C. H. Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited // Developmental Instab.: Causes and Consequences. Polak M, editor. Oxford University Press, 2003. P. 279–319.

Royer D. L., Meyerson L. A., Robertson K. M., and Adams J. M. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum* // PLoS ONE. 2009. Vol. 4(10). DOI: 10.1371/journal.pone.0007653.

Scheiner S. M. The genetics of phenotypic plasticity. XIII. Interactions with developmental instability // Ecology and evolution. 2014. Apr. 1. Vol. 4 (8). P. 1347–1360. DOI: 10.1002/ece3.1039.

Sultan S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development // Evolution & development. 2003. Jan. 1. Vol. 5 (1). P. 25–33. DOI: 10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x.

Takahashi K. H. Multiple modes of canalization: links between genetic, environmental canalizations and developmental stability, and their trait-specificity // Seminars Cell & developmental biology. 2018. May 22. DOI: 10.1016/j.semcdb.2018.05.018.

Tonsor S. J., Elnaccash T. W., Scheiner S. M. Developmental instability is genetically correlated with phenotypic plasticity, constraining heritability, and fitness // Evolution. 2013. Oct. 1. Vol. 67 (10). P. 2923–2935. DOI: 10.1111/evo.12175.

Tucić B., Budečević S., Manitašević Jovanović S. et al. Phenotypic plasticity in response to environmental heterogeneity contributes to fluctuating asymmetry in plants: first empirical evidence // Journal of Evolutionary Biology. 2018. Vol. 31 (2). P. 197–210. DOI: 10.5061/dryad.8th5m.

Valkama J., Kozlov M. V. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area // Journal of Applied Ecology. 2001. Vol. 38. P. 665–673.

Veličković M. V. Reduced developmental stability in *Tilia cordata* leaves: effects of disturbed environment // Periodicum biologorum. 2010. Sep. 1. Vol. 112 (3). P. 273–281. P. 296–303.

Venâncio Henrique, Estevao Alves-Silva and Jean Carlos Santos. Leaf phenotypic variation and developmental instability in relation to different light regimes // Acta Botanica Brasilica. **2016.** Vol.**30 (2).** P. 296–303. DOI: 10.1590/0102-33062016abb0081

Wuytack T., Wuyts K., Van Dongen S., Baeten L., Kardel F., Verheyen K., Samson R. The effect of air pollution and other environmental stressors on leaf fluctuating asymmetry and specific leaf area of Salix alba L. // Environmental pollution. 2011. Oct. 1. Vol. 159 (10). P. 2405–2411.doi.org/10.1016/j.envpol.2011.06.037

Zverev V., Lama A. D., Kozlov M. V. Fluctuating asymmetry of birch leaves did not increase with pollution and drought stress in a controlled experiment // Ecological indicators. 2018. Jan. 31. Vol. 84. P. 283–289.DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.08.058

Zvereva E. L., Kozlov M. V., Haukioja E. Stress responses of Salix borealis to pollution and defoliation // Journal of Applied Ecology. 1997. Vol. 34 (6) Dec. 1. P. 1387–1396. DOI: 10.2307/2405256.

Zvereva E. L., Kozlov M. V., Niemelä P., Haukioja E. Delayed induced resistance and increase in leaf fluctuating asymmetry as responses of *Salix borealis* to insect herbivory // Oecologia. 1997. Feb. 1. Vol. 109 (3). P. 368–373.

Благодарности

Авторы приносят благодарность сотрудникам Первого Московского государственного медицинского университета им. И. М. Сеченова за сбор и подготовку гербарного материала.

INFLUENCE OF CLIMATIC FACTOR ON PLASTICITY AND ASYMMETRY OF LAMINAS OF GENUS TILIA L. SPECIES

BARANOV Sergey Gennadevich	*Ph.D., A.G. and N.G.Stoletov Vladimir State University (Russia 600000, Vladimir Gorky st., 87), bar.serg58@gmail.com*
ZYKOV Igor Evgenyevich	*State humanitarian technological University (142611 Orekhovo-Zuyevo Zelenaya st., 22), zykov-oz@yandex.ru*
FYODOROVA Lyubov Valeryevna	*Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education I.M. Sechenov First Moscow State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation (Sechenov University) (119991, Moscow, Trubetskay st., 8-2), fedorova-oz@yandex.ru*

Keywords: Tilia cordata, Tilia platyphyllos, fluctuating asymmetry, phenotypic plasticity, stability of development, fluctuation variability

Reviewer: I. Popova

Received on: 01 September 2018
Published on: 28 March 2019

Summary: The properties of bilaterally symmetric laminas of two types: small-leaved limes (Tiliacordata Mill.) and linden broadleaf ones (Tilia platyphyllos Scop.) were compared in the contaminated zone and in the control one (Moscow, 2016–2018). The fluctuating asymmetry (FA) depended on the year and gathering place of laminas, while the plastic variability depended on the year of gathering. The value of FA was higher in T. platyphyllos than in T. cordata. In 2017, the FA of Tilia platyphyllos in the park area (control) was lower than on a traffic highway. The reasons for the increase of the FA were: a) the cold summer of 2017, which inhibited the laminas growth and increased the plastic variability of metric traits; b) motor vehicle pollution. Thus, the climatic conditions of the year contributed to both fluctuation and plastic variability that did not mean a change in the stability of development.

References

Takahashi K. H. Multiple modes of canalization: links between genetic, environmental canalizations and developmental stability, and their trait-specificity, Seminars Cell & developmental biology. 2018. May 22. DOI: 10.1016/j.semcdb.2018.05.018.

Abley K., Locke J. C., Leyser H. O. Developmental mechanisms underlying variable, invariant and plastic phenotypes, Annals of botany. 2016. Apr. 1. Vol. 117 (5). P. 733–748.

Alados C. L., Navarro T., Escós J., Cabezudo B., Emlen J. M. Translational and fluctuating asymmetry as tools to detect stress in stress-adapted and nonadapted plants, International Journal of Plant Sciences. 2001. May. Vol. 162 (3). P. 607–616.

Anastasia Z. The formation of fluctuating asymmetry during individual development of Vetula pendula, Principy Èkologii. 2014. Vol. 4. Jan. 1. P. 31–52.

Baranov S. G. Zykov I. E. Fedorova L. V. Investigation of intraspecific variability of little-leaved linden (Tilia cordata Mill.) on the basis of bilateral asimmetry of laminas, Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 2015. No. 2 (30) C. 134–145.

Baranov S. G. Littleleaf Linden Tilia cordata (Mill.): Only Some Bilateral Traits Indicate Chemical Pollution Induced by Chemical Plant, Advances in Biological Research. 2014a. Vol. 8

(4). P. 143–148.

Baranov S. G. Use of MorphoJ Soft Package for Phenotypic and Genotypic Variety Testing (English Oak Case Study), Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2018. Vol. 8. No 1. P. 22–30.

Baranov S. G. Use of a geometric morphometric method to determine the developmental stability of Betula pendula Roth., Biology Bulletin. 2017. Sep. 1. Vol. 44 (5). P. 547–551.

Baranov S. G. Use of morphogeometric method for study fluctuating asymmetry in leaves Tilia cordata under industrial pollution, Adv. Environ. Biol. 2014b. Vol. 8 (7). P. 2391–2398.

Belyaeva Yu. V. Indicators of fluctuating asymmetry Betula pendula Roth. in conditions of anthropogenic impact, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2013. No. 15. P. 3–7.

Bruschi, P., Grossoni P., Bussotti F. Within-and among-tree variation in leaf morphology of Quercus petraea (Matt.), Liebl. natural populations. Trees. 2003. Vol. 17 (2). P. 164–172.

Clarke G. M. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality, Environmental Pollution. 1993. Jan. 1. Vol. 82 (2). P. 207–211.

Cornelissen T., Stiling P., Drake B. Elevated CO2 decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species, Global Change Biology. 2004. Jan. 1. Vol. 10 (1). P. 27–36. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2003.00712.x.

De Kroon H., Huber H., Stuefer J. F., and Van Groenendael J. M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants, New Phytol. 2005. Vol. 166. P. 73–82. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01310.x.

Debat V., David P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability, Trends in Ecology & Evolution. 2001. Oct. 1. Vol. 16 (10). P. 555–561. DOI: org/10.1016/S0169-5347(01)02266-2.

Erofeeva E. A. Effect of motor vehicle pollution on the rate of exit from winter dormancy and termination of vegetation in little-leaved linden, Vestnik NNGU. 2011. No. 2-2. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-avtotransportnogo-zagryazneniya-na-skorost-vyhoda-iz-sostoyaniya-zimnego-pokoya-i-okonchanie-vegetatsii-u-lipy-melkolistnoy (data obrascheniya: 25.08.2018).

Erofeeva E. A. Hormesis and paradoxical effects of Drooping Birch (Betula pendula Roth) parameters under motor traffic pollution, Dose-Response. 2015. Jun. 1. Vol. 13 (2). DOI: 10.1177/1559325815588508.

Freeman D. P., Graham J. H., Emlen J. M. Developmental stability in plants: symmetries, stress and epigenesist, Genetica. 1993. No 89. P. 97–119.

Gilbert S. F., Bosch T. C., Ledón-Rettig C. Eco-Evo-Devo: developmental symbiosis and developmental plasticity as evolutionary agents, Nature Reviews Genetics. 2015. Oct. Vol. 16 (10). P. 611.

Gostin I. Air pollution stress and plant response, Plant Responses to Air Pollution. 2016. P. 99–117.

Graham J. H., Raz S., Hel-Or H., Nevo E. Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications, Symmetry. 2010. Vol. 2. P. 466–540. DOI: 10.3390/sym2020466.

Hódar J. A. Leaf fluctuating asymmetry of Holm oak in response to drought under contrasting climatic conditions, Journal of arid environments. 2002. Oct. 1. Vol. 52 (2) P. 233–243.

Hochwender C. G., Fritz R. S. Fluctuating asymmetry in a Salix hybrid system: the importance of genetic versus environmental causes, Evolution. 1999. Apr. Vol. 53 (2). P. 408–416.

Houle D. A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability, Journal of Evolutionary Biology. 13.4.2000. P. 720–730. Instab.: Causes and Consequences. Polak M, editor. Oxford University Press, 2003. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2000.00195.x.

Ivanov V. P., Ivanov Y. V., Marchenko S. I., Kuznetsov V. V. Application of fluctuating

asymmetry indexes of silver birch leaves for diagnostics of plant communities under technogenic pollution, Russian journal of plant physiology. 2015. May 1. Vol. 62 (3). P. 340–348.

Kaligarič M., Tognetti R., Janžekovič F., Raschi A. Leaf Fluctuating Asymmetry of Myrtus Communis L., Affected by Increases in Atmospheric CO2 Concentration: Evidence from a Natural CO2 Spring, Polish Journal of Environmental Studies. 2008. Jul. 1. Vol. 17 (4).

Kischenko I. T. Tilia L. Growth and development of introduced species of genus Tilia L. (tiliaceae) in conditions of Karelia, Arctic Evironmental Research. 2015. No. 4. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/rost-i-razvitie-introdutsirovannyh-vidov-roda-tilia-l-tiliaceae-v-usloviyah-karelii (data obrascheniya: 25.08.2018).

Klingenberg C. P. A developmental perspective on developmental instability: theory, models and mechanisms, Developmental instability: causes and consequences. 2003. P. 14–34.

Klingenberg C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics, Development genes and evolution. 2016. Jun. 1. Vol. 226 (3). P. 113–137. DOI: 10.1007/s00427-016-0539-2.

Klingenberg, C. P., Duttke S., Whelan S., Kim M. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: A multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves, J. Evol. Biol. 2012. Vol. 25. P. 115–129.

Koroteeva E. V., Veselkin D. V., Kuyantseva N. B., Chashchina O. E. The size, but not the fluctuating asymmetry of the leaf, of silver birch changes under the gradient influence of emissions of the Karabash Copper Smelter Plant, Doklady Biological Sciences. 2015. Vol. 460. No 3. P. 364–367. DOI: 10.1134/S0012496615010056.

Kozlov M. V., Cornelissen T., Gavrikov D. E., Kunavin M. A., Lama A. D., Milligan J. R., Zverev V., Zvereva E. L. Reproducibility of fluctuating asymmetry measurements in plants: Sources of variation and implications for study design, Ecological indicators. 2017. Feb. 1. Vol. 73. P. 733–740/ DOI: 10.1016/j.ecolind.2016.10.033

Kozlov M. V., Niemelä P. Drought is more stressful for Northern populations of Scots pine than low summer temperatures, Silva Fennica. 2003. Vol. 37. P. 175–180.

Kozlov M. V., Zverev V., Zvereva E. L. Do defoliating insects distinguish between symmetric and asymmetric leaves within a plant?, Ecological Entomology. 2018. Vol. 43 (5). P. 656–664.

Kozlov M. V., Zvereva E. L. Confirmation bias in studies of fluctuating asymmetry, Ecological indicators. 2015. Oct. 1. Vol. 57. P. 293–297. DOI: 10.1016/j.ecolind.2015.05.014.

Lajus D. L., Alekseev V. R. Phenotypic variation and developmental instability of life-history traits: a theory and a case study on within-population variation of resting eggs formation in Daphnia, Journal of Limnology. 2004. Sep. 1. Vol. 63 (1). P. 37–44. DOI: 10.4081/jlimnol.2004.s1.37.

Lande R. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation, J. Evol. Biol. 2009. Vol. 22. P. 1435–1446. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x.

Lens L. U., Van Dongen S., Kark S. et al. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies?, Biological Reviews. 2002. Feb. Vol.77 (1). P. 27–38. DOI: 10.1017S1464793101005796.

Leung B., Forbes M. R. Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis, Ecoscience. 1996. Jan 1. Vol. 3 (4). P. 400–413. DOI: 10.1080/11956860.1996.11682357.

Leung B., Forbes M. R., Houle D. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits, The American Naturalist. 2000. Jan. Vol. 155 (1). P. 101–115.

Palmer A. R., Strobeck C. H. Fluctuating Asymmetry Analyses Revisited, Developmental Instab.: Causes and Consequences. Polak M, editor. Oxford University Press, 2003. P. 279–319.

Royer D. L., Meyerson L. A., Robertson K. M., and Adams J. M. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in Acer rubrum, PLoS ONE. 2009. Vol. 4(10). DOI:

10.1371/journal.pone.0007653.

Scheiner S. M. The genetics of phenotypic plasticity. XIII. Interactions with developmental instability, Ecology and evolution. 2014. Apr. 1. Vol. 4 (8). P. 1347–1360. DOI: 10.1002/ece3.1039.

Sobchak R. O. Afanas'eva T. G. Kopylov M. A. Estimation of the ecological state of recreational zones by the method of fluctuating asymmetry of leaves Betula pendula Roth., Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. 2013. No. 368. P. 195–199.

Sultan S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development, Evolution & development. 2003. Jan. 1. Vol. 5 (1). P. 25–33. DOI: 10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x.

Tonsor S. J., Elnaccash T. W., Scheiner S. M. Developmental instability is genetically correlated with phenotypic plasticity, constraining heritability, and fitness, Evolution. 2013. Oct. 1. Vol. 67 (10). P. 2923–2935. DOI: 10.1111/evo.12175.

Tucić B., Budečević S., Manitašević Jovanović S. et al. Phenotypic plasticity in response to environmental heterogeneity contributes to fluctuating asymmetry in plants: first empirical evidence, Journal of Evolutionary Biology. 2018. Vol. 31 (2). P. 197–210. DOI: 10.5061/dryad.8th5m.

Ufimceva M. D. Terehina N. V. Estimation of ecological state of the central region of Saint-Petersburg on the basis of ecophitoindication, Vestnik SPbGU. Nauki o Zemle. 2017. No. 2. URL: https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-ekologicheskogo-sostoyaniya-tsentralnogo-rayona-sankt-peterburga-na-osnove-ekofitoindikatsii (data obrascheniya: 25.08.2018).

Valkama J., Kozlov M. V. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area, Journal of Applied Ecology. 2001. Vol. 38. P. 665–673.

Veličković M. V. Reduced developmental stability in Tilia cordata leaves: effects of disturbed environment, Periodicum biologorum. 2010. Sep. 1. Vol. 112 (3). P. 273–281. P. 296–303.

Venâncio Henrique, Estevao Alves-Silva and Jean Carlos Santos. Leaf phenotypic variation and developmental instability in relation to different light regimes, Acta Botanica Brasilica. 2016. Vol.30 (2). P. 296–303. DOI: 10.1590/0102-33062016abb0081

Wuytack T., Wuyts K., Van Dongen S., Baeten L., Kardel F., Verheyen K., Samson R. The effect of air pollution and other environmental stressors on leaf fluctuating asymmetry and specific leaf area of Salix alba L., Environmental pollution. 2011. Oct. 1. Vol. 159 (10). P. 2405–2411.doi.org/10.1016/j.envpol.2011.06.037

Zaharov V. M. Chubinishvili A. T. Environmental health monitoring in protected natural areas. M.: Centr ekologicheskoy politiki Rossii, 2001. 148 p.

Zorina A. A. Korosov A. V. Characteristic of the fluctuation asymmetry of leaf of two species of birches in Karelia, Trudy Karel'skogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk. 2007. Vyp. 11. P. 28–36

Zverev V., Lama A. D., Kozlov M. V. Fluctuating asymmetry of birch leaves did not increase with pollution and drought stress in a controlled experiment, Ecological indicators. 2018. Jan. 31. Vol. 84. P. 283–289.DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.08.058

Zvereva E. L., Kozlov M. V., Haukioja E. Stress responses of Salix borealis to pollution and defoliation, Journal of Applied Ecology. 1997. Vol. 34 (6) Dec. 1. P. 1387–1396. DOI: 10.2307/2405256.

Zvereva E. L., Kozlov M. V., Niemelä P., Haukioja E. Delayed induced resistance and increase in leaf fluctuating asymmetry as responses of Salix borealis to insect herbivory, Oecologia. 1997. Feb. 1. Vol. 109 (3). P. 368–373.

Zykov I. E. Fedorova L. V. Baranov S. G. Assessment of the biological value of the level of variability of the parameters of leaf blades of small-leaved linden (Tilia cordata Mill.) in the city of Orekhovo-Zuevo and Orekhovo-Zuevo region, Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki. 2015. No. 1. P. 15–21.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 28.081.8(470.12)

ВЛИЯНИЕ ОСВОЕННОСТИ ВОДОСБОРА РЕКИ ВЕРХНЕЙ СУХОНЫ (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ) НА ЗООБЕНТОС ЕЕ ПРИТОКОВ

ИВИЧЕВА Ксения Николаевна	*Вологодский филиал ФГБНУ "ВНИРО" (Вологда, ул. Левичева, 5), ksenya.ivicheva@gmail.com*
ФИЛОНЕНКО Игорь Владимирович	*Вологодский филиал ФГБНУ "ВНИРО" (Вологда, ул. Левичева, 5), igor_filonenko@mail.ru*

Ключевые слова:
зообентос, антропогенная нагрузка, ГИС, биотические индексы, качество вод

Получена:
22 ноября 2018 года
Подписана к печати:
26 марта 2019 года

Аннотация. Впервые для Вологодской области рассмотрено влияние хозяйственной деятельности на водосборе на структуру сообществ зообентоса на примере притоков реки Сухоны (Вологодская область). Полевые исследования проведены в 2010–2013 гг. на 10 створах 6 рек (Вологда, Лоста, Лухта, Комья, Черный Шингарь, Белый Шингарь). Всего было отобрано 292 пробы. Беспозвоночные идентифицировались до наименьшего определяемого таксона. Для оценки качества вод рассчитывались индексы видового разнообразия (Шеннона – Уивера, Маргалефа, Симпсона), биотические индексы (Trent Biotic Index, Belgian Biotic Index), сапробность, индекс Гуднайта – Уитлея. С применением ГИС-технологий рассчитаны площади водосборов и земель с разными видами антропогенной нагрузки. Для расчета плотности населения использованы данные переписи. При приближении к городу происходит уменьшение видового богатства с выпадением наиболее чувствительных таксонов. Наблюдается изменение структуры сообществ донных макробеспозвоночных: количественные показатели олигохет увеличиваются, всех остальных таксонов – уменьшаются. Индексы видового разнообразия, биотические индексы при приближении к городу уменьшаются, сапробность, индекс Гуднайта – Уитлея, наоборот, увеличиваются. С приближением к городу Вологде отмечается уменьшение лесистости территории и увеличение доли урбанизированных земель и земель, занятых сельским хозяйством, а также плотности населения. Отмечена положительная достоверная корреляция плотности населения и площадей населенных пунктов с количественными показателями олигохет и хирономид, индексами TBI, сапробностью. Отрицательная достоверная корреляция – с видовым богатством, индексами видового разнообразия, биотическими индексами TBI и BBI. Леса и сельскохозяйственные угодья не показывают достоверной корреляции с параметрами зообентоса из-за высокой доли урбанизации. Наибольшие значения корреляции отмечены для индексов Гуднайта – Уитлея и TBI, данные индексы являются наиболее информативными. Полученные закономерности могут экстраполироваться на относительно большую территорию. Использованные методы ГИС желательно применять на этапе подготовки к биомониторинговым исследованиям.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Деятельность человека может приводить к ухудшению качества поверхностных вод. Наряду с прямыми сбросам, выделяют такие типы антропогенной нагрузки на водотоки, как фрагментация русла, биозагрязнение и нарушение водосборов (Vörösmarty et al., 2010). Под нарушением водосборов понимают их распашку, выпас скота, осушение болот и покрытие непроницаемыми для стока территориями (например, асфальтовое покрытие). Леса, равномерно распределяя поверхностный сток в течение года, являются показателем целостности водосбора. На распаханных и вытоптанных скотом территориях увеличивается эрозия, вносимые на поля удобрения частично попадают в водоток (Gao et al., 2014). Болота формируют специфические условия на водосборе, которые в значительной степени определяют состав и структуру их гидробиоценозов (Филиппов, 2017). Непроницаемые для стока территории характерны для урбанизированных и субурбанизированных территорий.

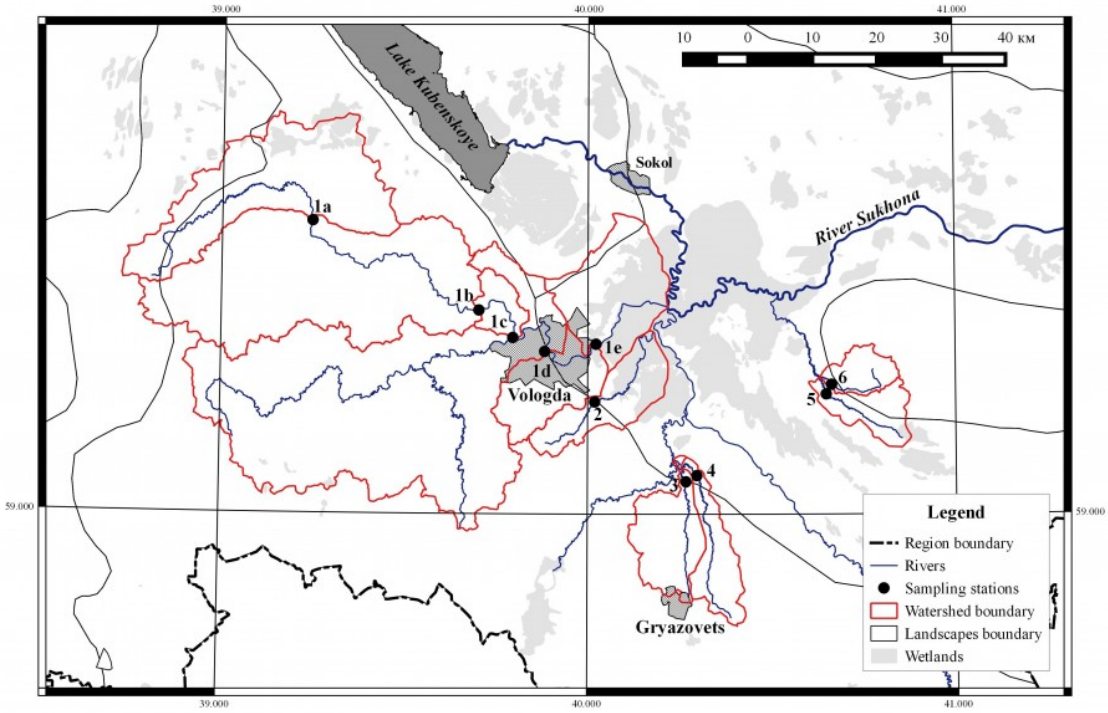
Урбанизированные территории характеризуются увеличением ливневого стока и усилением эрозии, а в наших условиях еще и прямыми сбросами в водоток. Поэтому говорят о комплексном воздействии урбанизированных территорий на водоток (Grizzetti et al., 2017; Kuzmanovic et al., 2016; Wang et al., 2016). Близким к степени урбанизации показателем является также плотность населения на водосборе (Luck, 2007).

Зообентос, благодаря длительным жизненным циклам и четкой локализации на участке дна, является общепризнанным индикатором экологического состояния водоема (Шитиков и др., 2005), широко используется в мировой практике и рекомендуется для оценки экологического состояния рек на территории Евросоюза (Anonymous. European Commission Directive, 2000). Влияние антропогенной нагрузки на водосборе на сообщества зообентоса и качество вод, оцененное по зообентосу, показано в ряде статей. Так, негативное влияние вырубок на качество вод на примере территории Республики Коми показано в работе М. А. Батуриной с соавторами (Батурина и др., 2017). В то же время в работе (Boggs et al., 2016) на примере территории штата Флорида продемонстрировано отсутствие негативного влияния вырубок на водосборе на сообщества зообентоса при соблюдении технологических процессов. Негативное влияние присутствия сельскохозяйственных угодий на территории водосбора на качество вод для территорий Китая, Европы и Северной Африки показано в работах (Kuzmanovic et al., 2016; Wang et al., 2016; Lakew, Moog, 2015). В ряде исследований на примере территории Франции и Бразилии доказано, что сельское хозяйство влияет на сообщества зообентоса лишь в узком прибрежном коридоре (Tanaka et al., 2016; Marzin et al., 2013). Наибольший вред сообществам зообентоса наносит степень урбанизации водосбора, что показано на примере Китая (Wang et al., 2016), Эфиопии (Lakew, Moog, 2015), Австралии (Davies et al., 2010), Европы (Kuzmanovic et al., 2016).

Цель настоящей работы заключалась в рассмотрении влияния хозяйственной деятельности на водосборе на сообщества донных организмов и качество вод водотоков на примере территории Вологодской области.

Материалы

Исследования проводились на 6 реках, относящихся к бассейну Верхней Сухоны (рисунок). Река Вологда относится к группе средних, остальные водотоки – к малым. На р. Вологда заложено 5 створов отбора проб, на остальных реках – по 1. Участки водотоков выше створов отбора проб и сами створы расположены в пределах трех ландшафтов: моренных возвышенностей Вологодско-Грязовецкой и Авнига и озерно-ледниковой Присухонской низины. Отбор проб производился в 2010–2013 гг. Характеристики створов приведены в табл. 1.



Территория исследований и створы отбора проб: 1a – р. Вологда в верховьях; 1b – р. Вологда в водохранилище; 1c – р. Вологда выше города; 1d – р. Вологда в центре города; 1e – р. Вологда ниже города; 2 – р. Лоста; 3 – р. Лухта; 4 – р. Комья; 5 – р. Черный Шингарь; 6 – р. Белый Шингарь

Study area and sampling sites: 1a – Vologda river upstream; 1b – Vologda river reservoir; 1c – Vologda river, upstream the city; 1d – Vologda river in city center; 1e – Vologda river, downstream the city; 2 – Losta river; 3 – Luhta river; 4 – Kom’ya river; 5 – Cherny Shingar’ river; 6 – Bely Shingar’ river

Таблица 1. Основные физические характеристики водотоков
Table 1. Main physical characteristics of streams

№	Минимальная – максимальная ширина в створе, м	Минимальная – максимальная глубина в створе, м	Скорость течения, м/с	Грунт	Ландшафт
1a	11–14	0.3–1	0.4	крупный песок, гравий, валуны	В-Г
1b	40–43	0.5–5	0.01	заиленный песок	В-Г
1c	33–37	0.5–3.5	0.01	заиленный песок	В-Г
1d	68–72	0.5–4	0.01	песок, детрит	Пс
1e	88–90	0.5–3	0.01	ил, детрит	Пс
2	3–4	0.5–1.2	0.01	ил с детритом	В-Г – Пс
3	3–5	0.2–1	0.01	песок с детритом	В-Г – Пс
4	4–5	0.3–1	0.01	песок с детритом	В-Г – Пс
5	3–5	1–1.5	0.01	песок, ил с детритом	Пс
6	2.5–3.5	0.2–0.6	0.4	песок	Ав

Примечение: В-Г – Вологодско-Грязовецкая возвышенность, Пс – Присухонская

низина, Ав – возвышенность Авнига.

Методы

Отбор проб производился авторами на 10 створах согласно гидробиологическим методикам, принятым в ФГБНУ «ГосНИОРХ» (Лобуничева и др., 2013). На каменистых грунтах пробы отбирались путем промывки камней через газ (часть проб в верхнем течении р. Вологда). На мягких грунтах (песок, ил, глина) и в зарослях макрофитов пробы отбирали дночерпателем Гр-91 с площадью захвата 0.0045 м^2, использовался газ с ячеей 250 мкм. Каждая проба состояла из трех выемок грунта. Пробы фиксировались 40%-ным формалином. Определение организмов до вида осуществлялось по определительным ключам. В случае невозможности идентификации организма до вида, определение производилось до наименьшего определяемого таксона. Всего собрано и обработано 292 пробы зообентоса, из них по р. Вологда – 180, по малым рекам – 112.

Расчет индексов видового разнообразия (Шеннона – Уивера, Маргалефа, Симпсона) производился в программе Past. Для оценки качества воды и экологического состояния рассчитывались индексы: Гуднайта – Уитлея, биотический индекс Вудивиса (TBI), Belgian Biotic Index (BBI), Family Biotic Index (FBI) (Семенченко, 2004), сапробность (Sladecek, 1973).

Для каждого водотока проводилось построение водосборных бассейнов и участков бассейнов до створов инструментами группы Hydrology ArcGis на основе данных Shuttle radar topographic mission (SRTM) (Jarvis et al., 2008). В дальнейшем в пределах водосборов 10 створов рассчитывалась плотность населения и площади земель, занятых населенными пунктами, сельхозугодиями (в эту группу включены пашни, пастбища, сенокосы), лесами и болотами. Анализ данных осуществлялся путем визуального дешифрирования в программе Quantum GIS. Подробная методика дешифрирования данных зондирования земли описана в (Ивичева, Филоненко, 2017).

Для оценки взаимосвязи экологического состояния вод водотоков и нагрузки на водосбор использован метод корреляции Спирмена.

Результаты

Качество вод в водотоке зависит от хозяйственной деятельности на территории его водосбора. Подробное описание хозяйственной деятельности на водосборе приведено в работе (Ивичева, Филоненко, 2017). На водосборе р. Вологда вниз по течению наблюдается увеличение плотности населения, что взаимосвязано с расположением в пределах водосбора города Вологды (табл. 2). Среди малых рек наименьшая плотность населения на водосборе отмечена для рек Черный Шингарь и Комья, наибольшая – Лухта и Лоста. С приближением к городу как вниз по течению р. Вологда, так и в ряду малых рек отмечается уменьшение лесистости водосборов, увеличивается доля открытых территорий.

Таблица 2. Площадь водосбора, плотность населения и землепользование
Table 2. Watershed area, population density and land utilization

№	Площадь водосбора в створе, км^2	Плотность населения в створе, чел./км^2	Леса, %	Эксплуатируемые сельхозугодия, %	Населенные пункты, %
1a	477.2	1.76	65.82	19.40	1.19
1b	1280.4	11.04	64.42	24.13	2.52
1c	1335.4	13.44	62.71	25.43	3.10
1d	2529.4	78.18	60.41	25.91	5.46
1e	2685.4	130.53	57.25	26.35	7.67
2	55.4	29.91	35.02	57.40	5.96

3	143.8	30.62	45.76	46.11	4.59
4	103.3	0.98	59.34	35.33	0.97
5	81.7	0.81	76.74	11.75	0.37
6	54.1	5.36	57.49	29.94	2.96

Всего в составе донных сообществ притоков Верхней Сухоны обнаружено 224 вида и таксона надвидового ранга бентосных организмов. Наиболее распространенной группой являются насекомые (153 вида), из них хирономид – 65 видов. Среди олигохет отмечено 22 вида.

Подробное описание зообентоса района исследования приводится в работах (Ивичева, 2016, 2017). Далее рассматриваются только некоторые характеристики сообществ донных организмов, значимые для настоящей статьи.

Наибольшее число видов зообентоса отмечено в верховьях р. Вологда (1а) (табл. 3). Ниже по течению данной реки наблюдается уменьшение видового богатства. В ряду рек Белый Шингарь – Лоста также происходит снижение числа видов: чем ближе водоток к областному центру, тем меньше видов в нем регистрируется. Количество видов насекомых снижается пропорционально снижению видового богатства. При приближении к г. Вологде постепенно выпадают наиболее чувствительные таксоны зообентоса (ручейники, поденки, стрекозы, жуки). Вблизи города и на его территории подавляющее большинство видов составляют олигохеты и хирономиды.

Таблица 3. Общее число видов и доля видов некоторых групп зообентоса в створах

Table 3. Total number of species and the share of species in some groups of zoobenthos in catchments

№	Число видов	Число видов насекомых	Число видов Chironomidae, %	Число видов Oligochaeta, %
1a	101	80	32	9
1b	72	49	47	11
1c	85	43	33	12
1d	74	42	41	18
1e	16	11	56	19
2	51	32	37	10
3	85	57	35	8
4	66	39	30	8
5	71	43	30	11
6	94	67	40	9

Численность и биомасса на разных станциях в течение сезона колеблются в широких пределах. Высокие количественные показатели могут наблюдаться как на хорошо аэрируемых плесах и перекатах в верхнем течении, так и при повышенном содержании органических веществ в нижнем. В обоих случаях донные сообщества состоят из разных таксонов зообентоса. Структура сообществ зообентоса изменяется при приближении к городу: увеличивается доля олигохет, уменьшается относительная численность насекомых (табл. 4).

Таблица 4. Относительная численность и биомасса (%) некоторых групп зообентоса

Table 4. Relative abundance and biomass (%) of some groups of zoobenthos

№	Численность Oligochaeta, %	Численность Mollusca, %	Численность насекомых, %	Биомасса Oligochaeta, %
1a	6.9	12.3	79.2	1.8
1b	18.9	17.7	63.1	11.9
1c	37.5	16.8	45.7	40.4
1d	60.2	9.0	28.1	29.9
1e	92.1	0.1	7.6	91.2
2	39.2	21.2	35.6	9.7
3	33.1	21.0	43.7	7.2
4	17.0	43.3	36.7	1.4
5	16.6	33.0	46.3	3.4
6	27.3	10.7	59.6	23.5

Видовое богатство и разнообразие в р. Вологда уменьшаются вниз по течению (табл. 5). Среднее число видов в пробе уменьшается с 15 в верховьях до 2 ниже города. Значения индексов Шеннона – Уивера и Маргалефа уменьшаются почти в 10 раз. Среди малых рек наименьшее видовое богатство и разнообразие отмечено в р. Лоста, протекающей в пригороде г. Вологды. Наибольшие значения зарегистрированы в р. Лухта, несколько меньше – в р. Черный Шингарь.

Таблица 5. Видовое богатство и индексы видового разнообразия зообентоса (в виде средней арифметической со стандартной ошибкой)
Table 5. Number of species and biodiversity indices of zoobenthos (arithmetical mean and standard deviation)

№	Число видов в пробе	Индекс Шэннона – Уивера	Индекс Маргалефа	Индекс Симпсона
1a	14 ± 1	2.14 ± 0.09	3.35 ± 0.2	0.82 ± 0.02
1b	8 ± 1	1.64 ± 0.12	2.22 ± 0.24	0.73 ± 0.03
1c	9 ± 1	1.78 ± 0.1	2.46 ± 0.15	0.78 ± 0.02
1d	8 ± 2	1.41 ± 0.25	2.13 ± 0.42	0.61 ± 0.09
1e	2 ± 1	0.26 ± 0.09	0.36 ± 0.12	0.14 ± 0.05
2	10 ± 1	1.62 ± 0.12	2.28 ± 0.25	0.7 ± 0.03
3	14 ± 2	1.91 ± 0.16	2.92 ± 0.31	0.77 ± 0.04
4	11 ± 2	1.52 ± 0.17	2.4 ± 0.32	0.66 ± 0.05
5	10 ± 1	1.85 ± 0.13	2.74 ± 0.23	0.78 ± 0.02
6	12 ± 1	1.8 ± 0.22	2.52 ± 0.24	0.66 ± 0.08

По ГОСТ 17.1.3.07–82 согласно индексам Гуднайта – Уитлея и Вудивиса (TBI) реки Вологда (1а) в верховьях и Белый Шингарь (6) относятся к I классу качества, воды характеризуются как очень чистые (табл. 6). Реки Комья (4) и Черный Шингарь (5) – к I–II классу качества, воды очень чистые – чистые. Река Вологда в водохранилище (1б) – ко II классу качества, воды чистые. Реки Вологда ниже плотины (1в) и Лухта (3) – ко II–III классу качества, воды чистые – умеренно загрязненные. Река Лоста (2) – III класс качества, воды умеренно загрязненные. Река Вологда в центре города (1г) – III–IV класс качества, воды умеренно загрязненные – загрязненные. Река Вологда ниже города (1д)

– V–VI класс качества, воды грязные – очень грязные. Согласно значениям индекса FBI прекрасное качество воды отмечается лишь в р. Черный Шингарь, хорошее – в р. Вологда в верховьях, посредственное – в р. Вологда в водохранилище, а также в реках Лоста, Лухта, Комья и Белый Шингарь, плохое – в р. Вологда ниже плотины, в центре и ниже города. По степени сапробности р. Вологда в верховьях относится к олиго-β-мезосапробным водоемам, реки Черный и Белый Шингарь – к β-мезосапробным. Лишь р. Вологда в нижнем течении является полисапробным водоемом. Все остальные реки и створы являются α-мезосапробными водоемами. Из малых рек наиболее грязной является р. Лоста, однако качество воды в ней сопоставимо с р. Вологда в водохранилище. По всем индексам (рассчитанным на основании относительных количественных показателей, на присутствии или отсутствии отдельных таксонов и на основании видового состава) отмечается ухудшение качества вод в р. Вологда вниз по течению и в малых реках при приближении к областному центру.

Таблица 6. Индексы качества вод (в виде средней арифметической со стандартной ошибкой)
Table 6. Water quality indices (arithmetical mean and standard deviation)

№	Индекс Гуднайта – Уитлея	TBI	BBI	FBI	Сапробность
1a	6.88 ± 1.1	10	9	4.6	1.59 ± 0.15
1b	22.11 ± 2.61	8	7	6	3.22 ± 0.09
1c	38.48 ± 6.51	8	8	6.8	3.31 ± 0.14
1d	61.59 ± 4.54	3	5	6.8	3.43 ± 0.14
1e	91.83 ± 6.28	2	3	8	3.6 ± 0.01
2	43.06 ± 8.06	6	5	6.2	3.33 ± 0.09
3	36.03 ± 4.51	8	7	5.9	2.95 ± 0.15
4	12.5 ± 3.6	8	8	6.2	2.92 ± 0.11
5	14.88 ± 3.75	9	7	3.2	2.29 ± 0.05
6	11.05 ± 2.8	10	9	5.9	2.12 ± 0.11

Характеристики сообществ зообентоса на разных участках, а также индексы видового разнообразия и экологические индексы демонстрируют корреляционную связь с антропогенной нагрузкой на водосборы (табл. 7). При этом достоверная корреляционная зависимость наблюдается только для таких параметров антропогенной нагрузки, как плотность населения и относительная площадь населенных пунктов. Не выявлено достоверной корреляционной связи между относительной площадью лесов и сельхозугодий и характеристиками зообентоса. Видовое разнообразие и богатство достоверно уменьшаются с увеличением плотности населения и относительной площади населенных пунктов. Наблюдается положительная корреляционная зависимость между относительным числом видов олигохет и хирономид и плотностью населения на водосборе. Число же видов амфибиотических насекомых в целом, наоборот, снижается при увеличении плотности населения. Наблюдается достоверная отрицательная корреляционная связь между индексами TBI и BBI, значения которых уменьшаются с увеличением антропогенной нагрузки, и плотностью населения. В то же время отмечается положительная корреляционная связь индексов, чьи значения, наоборот, возрастают при увеличении антропогенной нагрузки (индекс Гуднайта – Уитлея, FBI, сапробность) с плотностью населения и долей на водосборе населенных пунктов.

Таблица 7. Коэффициенты корреляции Спирмена между антропогенной

нагрузкой и показателями зообентоса ($p < 0.05$)

Table 7. Coefficients of Spearman correlation between anthropogenic load and zoobenthos' indicators ($p < 0.05$)

Параметр	Плотность населения в створе, чел./км2	Леса, %	Эксплуатируемые сельхозугодья, %	Населенные пункты, %
Число видов	–0.75	0.25	–0.19	–0.64
Число видов насекомых	–0.68	0.21	–0.18	–0.59
Число видов Oligochaeta, %	0.88	0.15	–0.30	0.64
Число видов Chironomidae, %	0.77	–0.17	0.01	0.71
Численность Oligochaeta, %	0.97	–0.28	0.13	0.89
Численность Mollusca, %	–0.64	0.12	0.11	–0.66
Численность насекомых, %	–0.80	0.30	–0.26	–0.71
Биомасса Oligochaeta, %	0.85	–0.03	–0.14	0.70
Число видов в пробе	–0.77	–0.04	0.13	–0.58
Индекс Шеннона – Уивера	–0.89	0.14	–0.03	–0.71
Индекс	–0.85	0.15	–0.03	–0.72
Индекс Симпсона	–0.88	0.13	0.00	–0.69
Индекс Гуднайта – Уитлея	0.96	–0.31	0.17	0.90
TBI	–0.93	0.27	–0.16	–0.83
BBI	–0.88	0.33	–0.23	–0.82
FBI	0.70	–0.47	0.37	0.77
Сапробность	0.62	–0.40	0.38	0.70

Обсуждение

Полученные материалы показывают, как в данном случае крупный населенный пункт оказывает негативное воздействие на сообщества зообентоса: снижается видовое богатство и разнообразие, упрощается структура сообществ. Биоиндикационные показатели также отражают ухудшение экологического состояния водотоков при приближении к городу. С увеличением антропогенной нагрузки отмечается достоверное снижение видового богатства и разнообразия, а также происходит перестройка сообществ в сторону выпадения амфибиотических насекомых и увеличения роли олигохет. Ранее также отмечено (Gao et al., 2014) выпадение чувствительных таксонов с увеличением антропогенной нагрузки и увеличение числа эврибионтов. Сообщества становятся менее выровненными, увеличивается доминирование отдельных видов олигохет и хирономид.

Достоверную корреляционную связь со степенью антропогенной нагрузки демонстрируют все основные группы индексов (Шитиков и др., 2005): основанные на соотношении отдельных таксонов (Гуднайта – Уитлея), видового разнообразия (Шеннона – Уивера, Маргалефа, Симпсона), основанные на наличии/отсутствии отдельных групп (TBI, BBI, FBI), сапробность. Наибольшие коэффициенты корреляции показывают индексы Гуднайта – Уитлея и Вудивиса (TBI).

При сравнении состояния сообществ зообентоса и характеристик водосбора можно сделать вывод о наибольшем влиянии таких параметров, как плотность населения и доля населенных пунктов. Не выявлено достоверной корреляционной связи долей на водосборе лесов и сельхозугодий с параметрами зообентоса, а также качеством вод, оцененным по зообентосу. В то же время М. А. Батурина с соавторами (Батурина и др., 2017), используя индексы TBI, Гуднайта – Уитлея и соотношение основных таксонов зообентоса, на примере таежной зоны Республики Коми показали положительное влияние лесов и отрицательное влияние вырубок на качество вод водотоков, оцененное на основании характеристик зообентоса. Однако эти исследователи рассматривали водотоки, где антропогенная нагрузка на водосборы сводится, главным образом, к вырубке леса. Существуют также работы (например, Boggs et al., 2016), показывающие отсутствие негативного влияния вырубок на сообщества донных макробеспозвоночных.

Положительное влияние лесов и негативное – сельхозугодий в нашем случае проявляется значительно слабее по сравнению с наблюдаемым эффектом от роста площади населенных пунктов и плотности населения.

Полученные в ходе исследования закономерности находят свое подтверждение также и в других географических зонах. Так, в работе (Wang et al., 2016) на примере юго-восточной провинции Китая на урбанизированных территориях также отмечается уменьшение общего видового богатства в целом и насекомых отдельно, выпадение наиболее чувствительных таксонов, уменьшение значения индекса Шеннона – Уивера и увеличение доли олигохет в сообществах. В отличие от настоящего исследования, в юго-восточной провинции Китая (Wang et al., 2016) наблюдается также достоверное увеличение биомассы в нарушенных районах. Как и в нашем исследовании, наибольшие значения коэффициентов корреляции наблюдаются между показателями зообентоса и долями на водосборе населенных пунктов, наименьшие – между показателями зообентоса и долей полей на водосборе. Однако доля лесов на водосборе также показывает достоверную корреляционную связь с показателями зообентоса. Возможно, это связано с тем, что в исследовании (Wang et al., 2016) отмечается значительно больший разброс в освоенности водосборов: населенные пункты на водосборах исследованных рек занимали до 87 % от площади водосбора, леса – от 7 % площади. В нашем случае леса занимали не менее 35 % водосбора, населенные пункты – не более 7.7 %.

В исследовании на примере Эфиопии (Lakew, Moog, 2015) наблюдается положительная достоверная корреляция лесов и кустарников с видовым богатством всего и поденок + веснянок + ручейников, относительной численностью жуков + стрекоз + поденок + веснянок + ручейников, поденок + веснянок + ручейников и отрицательная – с долей в сообществе олигохет и «красных» хирономид. Урбанизированные территории демонстрируют прямо противоположную зависимость. Сельскохозяйственные угодья не влияют на сообщества зообентоса. В ряде исследований показано, что сельскохозяйственные угодья влияют на водотоки лишь в относительно узком прибрежном коридоре (Tanaka et al., 2016; Marzin et al., 2013). В нашем случае оценивалась вся сельскохозяйственная деятельность на водосборе.

Таким образом, полученные в ходе настоящего исследования закономерности не являются специфическими для региона, а находят подтверждение в работах, посвященных разным климатическим зонам. Метод оценки водосборов при помощи ГИС-технологий может служить отправной точкой для организации гидробиологических исследований и индикации. Наиболее предпочтительно использовать такой анализ на подготовительных этапах для установления точек биомониторинга, как, например, в работах (Carone et al., 2009; Merriam et al., 2013; Petty et al., 2010).

Заключение

Проведенное исследование бассейна реки Верхней Сухоны показало, что наибольшее влияние на качество поверхностных вод водотока оказывает плотность

населения на его водосборе и относительная площадь населенных пунктов. Наличие лесов, в силу присутствия более «агрессивных» загрязнителей, в целом показывает меньшее влияние на рассмотренные компоненты. С ростом плотности населения и доли населенных пунктов на водосборе снижаются видовое богатство и разнообразие зообентоса. Наиболее информативными оказались индексы Гуднайта – Уитлея и TBI. Полученные закономерности могут экстраполироваться на относительно большую территорию таежной зоны с учетом степени ее освоенности. Использованные методы ГИС оптимально применять на этапе подготовки к биомониторинговым исследованиям.

Библиография

Батурина М. А., Лоскутова О. А., Роговцова Е. К., Рафикова Ю. С. Использование структурных характеристик зообентоса для оценки экологического состояния малых рек в условиях долговременных рубок (на примере бассейна реки Вычегды) // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 1 (199). С. 17–24.

ГОСТ 17.1.3.07–82 «Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков» . М., 2000. 10 с.

Ивичева К. Н., Филоненко И. В. О влиянии освоенности водосбора реки Верхней Сухоны (Вологодская область) на химический состав вод ее притоков // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 89–101. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6422.

Ивичева К. Н. Зообентос малых рек-притоков Верхней Сухоны // Вода: химия и экология. 2016. № 8 (98). С. 53–59.

Ивичева К. Н. Зообентос реки Вологды // Вода: химия и экология. 2017. № 1 (103). С. 80–86.

Лобуничева Е. В., Борисов М. Я., Филоненко И. В., Филиппов Д. А. Оценка экологического состояния малых водоемов: Учебное пособие . Вологда, 2013. 218 с.

Семенченко В. П. Принципы и системы биоиндикации текучих вод . Минск: Орех, 2004. 125 с.

Филиппов Д. А. Особенности структурной организации гидробиоценозов разнотипных болотных водоемов и водотоков // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79 (82). Гидробиологические исследования болот. С. 251–277.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения . Кн. 1. М.: Наука, 2005. 281 с.

Anonymous. European Commission Directive 2000/60/ EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy // Official Journal. 2000. L 327, 22/12/2000. P. 0001–0073.

Boggs J., Sun G., McNulty S. Effects of Timber Harvest on Water Quantityand Quality in Small Watersheds in the Piedmont of North Carolina // Journal of Forestry. 2016. Vol. 114. No 1. P. 27–40. DOI: 10.5849/jof.14-102.

Carone M. T., Simoniello T., Manfreda S., Caricato G. Watershed influence on fluvial ecosystems: an integrated methodology for river water quality management // Environmental Monitoring and Assessment. 2009. Vol. 152. No 1–4. P. 327–342. DOI: 10.1007/s10661-008-0319-1.

Davies P. J., Wright I. A., Findlay S. J., Jonasson O. J., Burgin S. Impact of urban development on aquatic macroinvertebrates in south eastern Australia: degradation of in-stream habitats and comparison with non-urban streams // Aquatic Ecology. 2010. Vol. 44. P. 685–700. DOI: 10.1007/s10452-009-9307-y.

Gao X., Niu C., Chen Yu., Yin X. Spatial heterogeneity of stream environmental conditions and macroinvertebrates community in an agriculture dominated watershed and management implications for a large river (the Liao River, China) basin // Environmental Monitoring and Assessment. 2014. Vol. 186. Is. 4. P. 2375–2391. DOI: 10.1007/s10661-013-3545-0.

Grizzetti B., Pistocchi A., Liquete C., Udias A., Bouraoui F., van de Bund W. Human pressures and ecological status of European rivers // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. No 205. DOI: 10.1038/s41598-017-00324-3.

Jarvis A., Reuter H. I., Nelson A., Guevara E. Hole-filled SRTM for the globe Version 4,

available from the CGIAR-CSI SRTM 90m. Database. 2008. URL: http://www.srtm.csi.cgiar.org (дата обращения: 05.02.2017).

Kuzmanovic M., Lopez-Doval J. C., De Castro-Catala N., Guasch H., Petrovic M., Munoz I., Munoz A., Barcelo D. Ecotoxicological risk assessment of chemical pollution in four Iberian river basins and its relationship with the aquatic macroinvertebrate community status // Science of the Total Environment. 2016. Vol. 540. P. 324–333. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.06.112.

Lakew A., Moog O. A multimetric index based on benthic macroinvertebrates for assessing the ecological status of streams and rivers in central and southeast highlands of Ethiopia // Hydrobiologia. 2015. Vol. 751. No 1. P. 229–242. DOI: 10.1007/s10750-015-2189-1.

Luck G. W. A review of the relationships between human population density and biodiversity // Biological Reviews. 2007. Vol. 82. P. 607–645.

Marzin A., Verdonschot P. F., Pont D. The relative influence of catchment, riparian corridor, and reach-scale anthropogenic pressures on fish and macroinvertebrate assemblages in French rivers // Hydrobiologia. 2013. Vol. 704. No 1. P. 375–388. DOI: 10.1007/s10750-012-1254-2.

Merriam E. R., Petty J. T., Strager M. P., Maxwell A. E., Ziemkiewicz P. F. Scenario analysis predicts context-dependent stream response to landuse change in a heavily mined central Appalachian watershed // Freshwater Science. 2013. Vol. 32. No 4. P. 1246–1259. DOI: 10.1899/13-003.1.

Petty J. T., Fulton J. B., Strager M. P., Merovich G. T., Stiles J. M., Ziemkiewicz P. F. Landscape indicators and thresholds of stream ecological impairment in an intensively mined Appalachian watershed // J. N. Am. Benthol. Soc. 2010. Vol. 29. Is. 4. P. 1292–1309. DOI: 10.1899/09-149.1.

Sladecek V. System of water quality from the biological point of view // Ergebn. der Limnol. H. Arsh. Fur Hydrobiol. 1973. Bienheft. 7. S. 1–218.

Tanaka M. O., Teixeira de Souza A. L., Moschini L. E., de Oliveira A. K. Influence of watershed land use and riparian characteristics on biological indicators of stream water quality in southeastern Brazil // Agriculture Ecosystems & Environment. 2016. Vol. 216. P. 333–339. DOI: 10.1016/j.agee.2015.10.016.

Vörösmarty C. J., McIntyre P. B., Gessner M. O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S. E., Sullivan C. A., Liermann C. R., Davies P. M. Global threats to human water security and river biodiversity // Nature. 2010. Vol. 467. P. 555–561. DOI: 10.1038/nature09440.

Wang B., Liu D., Liu S., Zhang Y., Lu D., Wang L. Impacts of urbanization on stream habitats and macroinvertebrate communities in the tributaries of Qiangtang River, China // Hydrobiologia. 2012. Vol. 68. P. 39–51. DOI: 10.1007/s10750-011-0899-6.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Д. А. Филиппову (ИБВВ РАН) за ценные советы, полученные в процессе подготовки статьи.

ON THE IMPACT OF THE DEVELOPMENT OF THE UPPER SUKHONA RIVER CATCHMENT AREA (VOLOGDA REGION) ON THE ZOOBENTHOS OF ITS TRIBUTARIES

IVICHEVA Ksenia — *VNIRO Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (Russia, Vologda, Levicheva st., 5), ksenya.ivicheva@gmail.com*

FILONENKO Igor — *VNIRO Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (Russia, Vologda, Levicheva st., 5), igor_filonenko@mail.ru*

Keywords: zoobenthos, anthropogenic load, GIS, biotic indices, water quality

Received on: 22 November 2018
Published on: 26 March 2019

Summary: For the first time in Vologda region, the impact of economic activities on the structure of zoobenthos communities was considered within the catchment area on the example of tributaries of the Upper Suchona River. The study was carried out on 10 catchments of 6 rivers in 2010–2013. A total of 292 samples were collected and examined. Aquatic macro-invertebrates were identified to the lowest detected taxon. To assess water quality, biodiversity indices of the selected groups of zoobenthos, biotic indices, saprobity were calculated. The delineation was made for every catchment with Hydrology ArcGis group tools. Population density and urban, agricultural, woodland and swamp surface areas were calculated within each watershed. With the approach to Vologda city, there is a decrease in species diversity with the loss of the most sensitive taxa. The change in benthos community structure is observed: quantitative indicators of oligochaetes increase, while those of all other taxa decrease. At that, there is a decrease in the diversity indices (Shannon – Weiner index, Simpson Index, Margalef Index), biotic indices (TBI, BBI) and an increase in saprobity, Goodnight – Whitley Index, FBI. Approaching Vologda, reducing forest area and increasing share of urban and agricultural lands as well as increasing population density were noted. Positive significant correlation of population density and settlement areas with quantitative indicators of oligochaetes and chiromomids, as well as with TBI and saprobity was noted. Whereas negative significant correlation was revealed with species wealth, biodiversity index, TBI and BBI biotic indices. Forest and farm lands don`t show the significant correlation with zoobenthos parameters because of high proportion of urbanization. The highest correlation values were noted for Goodnight-Whitley index and TBI. These indices are the most informative. Received regularities can be extrapolated to the relatively large territory. It is desirable to apply the used GIS methods at the preparation stage for biomonitoring studies.

Кикеева А. В., Чаженгина С. Ю., Чаженгина Е. А. Редкоземельные элементы в шунгитовых почвах: содержание, распределение и особенности микоризообразования // Принципы экологии. 2019. № 1. С. 32–46. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8262

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 631.416.8

РЕДКОЗЕМЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ШУНГИТОВЫХ ПОЧВАХ: СОДЕРЖАНИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ

КИКЕЕВА Анастасия Вячеславовна	*КарНЦ РАН (185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11), avkikeeva@mail.ru*
ЧАЖЕНГИНА Светлана Юрьевна	*кандидат геолого-минералогических наук, КарНЦ РАН (185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11), chazhengina@mail.ru*
ЧАЖЕНГИНА Елена Алексеевна	*кандидат географических наук, доцент, Петрозаводский государственный университет (185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33), e-chaz@mail.ru*

Ключевые слова:
редкоземельные элементы, масс-спектроскопия, шунгитовые породы, шунгитовые почвы, агрохимические свойства почв, эктомикориза ели

Получена:
05 сентября 2018 года
Подписана к печати:
25 марта 2019 года

Аннотация. В работе представлены результаты изучения содержания и распределения редкоземельных элементов (РЗЭ) в почвах, сформированных на шунгитовых породах Заонежья (Карелия). Среднее валовое содержание РЗЭ в почвах, приуроченных к неразрабатываемым выходам шунгитовых пород (Подсосонье, Лебещина и Карнаволок), удаленных от источников техногенной нагрузки, составляет 57 мг/кг, что уступает содержанию РЗЭ в почвах карьеров Максово и Зажогино – 78 мг/кг. Содержание РЗЭ в шунгитовых почвах ниже кларковых среднемировых значений. Установлено топологическое сходство в характере распределения РЗЭ в шунгитовых породах и почвах, которое проявляется в преобладании легких РЗЭ над тяжелыми (∑LREE / ∑HREE = 5–7) и наличием отрицательной европиевой аномалии. Наблюдается слабое накопление РЗЭ в почве, интенсивность которого зависит от содержания органического вещества и кислотности почв. Выявлены особенности микоризообразования ели, произрастающей в почвах на шунгитовых породах. Толщина и доля мицелиального чехла в эктомикоризном окончании ели в почвах на шунгитовых породах превосходит те же параметры эктомикориз (ЭМ) ели, произрастающей на условно фоновой территории. Плотность ЭМ ели условно контрольной территории в 2 раза выше, чем ЭМ ели, произрастающей на шунгитовых почвах. Установлены корреляции между содержанием РЗЭ в почве и значениями параметров микоризы. Для ЭМ ели, произрастающей в почвах на неразрабатываемых выходах ШП, отмечены положительные корреляции содержания РЗЭ со значениями грибного компонента микоризы. Для параметров ЭМ ели, произрастающей в непосредственной близости от действующего карьера Зажогинский, отмечены отрицательные корреляционные связи содержания РЗЭ в почве с растительным компонентом ЭМ.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Редкоземельные элементы (РЗЭ) образуют группу элементов, которая включает в себя лантаноиды, а также иттрий и скандий. Лантаноиды, как правило, подразделяются на две группы: легкие (лантан – европий) и тяжелые (гадолиний – лютений) (Интерпретация…, 2001). Интерес к изучению РЗЭ в природных объектах значительно возрос в последние десятилетия. Это связано, с одной стороны, с появлением аналитических методов их надежной и быстрой идентификации, с другой стороны, с тем, что РЗЭ являются геохимическими индикаторами различных природных процессов, включая процессы выветривания и почвообразования (Aubert et al., 2001; Переломов, 2007). Вследствие уникальных физических и химических свойств, РЗЭ широко применяются в различных отраслях промышленности. Потребность в этих элементах постоянно возрастает, что приводит к росту добычи полезных ископаемых, содержащих эти элементы. Как результат, существует потенциальная опасность антропогенной аккумуляции РЗЭ в окружающей среде, и в частности в почве. Традиционно считается, что РЗЭ характеризуются низкой токсичностью (Водяницкий, 2009; Thomas et al., 2014), даже способны оказывать стимулирующее действие на рост растений и применяются в качестве удобрений, например, в Китае (Hu et al., 2004). Однако известно и о потенциальной токсичности РЗЭ для живых организмов (Arvela et al., 1980; Zhu et al., 2005), в том числе и растений (Volokh et al., 1990). Были определены примерные полулетальные дозы для животных (Rim K. T. et al., 2013). В последние годы изучение РЗЭ затронуло экологические аспекты их накопления и потенциально

опасное воздействие на живые организмы (Goecke et al., 2015).

Следует отметить, что, несмотря на растущее антропогенное поступление РЗЭ в окружающую среду, пока не существует официально принятых экологических параметров их нормирования, что также обуславливает растущий интерес к их изучению в почвах. Данные по содержанию в почвах различных макро- и микроэлементов, в том числе и потенциально токсичных, являются широкодоступными и, в частности, для Карелии (Федорец и др., 1998, 2005). В рамках международных проектов FOREGS (Geochemical…, 2005) и GEMAS (Chemistry…, 2014) были получены данные по содержанию РЗЭ в почвах для всей территории Европы, хотя их интерпретация выполнена пока только для отдельных элементов (Sadeghi et al., 2013). Однако данные по содержанию РЗЭ в почвах России являются на данный момент малочисленными и разрозненными и в основном представлены локальными исследованиями территорий, приуроченных преимущественно к техногенным ландшафтам (Водяницкий, 2010; Некрасова, Дергачева, 2013; Дабах, 2016). Данное исследование посвящено изучению содержания РЗЭ в почвах, приуроченных к месторождениям и выходам шунгитовых пород, а также их влияния на микоризообразование ели. Шунгитовые породы образуют большую группу углеродсодержащих вулканогенно-осадочных докембрийских пород Карелии (Россия), в состав которых входит шунгитовый углерод (от 1 до 99 %), а также кварц, сложные алюмосиликаты и карбонаты с незначительным содержанием сульфидов и других акцессорных минералов. Детальное описание пород представлено, например, в работе (Филиппов, 2002).

Почвы, развитые на шунгитовых породах, относятся к типу дерновых литогенных почв (Почвы Карелии, 1981) или буроземам темноцветным (Морозова, 1991; Федорец и др., 2005). Шунгитовые почвы относятся к нейтральным или слабокислым, слабо дифференцированы на генетические горизонты. Профиль характеризуется большим содержанием гумуса с относительно однородным составом. Почвы на шунгитсодержащих породах формируются в основном под лиственными и хвойно-лиственными лесами с хорошо развитым травяным покровом (Почвы Карелии, 1981; Бахмет, Федорец, 2013). Содержание в них ряда тяжелых металлов превышает фоновые значения по Карелии (Федорец и др., 2005, 2008).

В естественных условиях минеральное и водное питание древесных растений осуществляется только в симбиозе с микоризными грибами. Физиологически активные корни, трансформируясь в результате заселения специфической группой грибов, образуют микоризу. Находясь на границе между почвой и корнями растений, микориза способна реагировать на трансформацию почвы и изменение ее химического состава. Приспособления древесных растений к различным экологическим условиям зачастую отражаются в характере и количестве сосущих окончаний. Многочисленные наблюдения показали огромную роль экологических факторов в микоризообразовательном процессе. На примере представителей трех родов бореальных хвойных пород установлено, что особенности микоризообразования в большей степени определяются средовыми условиями, нежели таксономической спецификой (Веселкин, 2013). Описаны неоднозначные реакции эктомикоризных структур в зависимости от пути поступления и типа поллютантов, в основном представленных тяжелыми металлами (Шкараба и др., 1991, Веселкин, 2003, 2005, 2006). Необходимо отметить, что влияние РЗЭ на микообразование практически не изучалось.

Целью настоящей работы является изучение валового содержания РЗЭ в шунгитовых почвах, выявление закономерностей распределения РЗЭ в системе порода – почва, а также особенностей микоризообразования ели, произрастающей в почвах, сформированных на шунгитовых породах.

Материалы

Объектами исследования являются шунгитовые почвы, сформированные на шунгитовых породах разных типов в районах неразрабатываемых выходов

(Подсосонье, Карнаволок и Лебещина) и разрабатываемых месторождений (карьеры Максово и Зажогино), а также корни ели.

Отбор образцов почв и корней проводился на территории Заонежья в летнее время 2011–2012 и 2016 гг. Неразрабатываемые выходы шунгитовых пород удалены не менее чем на 200 м от транспортной инфраструктуры и жилых поселений, вследствие чего подвержены рекреационной нагрузке лишь в незначительной степени. Месторождения шунгитовых пород Максово и Зажогино разрабатываются открытым способом в течение длительного времени. Тонкие корни последнего порядка отбирались непосредственно от скелетных корней ели на каждом участке в трех точках отбора с 5-кратной повторностью. Всего с 6 исследуемых участков было отобрано 90 образцов корней ели.

Пробы почв отбирались в непосредственной близости от точек отбора образцов шунгитовых пород. Поскольку мощность почвенного профиля, как правило, не превышала 10 см, на каждой пробной площади рамкой объемом 1 дм^3 отбирали образцы поверхностного слоя почв согласно методике (ГОСТ 17-4-4-02-84). При этом отдельно отбирались образцы подстилки и нижележащего минерального горизонта (здесь и далее почвы). В качестве фоновых проб отобраны образцы почв, предположительно сформированных на морене, и тонких корней в районе Лавас-Губы (Медвежьегорский район), удаленном от мест проявлений шунгитовых пород. Всего отобрано 89 образцов почвы.

Подготовка и проведение химического анализа почв и шунгитовой породы (ШП) проводились сотрудниками Центра коллективного пользования аналитических лабораторий Института леса и Института геологии КарНЦ РАН. Содержание углерода и азота определялось на CHNS-анализаторе; содержание калия – атомно-эмиссионным методом (химическая подготовка с использованием азотной кислоты), содержание общего фосфора – методом Дениже – Аткинса по фосфорномолибденовому комплексу. Содержание микроэлементов в почвах и шунгитовых породах определялось методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (ICP-MS). Содержание углеродистого вещества ШП в почве определялось методом дифференциально-термического анализа (ДТА).

Плотность эктомикориз считали в 5-кратной повторности на каждом участке, всего получено 30 значений параметра.

Поперечные срезы фиксированного материала эктомикориз (ЭМ) готовили от руки толщиной 10–15 мкм и изучали без окрашивания при помощи микроскопа Leica. Определяли наличие грибного чехла, его толщину, на основе полученных данных рассчитывали долю чехла в объеме микоризного окончания (Веселкин, 2003). От собранных образцов корней ели каждого участка было сделано и просмотрено порядка 80 срезов эктомикориз. На каждом срезе измеряли толщину грибного чехла эктомикоризы (не менее 5 измерений по всему срезу). Учитывалось среднее значение толщины грибного чехла на одном срезе, всего 480 полученных значений.

Методы

Статистическая обработка результатов проведена с использованием пакета «Statistica 6.0». Поскольку полученные данные не соответствуют нормальному распределению и численность вариант в выборках групп разная, то межгрупповые различия изучались при помощи непараметрического критерия – дисперсионного анализа Краскеала – Уоллиса с последующей процедурой множественного сравнения Данна.

Поскольку достоверных различий между значениями изучаемых параметров на участках неразрабатываемых выходов не было отмечено (содержания РЗЭ в образцах почвы ($H_{(2;\ 33)} < 2.394$), толщина грибного чехла ($H_{(2;\ 242)} < 2.394$), плотность эктомикориз ели ($H_{(2;\ 15)} < 2.394$)), то они были объединены в одну группу – природные. Та же ситуация наблюдалась для значений указанных параметров карьеров (($H_{(1;\ 52)} < 1.96$), ($H_{(1;\ 160)} < 1.96$), ($H_{(1;\ 10)} < 1.96$) соответственно) –

техногенные.

Различия указанных параметров изучали в трех группах – природной, техногенной и условно фоновой: по содержанию РЗЭ в образцах почв ($H_{(2;\ 84)} > 2.394$, $p < 0.05$), по различию параметров ЭМ ели – толщины мицелиального чехла ($H_{(2;\ 480)} > 2.394$, $p < 0.05$), плотности эктомикориз ($H_{(2;30)} > 2.394$, $p < 0.05$). Серия корреляционых анализов опроведена с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r, $p < 0.05$). Одна серия включает выборку значений указанных параметров эктомикориз (толщина чехла и плотность) и содержания каждого из РЗЭ (La – Lu) в каждой из указанных групп.

Оценку уровня содержания в почвах РЗЭ проводили, используя расчетные коэффициенты:

1. Кларк концентрации (Кк):

$Кк = C_{факт} / C_{кларк}$,

где $C_{факт}$ – среднее содержание элемента в почве; $C_{кларк}$ – среднее содержание элемента в почвах мира (цит. по: Водяницкий, 2009).

2. Коэффициент обогащенности почвы (КОП) определялся при нормировании по маломобильному элементу Ti по формуле:

$КОП = (C_{MeA} / C_{TiA}) / (C_{MeC} / C_{TiC})$,

где C_{MeA} и C_{MeC} – валовое содержание элемента в почвенном горизонте и породе соответственно; C_{TiA} и C_{TiC} – валовое содержание титана в почвенном горизонте и породе соответственно (цит. по: Водяницкий, 2009).

3. Доля техногенности Tg металла (% от валового):

$Tg = 100 \cdot (КОП – 1) / КОП$ (цит. по: Водяницкий, 2009).

Результаты

Агрохимические свойства шунгитовых почв. В табл. 1 представлены основные агрохимические свойства шунгитовых почв. Подстилка и минеральный горизонт почв, сформированных на шунгитовых породах в районе выходов Карнаволок, Лебещина и Подсосонье, характеризуются высокой кислотностью ($pH_{вод.}$ в пределах 4.2–4.7), тогда как почвы, приуроченные к карьерам Максово и Зажогино, относятся к слабокислым.

Шунгитовые почвы характеризуются высокой степенью минерализованности. Зольность подстилок, приуроченных к выходам шунгитовых пород Подсосонье (24 %) и Лебещина (48 %), сопоставима с зольностью минерального горизонта (см. табл. 1). Для подстилок Карнаволока наблюдается обратная закономерность, при которой зольность подстилки (56 %) выше зольности нижележащего горизонта (30 %). Высокая зольность свидетельствует о накоплении опадом минеральных веществ. Следует отметить, что весь верхний слой почвы характеризуется высоким содержанием шунгитовой крошки и крупных обломков породы (диаметром до 1–5 см). Зольность подстилки и минерального горизонта в образцах почв, сформированных в районах карьеров Максово и Зажогино, сопоставимы и варьируют от 85 до 95 %, что значительно превышает зольность соответствующих почвенных слоев неразрабатываемых выходов шунгитовых пород. Это может быть связано с большим содержанием обломочного материала, обусловленного разработкой и добычей шунгитовых пород. В фоновых пробах зольность подстилок значительно ниже (8 %) по сравнению с нижележащим слоем (45 %), в отличие от шунгитовых почв, для которых зольность подстилок сопоставима или превышает зольность минерального горизонта.

Почвы неразрабатываемых выходов шунгитовых пород характеризуются высоким содержанием элементов питания. Наибольшее содержание общего азота и соединений фосфора установлено в образцах почв Подсосонья (см. табл. 1). Максимальное содержание соединений калия наблюдалось для почв Карнаволока. Содержание элементов питания в почвах Лебещина значительно ниже, чем в почвах Подсосонья и Карнаволока и практически не отличается от содержания калия в фоновых пробах (см. табл. 1). Наименьшее содержание элементов питания установлено в образцах почв карьеров, что, вероятно, обусловлено воздействием техногенных факторов.

Суммарный углерод в шунгитовых почвах представлен органическим веществом и углеродистым веществом шунгитовых пород (шунгитом). Наиболее высокое содержание органического углерода установлено для почв природных выходов шунгитовых пород и фоновых почв, а наиболее низкое – для почв карьеров, тогда как содержание шунгитового углерода сопоставимо для шунгитовых почв практически для всех точек опробования.

Таблица 1. Содержание элементов питания, шунгита и зольность в образцах подстилок (п) и подподстилочных минеральных горизонтов (мг) шунгитовых почв

Участки отбора	Слой	pH_{H2O}	$N_{общ}$, %	$C_{орг}$, %	$C_{ШП}$, %	Зольность, %	P_2O_5	K_20
							мг / 100 г абс. сухой почвы	
Подсосонье	п	4.2	2.3	-	-	24.0	788.1	125.0
	мг	4.4	2.3	29.5	2.2	28.7	838.5	130.4
Карнаволок	п	4.6	1.2	-	-	56.4	620.9	176.1
	мг	4.6	1.7	22.8	3.2	29.7	650.6	155.6
Лебещина	п	4.3	0.8	-	-	48.2	284.1	95.3
	мг	4.7	0.9	13.8	4.2	54.0	316.2	83.6
Зажогино	п	6.2	0.4	-	-	87.0	192.4	215.2
	мг	6.1	0.3	0.8	2.9	89.3	192.4	183.9
Максово	п	6.8	0.1	-	-	93.2	158.1	222.7
	мг	6.5	0.1	0.9	0.1	95.0	146.6	167.7
Фоновые пробы	п	4.3	1.1	-	-	8.3	254.3	118.1
	мг	4.3	1.0	29,6	-	44.7	242.8	90.4

Примечание. ²-² содержание не определялось.

Содержание и распределение РЗЭ. Валовое содержание РЗЭ в шунгитовых почвах значительно различается на исследуемых участках опробования. Содержание РЗЭ в почвах неразрабатываемых выходов шунгитовых пород (Подсосонье, Лебещина, Карнаволок) колеблется в пределах 49–74 мг/кг, что превышает содержание РЗЭ в подстилках – 32–43 мг/кг (табл. 2). Суммарное содержание РЗЭ в этих почвах статистически значимо не различается, поэтому можно говорить о среднем значении для них, которое составляет 57 мг/кг.

Содержание РЗЭ в почвах территорий, прилегающих к карьерам и испытывающих техногенное влияние, в среднем выше, чем для почв территорий, удаленных от источников техногенной нагрузки, и варьирует в более узком диапазоне от 74 до 81 мг/кг (см. табл. 2). Содержание РЗЭ в почвах карьеров Максово и Зажогино также статистически значимо не различается, среднее значение составляет 78 мг/кг, что превышает содержание РЗЭ в почвах неразрабатываемых выходов шунгитовых пород в среднем в 1.4 раза. Необходимо отметить, что содержание РЗЭ в подстилках почв неразрабатываемых выходов шунгитовых пород в два раза превышает их содержание в минеральном горизонте, тогда как в почвах территорий, прилегающих к карьерам, содержание РЗЭ в подстилках имеет близкие значения или незначительно превышает их содержание в минеральном горизонте (см. табл. 2). Валовое содержание РЗЭ в почвах условно фоновой территории составляет 23 мг/кг, в подстилках – 19 мг/кг и статистически достоверно ниже содержания РЗЭ в шунгитовых почвах.

Шунгитовые почвы, отобранные в районе неразрабатываемых выходов шунгитовых пород, характеризуются неравномерным распределением РЗЭ, о чем свидетельствуют высокие значения коэффициентов вариации 49–54 %, тогда как для

почв карьеров и контрольного участка характерно равномерное распределение с коэффициентами корреляции 27–32 %.

Ряд содержания элементов по мере убывания их концентраций, составленный по средним значениям, для шунгитовых почв практически совпадает для всех районов опробования и фоновыми пробами почв и представлен следующей последовательностью:

Ce > La >Nd > Pr >Sm > Gd > Dy > Er>Yb > Eu >Ho> Tb > Tm > Lu.

Исключение составляют почвы Максово, для которых содержание Gd и Dy выше, чем содержание Pr и Sm. Выявленная для шунгитовых почв общая последовательность соответствует ряду убывания их кларкового числа по Виноградову (Виноградов, 1962), а также характерна для распространенности лантаноидов в почвах других территорий (Дабах, 2016).

Шунгитовые почвы, сформированные и на выходах шунгитовых пород, и в районе карьеров, обогащены легкими РЗЭ, о чем свидетельствует соотношение содержания легких и тяжелых РЗЭ ∑LREE / ∑HREE = 5–7.

Таблица 2. Среднее валовое содержание РЗЭ (мг/кг) и коэффициент вариации (%) в шунгитовых породах (шп) и почвах (минеральном горизонте (мг) и подстилке (п))

Участок отбора	Образцы	Статистические параметры	∑REE	∑LREE / ∑HREE	КОП
Карнаволок	шп	M	92 ± 9	6.2	-
		CV	26		
	мг	M	49 ± 10	5.9	0.6
		CV	48.4		
	п	M	32	3.9	0.4
Подсосонье	шп	M	53 ± 12	6.9	-
		CV	40		
	мг	M	74 ± 11	7.1	1.9
		CV	54.5		
	п	M	43	8.9	2.1
Лебещина	шп	M	19 ± 7	2.1	-
		CV	67.3		
	мг	M	49 ± 8	6.1	1.7
		CV	48.5		
	п	M	33	6.6	1.8
Зажогино	шп	M	56 ± 7	5.1	-
		CV	32.1		
	мг	M	81 ± 4	7	0.9
		CV	28.6		
	п	M	81	6.7	1.1
Максово	шп	M	40 ± 6	5.6	-
		CV	34.5		
	мг	M	74 ± 7	4.8	0.2
		CV	27.3		
	п	M	89	6.1	0.6

Фоновые пробы почвы	мг	M	23 ± 5	8.3	-
		CV	31.7		
	п	M	17	10.4	-

Примечание. - – не определялось; M – среднее арифметическое (мг/кг), для подстилок не достаточно данных для определения статистических ошибок; CV – коэффициент вариации (%); КОП – коэффициент обогащенности почвы.

Микоризообразование ели в почвах на шунгитовых породах. Статистический анализ данных показал, что существуют достоверные отличия параметров эктомикоризы ели из шунгитовых почв, как неразрабатываемых выходов шунгитовых пород, так и карьеров, по сравнению с условно контрольной территорией (рис. 1). Самая низкая толщина чехла у ЭМ ели наблюдалась для условно контрольной территории (11.9 ± 0.3 мкм). Средняя толщина чехла ЭМ ели природных территорий выше на 25.2 % (14.9 ± 0.3 мкм), а техногенных территорий – на 61.3 % (17.2 ± 0.4 мкм). Доля чехла повторяет ту же тенденцию, а именно доля чехла природной территории (17.3 ± 0.3 %) превосходит на 3.2, а техногенной территории (21.3 ± 0.5 %) – на 7.2 процентных пункта параметр ЭМ ели условно контрольной территории. Плотность ЭМ ели условно контрольной территории значительно выше, чем ЭМ ели, произрастающей на шунгитовых почвах; превышение составляет 57.8 %.

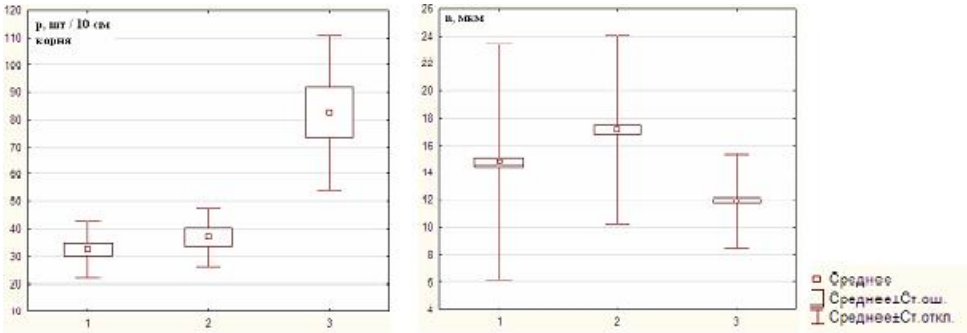


Рис 1. Диаграмма разброса средних значений параметров эктомикоризы ели: p – плотность эктомикоризы, n – толщина грибного чехла: 1 – природные, 2 – техногенные, 3 – условно фоновые

Fig. 1. Diagram of dispersion of average values of spruce ectomycorrhizal parameters: p – ectomycorrhiza density, n – fungal sheath thickness: 1 – undisturbed, 2 – technogenic, 3 – reference samples

Обсуждение

Содержание РЗЭ в шунгитовых почвах варьирует (49–81 мг/кг) и не превышает кларковые значения для почв (Водяницкий, 2009). Содержание только двух элементов – Gd и Ho – достигает кларковых значений для почвенных образцов, отобранных в районе карьера Максово. Содержание РЗЭ в фоновых образцах почв ниже, чем в шунгитовых почвах (рис. 2).

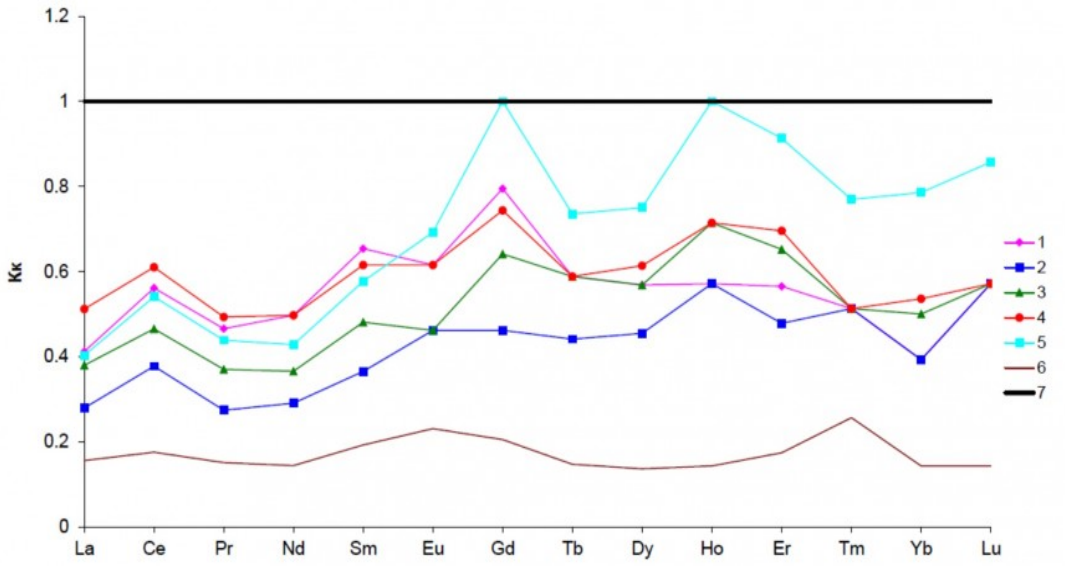


Рис. 2. Кларки концентрации РЗЭ в шунгитовых почвах неразрабатываемых выходов шунгитовых пород Подсосонье (1), Лебещина (2) и Карнаволок (3) и карьеров Зажогино (4) и Максово (5); 6 – фоновые образцы почв; 7 – кларк в почвах мира (Водяницкий, 2009)

Fig. 2. Clarks of REE concentration in shungite-bearing soils of undeveloped shungite outcrops in Podsosonye (1), Lebeshchina (2), and Karnavolok (3), and the quarries in Zazhogino (4) and Maksovo (5); 6 – soil reference samples; 7 – clark in soils of the world (Vodyanitsky, 2009)

Содержание РЗЭ в почвах определяется преимущественно составом и свойствами почвообразующей породы, особенностями генезиса почв, содержанием в почвах глинистых минералов и органического вещества, а также характером и уровнем антропогенных нагрузок (Переломов, 2012).

Суммарное содержание РЗЭ в шунгитовых породах колеблется от 19 (Лебещина) до 92 (Карнаволок) мг/кг (см. табл. 2), что значительно ниже суммарного содержания РЗЭ в черных сланцах (144 мг/кг) и осадочных породах (134 мг/кг) (Ketris, Yudovich, 2009). Спектры распределения РЗЭ изученных шунгитовых пород характеризуются преобладанием легких РЗЭ над тяжелыми (∑LREE / ∑HREE = 5–7) и отрицательной Eu аномалией (см. рис. 2). Эти данные согласуются с результатами (Ромашкин и др., 2014), полученными для шунгитовых пород 6-го и 7-го шунгитоносных горизонтов Толвуйской синклинали. Исключение составляют шунгитовые породы Лебещина, для которых при общем невысоком содержании РЗЭ наблюдается обогащение тяжелыми лантаноидами ((∑LREE / ∑HREE = 2) и отсутствие отрицательной Eu аномалии (см. рис. 2). Породы Лебещина представляют собой «шунгит-базальтовые» брекчии (Филлиппов, 2002), нехарактерное для шунгитовых пород распределение РЗЭ, вероятно, обусловлено влиянием тел габбро-долеритов.

Суммарное содержание РЗЭ в шунгитовых почвах составляет 32–81 мг/кг и сопоставимо с их содержанием в шунгитовых породах, что свидетельствует о том, что основным источником поступления РЗЭ в эти почвы являются подстилающие породы. Дополнительным аргументов этого вывода является топологическое сходство спектров их распределения по РЗЭ (рис. 3).

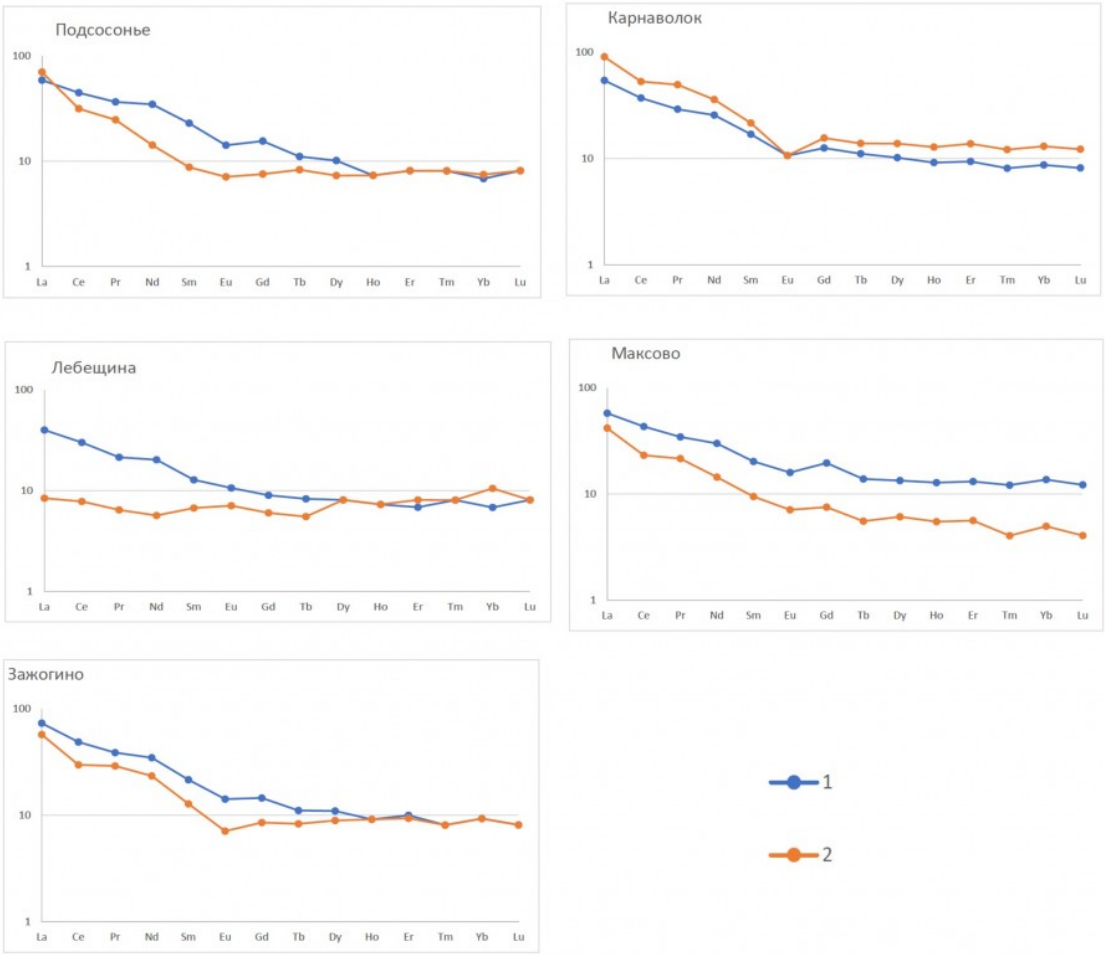


Рис. 3. Содержание РЗЭ, нормированное на хондрит (McDonough, Sun, 1995), в шунгитовых почвах (1) и породах (2) неразрабатываемых выходов шунгитовых пород и карьеров

Fig. 3. Chondrite-normalized REE content (McDonough & Sun, 1995) in shungite-bearing soils (1) and rocks (2) in undeveloped shungite outcrops and quarries

Накопление РЗЭ в шунгитовых почвах характеризуется преимущественно накоплением легких лантаноидов и в подстилках, и в минеральном горизонте, тогда как содержание тяжелых РЗЭ сопоставимо или незначительно превышает их содержание в шунгитовых породах. Рассчитанные коэффициенты обогащенности почв (КОП) свидетельствуют о различной интенсивности накопления РЗЭ верхним почвенным слоем на разных участках отбора.

Коэффициент рассчитан на основе маломобильного элемента – Ti. Известно, что его минералы отличаются высокой стойкостью в процессах выветривания и почвообразования. Накопление титана в почвах зависит от состава подстилающих пород и от интенсивности почвообразовательного процесса (Вадковская, 1981). В почвах Подсосонья в ряду шунгитовая порода – почва – подстилка отмечено уменьшение валового содержания титана. Это, вероятно, является свидетельством интенсивного разрушения подстилающих пород и выщелачивания ряда элементов, в том числе и РЗЭ, причем в первую очередь легких. Именно для легких лантаноидов отмечены наиболее высокие КОП: 2.0 (Pr) – 3.5 (Sm) в минеральном горизонте, 2.1 (Ce) – 3,9 (Sm) в подстилке. В почвах Лебещина содержание титана практически не изменяется и составляет порядка 2500 мг/кг. В минеральном горизонте (КОП = 1.3 для Sm и КОП = 3.1 для La) и подстилке (КОП = 2.5 для Nd и КОП = 3.6 для La) отмечено обогащение легкими РЗЭ относительно подстилающих шунгитовых пород. В почвах Карнаволока содержание титана от породы к почве не изменяется. Оно здесь наиболее высокое и колеблется в пределах 3500–3600 мг/кг. Это свидетельствует о том, что в

почве и подстилке много обломков шунгитовых пород. Кроме того, подстилка и минеральный горизонт характеризуются невысоким, по сравнению с шунгитовыми породами, содержанием РЗЭ, что, вероятно, связано с высокой зольностью этих почв, препятствующей накоплению РЗЭ в почве. В почвах карьеров отмечено увеличение содержания титана в минеральном горизонте и лесной подстилке по сравнению с подстилающими шунгитовыми породами. Это, вероятно, говорит о составе шунгитового материала. Накопление РЗЭ в верхнем слое почвенного горизонта в целом слабое. Малое содержание органического вещества и элементов питания при высокой зольности почвы не способствует закреплению РЗЭ. На это же указывает рассчитанная доля техногенности элементов. Для большинства РЗЭ в образцах почвы Зажогинского карьера доля техногенности не достигает порога 20 % значения, что выступает свидетельством отсутствия техногенного загрязнения РЗЭ близлежащей территории почв и даже в непосредственной близости от карьера. Техногенное загрязнение по всей исследуемой территории отмечено только для Nd и Eu, в определенных точках – для La, Dy и Lu. Для образцов почв Максовского карьера не отмечено достоверных коэффициентов техногенности.

В целом коэффициенты обогащенности (КОП), определенные для почв, приуроченных к местам разработки шунгитовых пород – карьерам Максово и Зажогино, ниже, чем почвы Подсосонья и Лебещина (рис. 4). Вероятно, это связано с тем, что РЗЭ в них преимущественно входят в состав частиц шунгитовых пород, обломки и пыль которых оседают на поверхности почв. Тогда как более интенсивное накопление РЗЭ в шунгитовых почвах неразрабатываемых выходов определяется в большей степени содержанием органического вещества. Таким образом, несмотря на интенсивную разработку месторождений шунгитовых пород, обогащение почв РЗЭ за счет антропогенного воздействия не выявлено.

Накопление РЗЭ в почвах зависит преимущественно от содержания глинистых минералов и органического вещества, а также pH среды (Водяницкий, 2009; Sadeghi et al., 2013). Вероятно, при незначительном содержании глинистых и вторичных минералов (Красильников, Шоба, 1997) накопление РЗЭ в шунгитовых почвах в основном определяется содержанием органического вещества (до 40 %), хотя значимые корреляции не установлены.

На зависимость накопления РЗЭ в шунгитовых почвах от содержания органического вещества указывает также и тот факт, что минимальный коэффициент накопления установлен для почв Карнаволока (КОП = 0.7), почвы которого характеризуются повышенной зольностью. Необходимо отметить, что и углеродистое вещество шунгитовых пород (шунгит) также, возможно, препятствует вымыванию РЗЭ из почвы в результате адсорбции и образования сложных комплексов с РЗЭ на поверхности шунгита.

С другой стороны, накоплению РЗЭ в шунгитовых почвах может препятствовать низкая кислотность почв, так как в кислой среде РЗЭ легко переходят в подвижные формы и вымываются из почвы (Sholkovitz, 1995). Об этом свидетельствует установленная положительная корреляция (r = 0.96) между pH шунгитовых почв и содержанием в них РЗЭ.

Влияние условий почвообразования на состав шунгитовых почв проявляется в характере распределения РЗЭ. По распространенности в шунгитовых породах лантаноиды образуют однотипный ряд убывания:

Ce > La > **Nd** > **Pr** > Dy ≈ Sm ≈ Gd ≥ Er ≈ Yb > Eu ≈ Tb ≈ Ho > Tm = Lu, который соответствует ряду убывания среднего содержания лантаноидов в мировом сланце (среднему содержанию в сланцах Северной Америки, Европы и территории бывшего СССР) (Piper, 1974).

Исключение составляют шунгитовые породы Лебещины, для которых последовательность убывания распространенности редкоземельных элементов изменяется из-за уменьшения содержания легких лантаноидов Pr и Nd:

Ce > La = Gd ≈ Dy = Sm = Yb >**Pr** = Er > Lu ≈ **Nd** = Eu = Tb = Ho = Tm.

Однако, несмотря на то, что распространение лантаноидов в породах Лебещины

не соответствует характерному распределению РЗЭ, ряд убывания РЗЭ по распространенности в почвах однотипен, включая и почвы Лебещина.

В результате исследования установлена взаимосвязь вариации значений ряда морфолого-анатомических параметров ЭМ ели от содержания в почве РЗЭ. Для почв неразрабатываемых выходов шунгитовых пород наблюдались средней силы положительные корреляционные связи (r_{Sp} = 0.5–0.7) толщины и доли грибного чехла с большинством РЗЭ (ряд элементов Sm – Lu). Для параметров ЭМ ели, произрастающей в непосредственной близости от действующего шунгитового карьера, отмечены отрицательные корреляции (r_{Sp} = -0.3–0.4) содержания РЗЭ в почве (ряд Tb – Tm) не только с параметрами грибного компонента симбиоза – толщиной и долей мицелиального чехла, но и с растительным компонентом – радиусом корня ели в эктомикоризном окончании.

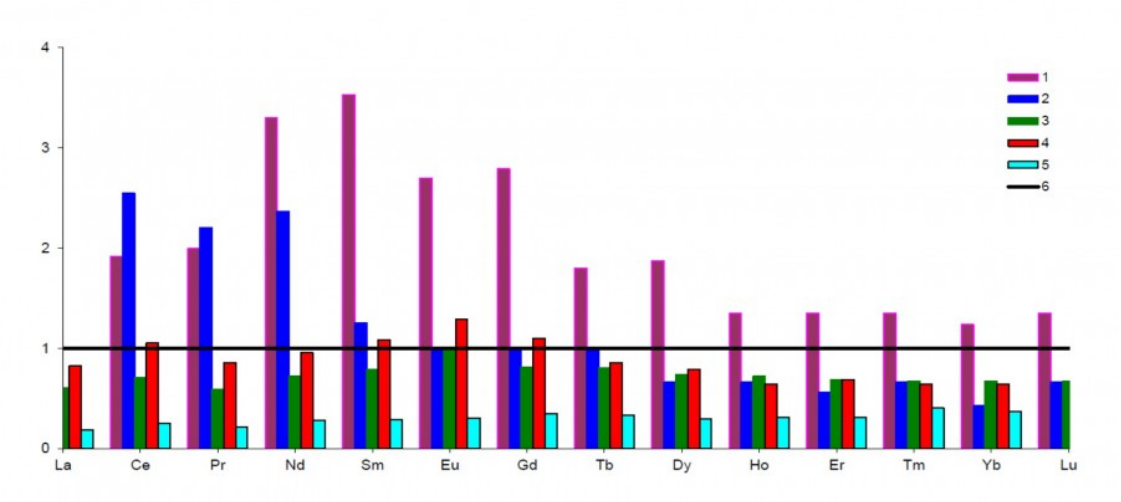


Рис. 4. Коэффициенты обогащения почв РЗЭ относительно подстилающих шунгитовых пород для неразрабатываемых выходов шунгитовых пород Подсосонья (1), Лебещина (2) и Карнаволока (3) и карьеров Зажогино (4) и Максово (5). 6 – КОП = 1 (соотношение суммарного валового содержания (∑ REE) в почве и породе равное единице)

Fig. 4. Soil REE enrichment factors compared to underlying shungite rocks for undeveloped shungite outcrops in Podsosonye (1), Lebeshchina (2), and Karnavolok (3), and quarries in Zazhogino (4) and Maksovo (5). 6 is SEF = 1 (the soil/rock total gross content (∑ REE) ratio is equal to one)

Заключение

Исследования состава и агрохимических свойств почв, сформированных на шунгитовых породах, показали, что содержание РЗЭ в них составляет 32–81 мг/кг, что не превышает кларковые значения (Водяницкий, 2009), однако выше значений для фоновых проб (23 мг/кг), сформированных на иных подстилающих породах. Основным источником поступления РЗЭ в почвы являются шунгитовые породы, о чем свидетельствует топологическое сходство спектров распределения РЗЭ, а именно преобладание легких РЗЭ над тяжелыми и наличие отрицательной европиевой аномалии. Однако последовательность убывания РЗЭ по мере уменьшения содержания не только наследуется от породы, но и определяется условиями почвообразования. Для исследуемых шунгитовых почв было установлено незначительное накопление РЗЭ, вероятно, в связи с низким содержанием глинистых минералов и высокой кислотностью почв. Накопление РЗЭ происходит за счет образования органо-металлических комплексов или абсорбции на органическом веществе почв. Так как РЗЭ относятся к биологически активными компонентами в системе «почва – растение», на основании результатов непараметрического дисперсионного анализа мы можем предположить, что содержание РЗЭ является одним из факторов, который оказывает

влияние на формирование сосущих окончаний корней ели.

Библиография

Бахмет О. Н., Федорец Н. Г. Почвенный покров // Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение Падма / Под. ред. А. Н. Громцева. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2013. С. 47–50.

Вадковская И. К. Химические элементы и жизнь в биосфере / Под ред. И. К. Вадковской, К. И. Лукашева. Минск: Вышейшая школа, 1981. 175 с.

Виноградов А. П. Средние содержания химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. Вып. 1. С. 22–29.

Веселкин Д. В. Реакция эктомикориз на техногенное загрязнение различных типов // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 753–761.

Веселкин Д. В. Влияние загрязнения различных типов на разнообразие эктомикориз *Pinus silvestris* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. Вып. 2. С. 122–132.

Веселкин Д. В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных: Pinaceae Lindl.: Автореф. дис. … д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2013. 40 с.

Водяницкий Ю. Н., Савичев А. Т., Васильев А. А., Лобанова Е. С., Чащин А. Н., Прокопович Е. В. Содержание тяжелых щелочноземельных (Sr, Ba) и редкоземельных (Y, La, Ce) металлов в техногенно загрязненных почвах // Почвоведение. 2010. № 7. С. 879–890.

Водяницкий Ю. Н. Тяжелые и сверхтяжелые металлы и металлоиды в загрязненных почвах. М.: ГНУ Почвенный институт им. В. В. Докучаева Россельхозакадемии, 2009. 95 с.

Дабах Е. В. Редкоземельные элементы в почвах природных и техногенных ландшафтов Кировской области // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 3. С. 56–67.

Интерпретация геохимических данных: Учеб. пособие / Под ред. Е. В. Склярова. М.: Интермет Инжиниринг, 2001. 288 с.

Красильников П. В., Шоба С. А. Сульфатнокислые почвы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 160 с.

Морозова Р. М. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.

Некрасова О. А., Дергачева М. И. Редкоземельные элементы в гуминовых кислотах и почвах археологического памятника Степное 7 (Южный Урал) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 4 (24). С. 36–46.

Переломов Л. В. Взаимодействие редкоземельных элементов с биотическими и абиотическими компонентами почв // Агрохимия. 2007. № 11. С. 85–96.

Переломов Л. В., Асаинова Ж. С., Йошида С., Иванов И. В. Содержание редкоземельных элементов в почвах Приокско-Террасного биосферного заповедника // Почвоведение. 2012. № 10. С. 1115–1126.

Почвы Карелии / Под ред. И. П. Лазарева. Петрозаводск: Карелия, 1981. 192 с.

Ромашкин А. Е., Рычанчик Д. В., Голубев А. И. Геохимия редкоземельных элементов углеродсодержащих пород заонежской свиты Онежской структуры // Геология и полезные ископаемые Карелии. 2014. № 14. С. 163–177.

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н., Солодовников А. Н., Морозов А. К. Почвы Карелии. Геохимический атлас. М.: Наука, 2008. 47 с.

Федорец Н. Г., Дьяконов В. В., Литинский П. Ю., Шильцова Г. В. Загрязнение территории Республики Карелия тяжелыми металлами и серой. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1998. 47 с.

Федорец Н. Г., Морозова Р. М., Бахмет О. Н., Ткаченко Ю. Н. Почвы и почвенный покров Заонежья // Экологические проблемы освоения месторождения Средняя Падма / Под. ред. Е. П. Иешко. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. С. 20–34.

Филиппов М. М. Шунгитоносные породы Онежской структуры. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2002. 280 с.

Шкараба Е. М., Переведенцева Л. Г., Мехоношин Л. Е. Консортивные связи лесных растений с грибами в условиях промышленного загрязнения // Экология. 1991. № 6. С. 12–17.

Arvela P., Von Lehmann B., Grajewski O., Oberdisse E. Effect of praseodymium on drug metabolism in rat liver smooth rough endoplasmic reticulum // Experientia. 1980. Vol. 36. P. 860–861.

Aubert D., Stille P., Probst A. REE fractionation during granite weathering and removal by waters and suspended loads: Sr and Nd isotopic evidence // Geochim. Cosmochim. Acta. 2001. Vol. 63. P. 387–406.

Chemistry of Europe's Agricultural Soils – Part A: Methodology and Interpretation of the GEMAS Data Set / Eds. C. Reimann, M. Birke, A. Demetriades, P. Filzmoser, P. O'Connor. Hannover: Geologisches Jahrbuch (Reihe B), Heft 102, Schweizerbarth, 2014. 528 p.

Geochemical Atlas of Europe, Part 1, Background Information, Methodology and Maps / Eds. R. Salminen, M. J. Batista, M. Bidovec. Espoo: Geological Survey of Finland, 2005. 526 p.

Goecke F., Jerez C. G., Zachleder V., Figueroa F. L., Bišová K., Řezanka T., Milada V. Use of lanthanides to alleviate the effects of metal ion-deficiency in Desmodesmus quadricauda (*Sphaeropleales, Chlorophyta*) // Frontiers in Microbiology. 2015. Vol. 6. P. 12.

Hu Z., Richter H., Sparovek G., Schnug E. Physiological and Biochemical Effects of Rare Earth Elements on Plants and Their Agricultural Significance: A Review // Journal of Plant Nutrition. 2004. Vol. 27 (1). P. 183–220.

Ketris M. P., Yudovich Ya. E. Estimations of Clarkes for Carbonaceous biolithes: World averages for trace element contents in black shales and coals // Inter. J. Coal Geology. 2009. Vol. 78. P. 135–148.

McDonough W. F., Sun S.-S. The composition of the Earth // Chemical geology. 1995. Vol. 120. No 3–4. P. 223–253.

Piper D. Z. Rare earth elements in the sedimentary cycle – a summary // Chemical Geology. 1974. Vol. 14. P. 285–304.

Rim K. T., Koo K. H., Park J. S. Toxicological evaluations of rare earths and their health impacts to workers: a literature review // Safety and Health at Work. 2013. Vol. 4 (1). P. 12–26.

Sadeghi M., Petrosino P., Ladenberger A., Albanese S., Andersson M., Morris G., Lima A., De Vivo B. Ce, La and Y concentrations in agricultural and grazing-land soils of Europe // J. Geochem. Expl. 2013. Vol. 133. P. 202–213.

Sholkovitz E. R. The aquatic chemistry of rare earth elements in rivers and estuaries // Aquat. Geochem. 1995. Vol. 1. P. 1–34.

Thomas P. J., Carpenter D., Boutin C., Allison J. E. Rare earth elements (REEs): Effects on germination and growth of selected crop and native plant species // Chemosphere. 2014. Vol. 96. P. 57–66.

Volokh A. A., Gorbunov A. V., Gundorina S. F., Revich B. A., Frontasyeva M. V., Chen S. P. Phosphorus fertilizer production as a source of rare-earth elements pollution of the environment // Science of The Total Environment. 1990. Vol. 95. P. 141–148.

Zhu W. F., Xu S. Q., Shao P. P., Zhang H., Wu D. S., Yang W. J., Feng J., Feng L. Investigation on liver function among population in high background of rare earth area in South China // Biol. Trace Elem. Res. 2005. Vol. 104. P. 1–7.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-45-100632.

RARE EARTH ELEMENTS IN SHUNGITE-BEARING SOILS: CONTENT, DISTRIBUTION AND SPECIFIC MYCORRHIZA FORMATION

KIKEEVA Anastasiya Vyacheslavovna	*KarRC RAS (Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910), avkikeeva@mail.ru*
CHAZHENGINA Svetlana Yuryevna	*PhD, KarRC RAS (Pushkinskaya St., 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia, 185910), chazhengina@mail.ru*
CHAZHENGINA Elena Alekseevna	*PhD, Petrozavodsk State University (185910, the Republic of Karelia, Petrozavodsk, pr. Lenina, 33), e-chaz@mail.ru*

Keywords: rare earth elements, ICP-MS, shungite rocks, shungite-bearing soils, agrochemical soil properties , spruce ectomycorrhiza

Received on: 05 September 2018
Published on: 25 March 2019

Summary: The paper presents the results of the study of the content and distribution of rare earth elements (REE) in the soils formed over shungite rocks in Zaonezhye (Russia, Karelia). The mean gross content of REE in the soils confined to undeveloped shungite outcrops (Podsosonye, Lebeshchina, Karnavolok) remote from the sources of man-made burden is 57 mg/kg. This is lower than the REE content in the soils of Maksovo and Zazhogino quarries that is 78 mg/kg. REE concentrations in shungite soils are below the average bulk earth values. A topological similarity was found in the patterns of REE distribution in shungite rocks and the soils, which manifested itself in the predominance of light over heavy REE (∑LREE / ∑HREE = 5 – 7) and in the presence of a negative Eu anomaly. A slight REE accumulation in the soil was observed (soil enrichment factor), its rate depending on the organic matter content and acidity of the soils. Specific mycorrhiza formation patterns were identified in spruce growing on the soils above the shungite rocks. The thickness and share of a mycelial sheath in the ectomycorrhizal tip of spruce growing in soils above shungite rocks were greater than those of the spruce ectomycorrhizae from the conditionally reference site. There the density of spruce ectomycorrhizae is twice as high as that in the spruce growing on shungite-bearing soils. It was stated that there were correlations between the REE content in soil and the values of ectomycorrhizal parameters. For ectomycorrhizae of the spruce trees growing on the soils above the non-developed shungite rock outcrops positive correlations were detected between REE content and the values of the fungal mycorrhiza component. As for the ectomycorrhizal parameters of the spruce trees growing in the immediate vicinity of the active shungite quarry negative correlations between the soil REE content and the ectomycorrhiza plant component were noted.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 574.583, 574.632, 574.21

ОСОБЕННОСТИ ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ИЖОРА (БАССЕЙН БАЛТИЙСКОГО МОРЯ) В УСЛОВИЯХ ДЛИТЕЛЬНОГО АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

ЛИТВИНЧУК Лариса Федоровна

к. б. н., Зоологический институт РАН (199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1), larisalitvinchuk@yandex.ru

Ключевые слова: зоопланктон, реки, антропогенное воздействие, виды-индикаторы

Рецензент: И. В. Филоненко

Получена: 09 декабря 2018 года

Подписана к печати: 25 марта 2019 года

Аннотация. В условиях возрастающей антропогенной нагрузки на экосистемы особую актуальность приобретает изучение особенностей изменения водных сообществ под воздействием неблагоприятных факторов. При оценке состояния водоемов используются биоиндикационные свойства зоопланктонных организмов. Для каждого водоема важно учитывать интенсивность и продолжительность воздействия неблагоприятных факторов. На примере реки Ижора (Ленинградская область, бассейн Балтийского моря), в течение длительного периода испытывающей значительный пресс со стороны промышленных предприятий и сельскохозяйственного производства, в 2014 г. исследовалось сообщество зоопланктона. Результаты сравнивались с данными 1973–1975 гг., причем схема и методы отбора проб совпадали в оба периода исследований. Показано, что на протяжении всего района исследования произошло значительное сокращение численности и биомассы коловраток и ракообразных (более чем в сто раз) по сравнению с исследованиями 40-летней давности. Снижение количественных показателей и нарушение структуры – признаки угнетенного состояния сообщества зоопланктона. По мере увеличения степени загрязнения и обеднения видового состава уменьшалось разнообразие типов питания. В наиболее загрязненных участках оставались собиратели-полифаги и небольшое количество хватателей. Среди ракообразных полностью исчезали виды-фильтраторы, способствующие повышению роли зоопланктона в очищении вод реки от взвешенных веществ. Анализ трофической структуры ракообразных (с учетом типов питания), проведенный в 2014 г., а также использование индекса сапробности позволяют рассматривать качество вод на исследованном участке реки (протяженность 26 км) как «умеренно загрязненные» и «загрязненные воды» органическим веществом. В то же время наблюдались признаки, свидетельствующие о токсическом загрязнении. В ходе работы установлено, что зоопланктонное сообщество реки Ижора продолжает испытывать значительное воздействие неблагоприятных факторов.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

В настоящее время проблема восстановления качества поверхностных вод, в прошлом подвергнувшихся интенсивному антропогенному воздействию, становится одной из основных экологических проблем (Vorosmarty et al., 2010). Мировой опыт показывает, что во многих случаях, несмотря на принимаемые меры, биологические сообщества не возвращаются в первоначальное близкое к естественному состояние (Sala et al., 2000; Malmqvist, Rundle, 2002; Woodward et al., 2012).

Биоиндикационные свойства зоопланктонных организмов и их сообществ используются для определения состояния водоемов. Причем при загрязнении биогенными веществами, происходящем в основном за счет поступления в водоем бытовых стоков и отходов сельскохозяйственного производства, наблюдаются структурные изменения в сообществе зоопланктона и повышение интенсивности его функционирования. При техногенном загрязнении, происходящем в основном при поступлении в водоем промышленных стоков, идет процесс деградации сообщества, в том числе сокращение видового состава, изменение таксономической структуры, снижение численности и биомассы, при стрессовых ситуациях – гибель сообщества, т. е. полная утрата всех его функций в экосистеме (Андроникова, 2011).

Для зоопланктонных сообществ малых рек при органическом загрязнении отмечается повышение доли видов-индикаторов эвтрофных и гиперэвтрофных условий, видов, устойчивых к загрязнению, увеличение числа видов – вторичных фильтраторов и собирателей, добывающих пищу с поверхности субстрата, увеличение численности и биомассы зоопланктона (Филимонова, Куликова, 1984; Куликова, 2007; Афонина, Ташлыкова, 2011; Карташева и др., 2011; Подшивалина, 2011; Шурганова и др., 2011; Алешина, Афанасьева, 2014; Семенова, 2014; Черевичко, 2014; Куликова, 2015; Крылов, 2016; Xiong et al., 2016; 2017; Yang et al., 2018). При длительном загрязнении малых рек промышленными и бытовыми стоками снижаются число видов, численность и биомасса зоопланктона (Полищук и др., 1975; Калинкина и др., 2007; Кондратьева и др., 2011; Albanese et al., 2013; Шурганова и др., 2014; Деревенская и др., 2015).

Наряду с составом и качеством загрязняющих водоемы веществ, необходимо учитывать степень интенсивности и длительность воздействия загрязнений (De Pippo et al., 2006; Игнатьева и др., 2011). Важно также учитывать, что в ходе длительного поступления сточных вод возможна аккумуляция вредных веществ в донных отложениях, которые со временем могут переходить из донных отложений в растворенном состоянии в водную толщу, и влияние на планктонное население может проявляться без видимых источников загрязнения.

Необходимо изучать состояние гидросети, начиная с ее истоков. В последние десятилетия большое внимание уделяется изучению состояния Финского залива Балтийского моря. При этом активно исследуются все компоненты гидросистемы, начиная с Ладожского озера и его притоков, реки Невы, являющейся основным источником водоснабжения Санкт-Петербурга и Ленинградской области, подробно изучаются различные участки акватории Финского залива.

Важно также оценивать состояние небольших рек, протекающих через густонаселенные урбанизированные районы Ленинградской области, таких как река Ижора. На территории Гатчинского и Тосненского районов Ленинградской области, а также Колпинского района г. Санкт-Петербурга на берегах р. Ижоры расположено 35 населенных пунктов, включающих промышленные предприятия, животноводческие комплексы и сельскохозяйственные угодья.

Немаловажным является факт преобразования водосбора реки. Буквально за последние 100–150 лет произошло изменение типа растительности. Преобладающие на берегах Ижоры таежные леса (преимущественно сосновые) были сведены человеком (Миронова, Слепян, 1983). В настоящее время основным является травянистый тип растительности.

При исследовании гидросети р. Ижора в 2010 и 2011 гг. (Игнатьева и др., 2011) были выявлены значительные различия в состоянии водных объектов и качестве их вод по мере продвижения по течению от истока к устью. При оценке трофического статуса водоема и степени загрязнения по состоянию сообщества зоопланктона оз. Белое (г. Гатчина, верховье р. Ижора, исток р. Теплая, притока Ижоры) было отнесено к мезотрофным и чистым водоемам. Водоем Ижорский пруд (г. Колпино, низовье р. Ижоры, 7 км до места впадения в р. Неву) оценивался уже как олиго-мезотрофный и умеренно загрязненный.

В 70-е гг. прошлого столетия основным источником загрязнения р. Ижора были бытовые стоки г. Гатчина. Вода, поступающая в реку в районе п. Вайялово, очищалась в основном за счет осаждения взвеси и дополнительную очистку не проходила. В конце 2013 г. в Гатчине был заменен старый коллектор, построенный еще в царские времена, и на гатчинских очистных сооружениях была произведена полная реконструкция с применением современных технологий и автоматизацией процессов (Реконструкция…, 2014). Проект реконструкции реализовывался несколько лет с международным участием в рамках программы «Северная инициатива». Поставка оборудования осуществлялась за счет средств гранта шведского агентства международного развития СИДА компанией Malmberg Water AB (Швеция).

Учитывая значимость водосборных бассейнов при формировании речного континуума (Богатов, Федоровский, 2017), важно отметить, что в последние десятилетия негативное воздействие на наземные и водные экосистемы усиливается за счет развития автомобильного транспорта. Например, в р. Ижора в районе п. Вайя, на участке, прилегающем к автодорожному мосту, в 1990 и 1997 гг. содержание нефтепродуктов превышало ПДК в 5.5 и 2 раза соответственно. В р. Теплая (приток Ижоры, река берет начало из оз. Белого, расположенного в г. Гатчина) содержание нефтепродуктов было равно ПДК (0.3 мг/л) (Цветкова и др., 1997). Помимо интенсивного строительства автомагистралей в течение последних десятилетий негативное воздействие на водосбор и, соответственно, на р. Ижора усиливается за счет развития садово-огородных хозяйств, животноводческих ферм, птицефабрик, поступления гербицидов, широко применяемых при борьбе с борщевиком. Также необходимо отметить, что в 1990-е гг. в верховьях р. Ижора местным населением проводился электролов рыбы, тотальный для такой неширокой и неглубокой реки.

Важно прослеживать изменения состояния реки на всем ее протяжении и в течение длительного времени (Волков, 1995; Игнатьева и др., 2011). В период с 1973 по 1975 г. сотрудниками лаборатории пресноводной и экспериментальной лаборатории ЗИН РАН в рамках сравнительных исследований, оценки гидробиологического контроля качества воды и выяснения значения водных организмов и их сообществ как индикаторов степени загрязнения водоемов были проведены исследования различных участков верхнего течения р. Ижора. В ходе этих исследований подробно рассматривались особенности формирования основных групп зоопланктонных организмов (Иванова, 1976а; Кутикова, 1976; Макрушин, Кутикова, 1976). В 2014 г. сотрудники пресноводной и экспериментальной лаборатории ЗИН РАН продолжили исследования р. Ижора. Для изучения были взяты те же участки реки.

Цель данной работы – сравнение качества воды в реке до и после введения в строй очистных сооружений с использованием биоиндикационных свойств зоопланктонных организмов и их сообществ. Для этого сравнивались современные данные с данными 1973–1975 гг.

Материалы

Река Ижора представляет собой левый приток р. Невы длиной 75 км с площадью водосбора около 1000 км^2 (Методы биологического анализа, 1976). Река течет по Силурийскому плато. У р. Ижоры более 200 притоков, 9 из них имеют длину более 10 км. От д. Скворицы (исток) до п. Вяхтелево (4 км выше по течению от г. Коммунар) правый берег крутой и обрывистый, а левый – пологий. От п. Вяхтелево до г. Коммунар оба берега низкие и пологие. На низких берегах река откладывает аллювий (ил),

содержащий осаждающиеся вещества, в том числе вредные. В верховьях река мелкая (средняя глубина 0.66 м), узкая (средняя ширина 2.36 м), поэтому расход воды составляет всего лишь 0.08 м^3/с, течение реки быстрое. Далее река расширяется до 8–10 м, местами до 20 м. Средний расход воды составляет 11.37 м^3/с. Гидрологический режим р. Ижоры и ее небольшая протяженность приводят к тому, что вещества, попадающие в Ижору, движутся к Неве со средней скоростью 4.5 км/ч. Воды реки при сохранении большой скорости течения на всем протяжении попадают через 16 ч в Неву, а через сутки в Балтийское море (Цветкова и др., 1997).

На всем протяжении берега реки покрыты зарослями макрофитов. Течение вдоль берегов медленное. В центральных участках реки в районе п. Пудость и г. Коммунар (ст. 1 и 4) течение реки быстрое, дно каменистое. На станциях 2 и 3 (п. Тайцы и Горки) в центральных участках реки течение замедленное. Дно заиленное, покрыто зарослями макрофитов. На всех станциях вода прозрачная (прозрачность до дна), визуально без присутствия взвешенной фракции. В 1970-е гг. в районе станции Тайцы отмечалось повышенное содержание взвешенных веществ в воде (Методы биологического анализа, 1976).

Методы

Пробы зоопланктона были отобраны на 4 станциях, расположенных в верхнем течении р. Ижора: в поселках Пудость (станция 1, 59.6096°N 30.0832°E), Тайцы (станция 2, 59.6075°N 30.1313°E), Горки (станция 3, 59.6101°N 30.2283°E) и г. Коммунар (станция 4, 59.6290°N 30.4247°E). Участки перечислены в последовательности от истока к устью. Расстояние между станциями 8, 6 и 12 км соответственно. Станция Тайцы расположена на 200 м ниже по течению от п. Вайялово, места впадения в р. Ижора сточных вод гатчинских очистных сооружений. Выбор этого места не случаен, отбор зоопланктонных проб в нижележащем от места сброса участке может позволить определить влияние загрязнения на формирование зоопланктонных комплексов.

Материал был собран в начале июля 2014 г. в центральном и прибрежном участках каждой станции. Сбор производили в верхних слоях воды зачерпыванием ведром с последующим процеживанием воды через планктонную сеть с газом № 68. На каждом участке также были собраны осадочные пробы (объем 1.0 л). Всего на каждой станции было отобрано по 4 пробы – две в центральной части (без макрофитов) и две – в прибрежной части, в зоне зарослей макрофитов, причем краем ведра проводили по стеблям водных растений. Сроки и схема отбора материала (местоположение и количество станций) и методы сбора были идентичны схеме, использованной в 1970-е гг. Пробы фиксировались 4 % раствором формалина. Количественное определение зоопланктона проводилось в камере Богорова с применением стандартных методик (Методические рекомендации..., 1982). К числу доминирующих относились виды, чья доля в сообществе составляла 10 % и более.

Результаты

Всего на станциях р. Ижоры в 2014 г. отмечены представители 22 видов планктонных беспозвоночных, в том числе: коловратки (Rotifera) – 11 видов, ветвистоусые ракообразные (Cladocera) – 5 видов, в состав веслоногих ракообразных (Copepoda) входили циклопы Cyclopoida (5 видов) и в состав гарпактицид Harpactocoida – 1 вид. Представители калянид Calanoida встречены не были, также не был встречен характерный для неглубоких водоемов с медленным течением вид хищных ветвистоусых ракообразных *Polyphemus pediculus* Linnaèus 1761 (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав, биотопическая принадлежность (п – пелагиаль, пз – прибрежная зона, л – литораль, вр – водная растительность, бп – береговой песок), встречаемость (В, %, 2014 г.), распределение в водоеме и индикаторная значимость (S) зоопланктона на реке Ижора в 1973–1975 (Иванова, 1976а; Кутикова, 1976) и 2014 гг.

	Биотоп	B, %	Литературные данные, 1973–1975 гг., станции	Данные 2014 г., станции (Ц – центр, П – прибрежье)								S
				1		2		3		4		
				Ц	П	Ц	П	Ц	П	Ц	П	
Rotifera												
Asplanchna herricki Guerne, 1888	п	13					+					о-β
Cephalodella ventripes (Dixon-Nuttall, 1901)	вр, бп	25	1–4			+		+				о-β
Colurella uncinata (Müller, 1773)	вр	13	1–4					+				о
Euchlanis dilatata Ehrenberg, 1832	пз	63	1–4		+	+	+	+	+			о-β
E. d. unisetata Leydig, 1854	пз	13								+		о-β
Euchlanis incisa Carlin, 1939	пз	50	1–4			+	+			+	+	о
Euchlanis lucksiana Hauer, 1930	п	50	1–4			+		+	+		+	о-β
Keratella quadrata (O. F. Müller, 1786)	п	13			+							β
Proales dicipiens (Ehrenberg, 1832)	вр	13	1–4		+							о
Synchaeta stylata Wierzejski, 1893	п	25	1–4				+		+			о
Trichotria truncata truncata (Whitelegge, 1889)	вр	13				+						о
Crustacea												
Cladocera												
Alona rectangula Sars, 1862	пз	25			+						+	о-β
Chydorus sphaericus (O. F. Müller, 1785)	пз	88	1	+	+	+	+		+	+	+	β
Ilyocryptus agilis Kurz, 1874	пз	13								+		о-β
Pleuroxus trigonellus (O. F. Müller, 1776)	пз	25	1		+						+	о-β
Scapholeberis mucronata (Müller, 1776)	пз	13			+							о-β
Simocephalus vetulus (Müller, 1776)	пз		1, 3, 4									о-β
Copepoda, Cyclopoida												
Науплии		75		+	+	+	+		+		+	
Ectocyclops phaleratus (Koch, 1838)	л	38	1, 3, 4					+	+	+		о-β
Eucyclops serrulatus (Fischer, 1851)	л	88	1–4	+	+	+	+	+	+		+	β
Macrocyclops albidus (Jurine, 1820)	л	13	1–4						+			β

Mesocyclops leuckarti (Claus, 1857)	п	25		+	+	о-β
Microcyclops bicolor (Sars, 1863)	л	13			+	о-β
Copepoda, Harpacticoida						
Neomrazikiella northumbrica (Chappius, 1929)	л	13	+			о-β

Типичными представителями зоопланктона р. Ижора (встречаемость по участкам 50 % и более) были широко распространенные в водоемах умеренной зоны организмы: коловратки рода *Euchlanis* – *E. dilatata*, *E. incisa* и *E. lucksiana*, ветвистоусое ракообразное *Chydorus sphaericus* и веслоногое ракообразное *Eucyclops serrulatus*, а также науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных.

Зоопланктон в 2014 г. был представлен в основном прибрежно-зарослевыми формами (см. табл. 1), что, возможно, обусловлено достаточно высокой степенью развития макрофитов вдоль берегов и на центральных участках реки (станции 2 и 3).

Число видов на центральном участке каждой станции было ниже, чем в прибрежье. В среднем на центральных участках реки было отмечено 4.75 ± 2.22 вида зоопланктона, в прибрежье 8.00 ± 1.41 вида. Небольшое число видов на центральных участках на станциях 1 и 4, по всей видимости, обусловлено высокой скоростью течения.

Число доминирующих видов по численности в центре реки (2.75 ± 0.96 вида) было выше, чем в прибрежье (1.75 ± 0.96). Причем в прибрежной зоне станций 2 и 3 отмечено упрощение структуры сообщества зоопланктона, здесь доминанты по численности включали только по одному виду. По биомассе зоопланктона и в центральных участках, и в прибрежье было отмечено примерно одинаковое количество доминирующих видов (2.00 ± 0.82 и 2.75 ± 0.96 соответственно).

Количественные характеристики зоопланктона были неоднородны. Численность варьировала от 0.23 до 1.92 тыс. экз. м$^{-3}$ (табл. 2), в среднем составляя на центральных участках 0.30 ± 0.26, в прибрежье 1.62 ± 1.23 тыс. экз. м$^{-3}$.

Таблица 2. Структурные характеристики зоопланктона разных участков реки Ижора: индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера (H) по численности, численность (N), биомасса (B), а также сапробность (S) и класс вод, определенный по количеству типов питания (Иванова, 1976а), в 1973 (Иванова, 1976а, б; Кутикова, 1976; Макрушин, Кутикова, 1976) и 2014 гг.

Год	Станция	H, биты/экз.	N, тыс. экз. м$^{-3}$	B, г м$^{-3}$	S	Класс вод
1973	1	2.25	26.2	0.49	1.70	3
1973	2	0.90	224.2	0.29	2.00	5
1973	3	1.75	52.25	3.49	2.20	4
1973	4	1.90	114.7	3.92	2.00	3
	Среднее ± SD	1.70 ± 0.57	104.34 ± 88.12	2.05 ± 1.92	1.98 ± 0.21	3.75 ± 0.96
2014	1	1.68	0.53	0.009	1.23	3
2014	2	1.77	1.92	0.007	1.57	4
2014	3	1.66	1.12	0.005	1.61	4
2014	4	2.35	0.23	0.002	1.57	4
	Среднее ± SD	1.86 ± 0.33	0.95 ± 0.74	0.006 ± 0.003	1.49 ± 0.18	3.75 ± 0.50

Средняя биомасса зоопланктона была невысокой, ее значения постепенно снижались от истока к устью (см. табл. 2). На центральных участках биомасса зоопланктона была ниже (0.0016 ± 0.0010 г м$^{-3}$), чем в прибрежье (0.0042 ± 0.0032 г м$^{-3}$).

Индекс видовой структуры сообщества Шеннона – Уивера, рассчитанный по численности, варьировал от 1.66 (станция 3) до 2.35 (станция 4), в среднем для всех участков составляя 1.86 ± 0.33 (см. табл. 2). Число видов зоопланктона в 2014 г. было невысоким (5.25 ± 2.22).

На всех участках реки, за исключением центральной части станции 1, характеризующейся быстрым течением, в доминирующий комплекс зоопланктона по численности входили коловратки. Ветвистоусые ракообразные доминировали на большей части участков, кроме станции 3 и прибрежного участка станции 2. Веслоногие ракообразные также входили в доминирующий комплекс практически на всех участках, за исключением прибрежных зон станций 2 и 3.

В биомассе зоопланктона коловратки составляли значительную долю на станциях 2 и 3. Ветвистоусые ракообразные входили в состав доминант по биомассе зоопланктона на всех участках, кроме станции 3 и прибрежной части станции 2. Веслоногие ракообразные составляли основу биомассы на всех участках, за исключением центральной части станции 1.

Невысокие значения численности могут свидетельствовать о неблагополучном состоянии зоопланктонных организмов, что может отражаться и на их плодовитости. Отношение числа науплиев к числу взрослых самок может характеризовать изменение возрастного состава и отражает плодовитость. В центральных участках р. Ижора это соотношение удалось установить для станции 2, соотношение было равным при крайне невысоких количествах и науплиев, и взрослых самок. На других станциях невозможно было провести исследования, т. к. отсутствовали те или иные возрастные группы. В прибрежной зоне соотношение численностей науплиев и взрослых самок было невысоким и достигало максимальных значений (1) на станции 2.

При рассмотрении трофической структуры зоопланктона на р. Ижора в 2014 г. в первую очередь можно отметить, что в сообществе зоопланктона отсутствовала такая важная трофическая группа, как альго- и зоофаги, которые в небольших пресноводных водоемах чаще всего представлены диаптомусами.

На всех исследованных участках кроме центральной части станции 1 в состав доминирующих групп по численности и биомассе входили микрофаги (мелкие коловратки).

В центральной части станций 1, 2 и 4 значительную часть численности и биомассы зоопланктона составляли макрофильтраторы. В то время как в прибрежных участках эта трофическая группа доминировала только на станциях 1 и 4.

Хищники составляли основу численности и биомассы в центральных участках на станциях 3 и 4. В прибрежных участках численность хищных форм достигала высоких значений на станциях 1 и 4. Биомасса хищников достигала высокой доли в общей биомассе зоопланктона на станциях 2, 3 и 4.

Основу численности и биомассы микрофагов составлял фитофильный зарослевый вид коловраток *Euchlanis dilatata*, в спектр питания которого входят фитопланктон и сестон. Среди макрофильтраторов преобладал зарослевый вид *Chydorus sphaericus*. В отличие от первичных фитофильных фильтраторов, добывающих пищевые частицы непосредственно отфильтровывая их из толщи воды, фитофильные хидориды (вторичные фильтраторы), к которым относится *Ch. sphaericus*, добывают пищевые частицы путем соскребания их с субстрата с последующей фильтрацией (Столбунова, 2006). *Ch. sphaericus* часто обитает на скоплениях живых и отмирающих водорослей, питается детритом, хорошо живет на бактериальном корме. Водоросли и разлагающиеся макрофиты также входят в его рацион (Монаков, 1998). Таким образом, по типу питания *Ch. sphaericus* можно отнести к фильтраторам-собирателям, а по спектру питания – к полифагам.

В качестве субдоминант были отмечены другие виды хидорид и молодь веслоногих ракообразных.

Анализ трофической структуры ракообразных с учетом типов питания, проведенный в 2014 г., показал различия в структуре зоопланктона. Наибольшее количество видов, а вместе с тем и более высокое разнообразие типов питания было представлено на станциях 1 и 4 (табл. 3). На всех станциях зоопланктон был представлен собирателями-полифагами и небольшим количеством хватателей. Небольшое количество фильтраторов (2 % от общей численности) было встречено в прибрежье станции 1.

Таблица 3. Структура комплекса планктонных ракообразных реки Ижора в 2014 г. (типы питания – по: Монаков, 1998).

Станция	Трофический уровень	Основная пища	Тип питания	Название видов
1	нехищный	планктонные водоросли, бактерии, детрит	фильтрация	*Scapholeberis mucronata*
		водоросли планктона и обрастаний, детрит	фильтрация и собирание	*Alona rectangula, Chydorus sphaericus, Pleuroxus trigonellus*
	смешанный	водоросли обрастаний, детрит	фильтрация и собирание	*Neomrazikiella northumbrica*
		водоросли, Protozoa, Rotifera, мелкие ракообразные	собирание	*Eucyclops serrulatus*
2	нехищный	водоросли планктона и обрастаний, детрит	фильтрация и собирание	*Chydorus sphaericus*
	смешанный	водоросли, Protozoa, Rotifera, мелкие ракообразные	собирание	*Eucyclops serrulatus*
	хищный	Protozoa, Rotifera, мелкие ракообразные	активный захват	*Mesocyclops leuckartii*
3	нехищный	водоросли планктона и обрастаний, детрит	фильтрация и собирание	*Chydorus sphaericus*
	смешанный	водоросли, Protozoa, Rotifera, мелкие ракообразные	собирание	*Ectocyclops phaleratus,Eucyclops serrulatus*
	хищный	Protozoa, Rotifera, мелкие ракообразные	активный захват	*Macrocyclops albidus*

4	нехищный	водоросли планктона и обрастаний, детрит	фильтрация и собирание	*Alona rectangula,Chydorus sphaericus, Ilyocryptus agilis, Pleuroxus trigonellus*
	смешанный	водоросли, Protozoa, Rotifera, мелкие ракообразные	собирание	*Ectocyclops phaleratus, Eucyclops serrulatus, Microcyclpos bicolor*

Среди ракообразных в качестве индикаторов состояния воды в р. Ижора можно выделить виды, толерантные к условиям, возникающим в сильно загрязненных водоемах, *Chydorus sphaericus* и *Eucyclops serrulatus*. Эти виды могут встречаться и в чистых водах, но в массовом количестве развиваются в загрязненных водоемах. На центральном участке станции 3 были отмечены особи *E . serrulatus*, на карапаксе которых развились колонии эпибионтных инфузорий рода *Vorticella*.

В 2014 г. в центральных и прибрежных участках реки встречались прибрежно-зарослевые виды коловраток. Полисапробные виды коловраток, индикаторы загрязненных водоемов, в планктоне р. Ижора отмечены не были.

Индекс сапробности по Пантле – Букку в модификации Сладечека (Sladeček, 1973) в 2014 г. в среднем для всех станций р. Ижора составил 1.49 ± 0.21. Значения индекса сапробности, рассчитанного для всех исследованных участков (за исключением центрального участка станции 1), позволяет оценить качество вод р. Ижора как бета-мезосапробные (умеренно загрязненные органическим веществом).

Обсуждение

Видовой состав зоопланктона р. Ижора в 2014 г. был достаточно бедный. В 1970-х гг. видовой состав был богаче за счет коловраток. В 2014 г. было отмечено на 2 вида ветвистоусых ракообразных больше, чем в 1970-е гг. Также был встречен 1 вид гарпактицид, в 1970-е гг. представители этой группы обнаружены не были.

В августе 1973 г. численность коловраток в р. Ижора была значительно выше (Кутикова, 1976), чем в 2014 г. (87.59 ± 153.19 и 0.71 ± 1.11 тыс. экз. м$^{-3}$ соответственно). Численность коловраток в центре реки в 1973 г. была в десятки раз выше, чем в 2014 г. В прибрежной зоне в 1973 г. показатели численности коловраток превосходили значения за 2014 г. в сотни раз (Кутикова, 1976). По данным М. Б. Ивановой (Иванова, 1976а), численность ракообразных на станции Пудость (в среднем для центральной и прибрежной частей реки) составляла 7 тыс. экз. м$^{-3}$, на станции Тайцы, в месте сброса сточных вод, резко снижалась до 1 тыс. экз. м$^{-3}$. Далее, вниз по течению реки, на станциях Горки и Коммунар численность ракообразных повышалась до 27 и 29 тыс. экз. м$^{-3}$ соответственно. Численность зоопланктона в 2014 г. была немного выше в прибрежной зоне, но ее значения были невелики на всех участках реки. Биомасса зоопланктона в 2014 г. также на всех участках реки была невысокой. Столь значительное сокращение численности и биомассы (Иванова, 1976б) коловраток и ракообразных (более чем в сто раз) по сравнению с исследованиями 40-летней давности (см. табл. 2), возможно, связано с сокращением количества аллохтонных органических веществ, поступавших в 1970-е гг. со сточными водами, а также с длительным воздействием загрязняющих веществ на всем протяжении исследованного участка реки.

В 1970-е гг. на участках с ненарушенной структурой сообществ (выше и гораздо ниже места сброса сточных вод) коэффициент видового разнообразия в течение вегетационного сезона изменялся в пределах от 2.0 до 4.1 (Иванова, 1976а). При наиболее высокой степени загрязнения величина этого показателя в отдельных случаях доходила до 0. В 2014 г. не было отмечено значительных различий индекса видового разнообразия на протяжении всего исследованного участка реки.

При увеличении степени загрязнения число видов и численность ветвистоусых ракообразных и соответственно отношение числа видов и численности Cladocera и Copepoda в 1970-е гг. снижались (Иванова, 1976а). В 2014 г. эупланктонные фильтраторы среди ветвистоусых ракообразных были отмечены только в прибрежье станции 1, соответственно, для станций, расположенных ниже по течению, значения этих индексов рассчитать невозможно.

В составе зоопланктона не были отмечены представители семейства Diaptomidae. Эта группа зоопланктонных организмов наиболее чувствительна к изменениям среды. И в эвтрофных условиях, и при токсическом загрязнении раньше других начинает сокращать свою численность (Андроникова, 1996; Куликова, 2010).

В 1970-е гг. плодовитость циклопов была значительно выше, отношение числа науплиев к числу взрослых самок было равно 0.8, 0.35, 1.24 и 1.6 для станций от Пудости до Коммунара соответственно (Иванова, 1976а). Отношение численностей науплиев и взрослых самок циклопов в 1970-е гг. было минимальным на станции Тайцы, наиболее загрязненном участке. Несмотря на значительное снижение интенсивности поступления загрязняющих органических веществ в 2014 г., численность молодых и взрослых стадий циклопов и показатели, отражающие плодовитость циклопов, стали заметно ниже на всех участках реки. Возможно, это связано с длительным негативным воздействием вредных токсических веществ на сообщество зоопланктона в целом и на популяцию циклопов в частности.

При исследовании зоопланктона реки Ижора в 1970-е гг. были сопоставлены гидрохимические данные по всем изученным участкам и особенности трофической структуры зоопланктонных ракообразных (по типам питания). При этом было произведено разделение участков реки по степени загрязнения (Драчев, 1964). Трофическая структура зоопланктона на разных участках реки вполне соответствовала степени загрязнения р. Ижора на исследованных станциях, определенной на основании гидрохимических данных (Иванова, 1976а). По мере увеличения степени загрязнения и обеднения видового состава уменьшалось разнообразие типов питания. В наиболее загрязненных участках оставались собиратели-полифаги и небольшое количество хватателей. Среди ракообразных полностью исчезали виды-фильтраторы, способствующие повышению роли зоопланктона в очищении вод реки от взвешенных веществ.

Согласно М. Б. Ивановой (Иванова, 1976а), в районе станций Пудость и Коммунар качество воды можно было отнести к 3-му классу (умеренно загрязненные), в районе станции Горки – к 4-му классу (загрязненные). Вода на станции Тайцы соответствовала 5-му классу (грязные воды).

Анализ трофической структуры ракообразных (с учетом типов питания), проведенный в 2014 г., позволяет рассматривать качество вод на станциях Пудость и Коммунар как умеренно загрязненные. Качество воды на станциях Тайцы и Горки можно отнести к классу «загрязненные воды» (см. табл. 2).

В 1970-е гг., в летние месяцы, в планктоне реки Ижора встречались в массовых количествах коловратки – полисапробы, индикаторы загрязненных водоемов *Epiphanes senta* (Müller, 1773) и *Rotaria rotatoria* Pallas, 1766. Особенно большой численности (441 тыс. экз. м$^{-3}$) вид *R. rotatoria* достигал на станции Тайцы (Кутикова, 1976). В 2014 г. оба эти вида в планктоне р. Ижора отмечены не были. В центральных и прибрежных участках реки были отмечены прибрежно-зарослевые виды коловраток.

Несмотря на то, что в 2014 г. в планктоне не были обнаружены полисапробные виды, видовой состав зоопланктона был достаточно обедненным и его основу представляли зарослевые формы коловраток и толерантные к высокой степени загрязнения ветвистоусые и веслоногие ракообразные. На некоторых участках были зафиксированы случаи обрастания ракообразных эпибионтными организмами. Фильтраторы среди ракообразных отсутствовали (за исключением прибрежья самой «чистой» станции). Рачковый зоопланктон был представлен собирателями-полифагами и хватателями. Все вышеперечисленное свидетельствует о высокой степени загрязнения вод реки.

Значения индекса сапробности позволяют оценить качество вод р. Ижора практически на всех участках как бета-мезосапробные (умеренно загрязненные органическим веществом). Применение индекса сапробности и использование особенностей типов питания зоопланктонных организмов дают сходные результаты при оценке качества воды, причем метод, учитывающий типы питания, позволяет получать более точные оценки. Использование обоих методов подтверждает наличие нарушения нормального состояния зоопланктона на всех исследованных участках реки.

В 1970-х гг. было отмечено ярко выраженное негативное воздействие сточных вод на развитие зоопланктона. В месте выброса загрязняющих веществ численность зоопланктона снижалась до нулевых значений по сравнению с вышележащими участками реки от места загрязнения. Ниже по течению численность зоопланктона восстанавливалась и достигала высоких значений, вместе с тем постепенно возобновлялась и структура сообщества зоопланктона. Подобная ситуация была отмечена на реке Латка (Ярославская область), когда в месте сброса сточных вод снижалась численность и изменялась структура сообщества зоопланктона, в значительных количествах развивались полисапробные виды. Ниже по течению сообщество зоопланктона постепенно восстанавливало свои функции, полисапробные виды исчезали, повышались количественные показатели и индекс видового разнообразия. Но при этом полного восстановления сообщества зоопланктона, до фоновых значений, не происходило (Крылов, 1993).

В 2014 г. столь резких изменений численности зоопланктона в месте сброса сточных вод отмечено не было. Но на протяжении всего района исследования были выявлены признаки угнетенного состояния сообщества – значительное снижение численности и нарушение структуры. Численность и структура зоопланктона р. Ижора не восстанавливались до естественного состояния речного зоопланктона вдоль всего исследованного участка (26 км). Такое снижение численности и биомассы зоопланктона может быть связано с длительным воздействием токсических веществ.

В 1970-х гг. в месте загрязнения реки отмечалась повышенная мутность воды, негативное воздействие повышенной концентрации взвешенных частиц на зоопланктон реки проявлялось только в месте загрязнения. В 2014 г. прозрачность воды на всех исследованных участках была достаточно высокой (до дна), тем не менее на протяжении всего участка прослеживались признаки угнетенного состояния сообщества зоопланктона.

Хотя после начала очистки сточных вод нагрузка на реку аллохтонного органического вещества антропогенного происхождения снизилась, состояние зоопланктона указывает на сохранение значительного антропогенного воздействия на ее экосистему. Возможно, после очищения сточных вод биогенная нагрузка на реку снизилась, а нарушения и проявления деградационных процессов в составе и структуре сообщества могли произойти по причине длительного токсического воздействия. По данным И. К. Ривьер (2005), токсические вещества, попадающие в волжские водоемы с промышленными стоками (г. Череповец и г. Рыбинск), приводят к нарушению качества воды и быстрой гибели большинства видов зоопланктона и других групп животных. Токсическое действие неочищенных сточных вод Сегежского ЦБК в Северном Выгозере вызывало обеднение видового состава зоопланктона на 210 загрязненных участках – исчезали менее устойчивые виды, в первую очередь каланоиды. Также при токсическом воздействии снижались количественные показатели зоопланктона во все сезоны года (Куликова, 2010).

Заключение

Несмотря на создание системы по очистке воды г. Гатчины, зоопланктонное сообщество р. Ижора продолжает испытывать значительное воздействие неблагоприятных факторов. Отмечены значительные изменения в количественном развитии и структуре зоопланктона на протяжении всего исследованного участка р. Ижора, что может быть связано с длительным токсическим воздействием на

зоопланктонные организмы.

Библиография

Алешина Д. Г., Афанасьева А. Л. Оценка экологического состояния малых рек – притоков Ладожского озера // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Т. II. Ярославль: Филигрань, 2014. С. 13–17.

Андроникова И. Н. Использование показателей зоопланктона в оценке экологического состояния прибрежной зоны Ладожского озера // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем / Институт озероведения РАН. СПб.: Любавич, 2011. С. 168–174.

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных систем разных трофических типов . СПб.: Наука, 1996. 190 с.

Афонина Е. Ю., Ташлыкова Н. А. К исследованиям планктона малой реки Кадалинка (Амурский бассейн) // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем: Тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием / Отв. ред. Т. Д. Зинченко, Г. С. Розенберг. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 13.

Богатов В. В., Федоровский А. С. Основы речной гидрологии и гидробиологии . Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.

Волков И. В. Основные факторы антропогенных сукцессий // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского севера. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского ун-та, 1995. С. 21–22.

Деревенская О. Ю., Мингазова Н. М., Яковлев В. В. Сообщество зоопланктона малой реки в аномальных климатических условиях (на примере р. Казанки, РФ) // Гидробиологический журнал. 2015. Т. 51. № 2. С. 13–22.

Драчев С. М. Борьба с загрязнениями рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками . М.; Л.: Наука, 1964. 272 с.

Иванова М. Б. Влияние загрязнения на планктонных ракообразных и возможность их использования для определения степени загрязнения рек // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Зоологический институт РАН, 1976а. С. 68–80.

Иванова М. Б. Опыт оценки участия планктонных животных в процессах самоочищения воды (на примере зоопланктона прибрежных участков реки Ижора) // Гидробиологические основы самоочищения вод. Л.: Наука, 1976б. С. 36–42.

Игнатьева Н. В., Беляков В. П., Загребин А. О., Капустина Л. Л., Надеждина Н. В., Павлова О. А., Родионова Н. В., Сусарева О. М. Комплексная оценка экологического состояния городских водоемов при антропогенном воздействии // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем / Институт озероведения РАН. СПб.: Любавич, 2011. С. 59–67.

Калинкина Н. М., Сярки М. Т., Тимакова Т. М., Куликова Т. П., Чекрыжева Т. А., Полякова Т. Н., Рябинкин А. В., Теканова Е. В. Современное состояние водных объектов Карелии и тенденции их изменения // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: БГУ, 2007. С. 96–97.

Карташева Н. В., Малашенков Д. В., Недосекин А. Г., Ростанец Д. В., Хромов В. М. Особенности распределения планктона в реке Москве // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем: Тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием / Отв. ред. Т. Д. Зинченко, Г. С. Розенберг. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 78.

Кондратьева Т. А., Захаров С. Д., Жданова Г. Н. Изменчивость гидрохимических и гидробиологических параметров речных экосистем Республики Татарстан и их использование для оценки их экологического состояния // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем: Тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием / Отв. ред. Т. Д. Зинченко, Г. С. Розенберг. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 86.

Крылов А. В. Зоопланктон и качество вод малой реки в условиях воздействия промышленных стоков // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях

антропогенного воздействия / Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. Вып. 69 (72). С. 39–47.

Крылов А. В. Зоопланктон реки Хопер на территории Хоперского государственного природного заповедника // Труды заповедника. 2016. № 10. С. 74–82.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Белого моря . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. 325 с.

Куликова Т. П. Зоопланктон водных объектов бассейна Онежского озера . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 223 с.

Кутикова Л. А. Коловратки речного планктона как показатели качества воды // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Зоологический институт РАН, 1976. С. 80–90.

Макрушин А. В., Кутикова Л. А. Сравнительная оценка методов Пантле и Букка в модификации Сладечека и Зелинки и Марвана для определения степени загрязнения по зоопланктону // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Зоологический институт РАН, 1976. С. 90–94.

Методические рекомендации при сборе и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция . Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Методы биологического анализа пресных вод / ЗИН АН СССР. Л., 1976. 200 с.

Миронова Т. И., Слепян Э. И. Природа Ленинградской области и ее охрана . Л.: Лениздат, 1983. 250 с.

Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных . М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 1998. 321 с.

Подшивалина В. Н. Зоопланктон р. Большой Цивиль (Среднее Поволжье) в условиях изменения гидрологического режима и увеличения антропогенной нагрузки // Поволжский экологический журнал. 2011. № 1. С. 49–58.

Полищук В. В., Радзимовский Д. А., Коненко А. Д., Клоков В. М., Литвинов М. А., Синайская Т. М., Тарасевич И. Г., Травянко В. С. Оценка изменений в состоянии ценозов малых рек Украины в условиях загрязнения, эвтрофирования и изменения водности // Биологическое самоочищение и формирование качества воды. М.: Наука, 1975. С. 88–91.

Реконструкция очистных сооружений Гатчины завершена // АСН-инфо. URS: https://asninfo.ru/news/55339-rekonstruktsiya-ochistnykh-sooruzheniy-gatchiny-zavershena (дата обращения 12.12.2014).

Ривьер И. К. Крупные техногенно-нарушенные акватории на Верхней Волге: состояние зоопланктона, качество воды // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ / Под ред. Е. И. Извекова. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 239–245.

Семенова А. С. Использование показателей зоопланктона для оценки качества воды рек Калининградской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23. № 2. С. 124–131.

Столбунова В. Н. Зоопланктон озера Плещеево / Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН. М.: Наука, 2006. 152 с.

Филимонова З. И., Куликова Т. П. О зоопланктоне Петрозаводского Онего // Петрозаводское Онего и его лимнологические особенности. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1984. С. 123–138.

Черевичко А. В. Зоопланктон малых рек Псковской области в условиях активного загрязнения // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Т. II. Ярославль: Филигрань, 2014. С. 398–401.

Цветкова О., Калинина О., Антипова О., Левых Е., Веселова Е. Комплексное экологическое исследование верховьев р. Ижоры . СПб.: Изд-во Колпинского района, 1997. 20 с.

Шурганова Г. В., Макеев И. С., Кудрин И. А., Ильин М. Ю., Гаврилко Д. Е. Современное состояние зоопланктона водотоков антропогенно нарушенных территорий г. Нижнего Новгорода // Экосистемы малых рек: биоразнообразие,

экология, охрана. Т. II. Ярославль: Филигрань, 2014. С. 419–422.

Шурганова Г. В., Тарбеев М. Л., Голубева А. В., Тарасова А. А. К оценке качества воды малых рек Среднего Поволжья на основании анализа индикаторных организмов зоопланктона // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем: Тез. докл. Всерос. конф. с междунар. участием / Отв. ред. Т. Д. Зинченко, Г. С. Розенберг. Тольятти: Кассандра, 2011. С. 195.

Albanese S., Iavazzo P., Adamo P., Lima A., De Vivo B. Assessment of the environmental conditions of the Sarno river basin (south Italy): a stream sediment approach // Environmental Geochemistry and Health. 2013. Vol. 35 (3). P. 283–297.

De Pippo T., Donadio C., Guida M., Petrosino C. The case of Sarno River (Southern Italy): effects of geomorphology on the environmental impacts // Environmental Geochemistry and Health. 2006. Vol. 13 (3). P. 184–191.

Malmqvist B., Rundle S. Threats to the running water ecosystems of the world // Environmental Conservation. 2002. Vol. 29 (2). P. 134–153.

Sala O. E., Chapin F. S. 3rd, Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., Poff N. L., Sykes M. T., Walker B. H., Walker M., Wall D. H. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // Science. 2000. Vol. 287. P. 1770–1774.

Sladeček V. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. Stuttgart. 1973. Bd. 7. H. 7. P. 808–816.

Vorosmarty C. J., McIntyre P. B., Gessner M. O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., Glidden S., Bunn S. E., Sullivan C. A., Liermann C. R., Davies P. M. Global threats to human water security and river biodiversity // Nature. 2010. Vol. 467. P. 555–561.

Woodward G., Gessner M. O., Giller P. S., Gulis V., Hladyz S., Lecerf A., Malmqvist B., McKie B. G., Tiegs S. D., Cariss H., Dobson M., Elosegi A., Ferreira V., Graça M. A., Fleituch T., Lacoursière J. O., Nistorescu M., Pozo J., Risnoveanu G., Schindler M., Vadineanu A., Vought L. B., Chauvet E. Continental-scale effects of nutrient pollution on stream ecosystem functioning // Science. 2012. Vol. 336. P. 1438–1440.

Xiong W., Ni P., Chen Y., Gao Y., Shan B., Zhan A. Zooplankton community structure along a pollution gradient at fine geographical scales in river ecosystems: the importance of species sorting over dispersal // Molecular Ecology. 2017. Vol. 26 (16). P. 4351–4360.

Xiong W., Li J., Chen Y., Shan B., Wang W., Zhan A. Determinants of community structure of zooplankton in heavily polluted river ecosystems // Scientific Reports. 2016. Vol. 6. P. 1–10.

Yang Y., Ni P., Gao Y., Xiong W., Zhao Y., Zhan A. Geographical distribution of zooplankton biodiversity in highly polluted running water ecosystems: validation of fine-scale species sorting hypothesis // Ecology and Evolution. 2018. Vol. 8 (10). P. 4830–4840.

Благодарности

Автор выражает благодарность С. М. Голубкову, В. А. Петухову и Я. А. Кучинской за помощь, оказанную при сборе материала, С. М. Голубкову за ценные советы при подготовке рукописи статьи.

Работа выполнена при поддержке Гостемы на 2019–2021 гг. № АААА-А19-119020690091-0 «Исследования биологического разнообразия и механизмов воздействия антропогенных и естественных факторов на структурно-функциональную организацию экосистем континентальных водоемов. Систематизация биоразнообразия соленых озер и неполносоленых внутренних морей в зоне критической солености, изучение роли солоноватоводных видов в экосистемах».

ZOOPLANKTON COMMUNITY OF THE UPPER RICHES OF THE IZHORA RIVER (THE BALTIC SEA BASIN) UNDER THE LONG-TERM ANTHROPOGENIC IMPACT

LITVINCHUK Larisa Fedorovna *PhD, Zoological Institute RAS (199034 Saint-Petersburg, Universitetskaya Emb., 1), larisalitvinchuk@yandex.ru*

Keywords: zooplankton, rivers, anthropogenic impact, species-bioindicators

Reviewer: I. Filonenko

Received on: 09 December 2018
Published on: 25 March 2019

Summary: In the conditions of increasing anthropogenic load on ecosystems it is particularly relevant to study the peculiarities of aquatic community changes due to the influence of adverse factors. To assess the state of water bodies, zooplankton organisms are used as environmental bioindicators. For each water body it is important to estimate the intensity and duration of exposure to adverse factors. On the example of the Izhora river (Leningrad region, Baltic Sea basin) influenced by industry and agricultural production for a long time, zooplankton community was studied in 2014. The results were compared to those of 1970s, at that the scheme and methods of sampling were the same. It was shown that throughout the study region the population and biomass of rotifers and crustaceans significantly decreased (more than 100 times). The reduction of the populations alongside with the disturbance of their structure is the signs of supressed zooplankton communities. As the degree of pollution increases and species composition is depleted, the variety of food types decreases. The analysis of the trophic structure of crustaceans (considering the food types) carried out in 2014 as well as the use of saprobity index allowed estimating the quality of river water (on a plot of 26 km) as “moderately polluted” by organic matter. At the same time, there were signs indicative of toxic pollution. In the course of the study it was stated that the zooplankton community of the Izhora river continues to experience the significant adverse effects.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 595.771: 630.443

ВЛИЯНИЕ ДЕФОЛИАЦИИ ДРЕВОСТОЕВ ВО ВРЕМЯ ВСПЫШКИ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (LYMANTRIA DISPAR (L.)) НА ИХ САНИТАРНОЕ СОСТОЯНИЕ НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ФИЛЛОФАГА

ПОНОМАРЕВ Василий Иванович — *д. б. н., Ботанический сад УрО РАН (620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а), v_i_ponomarev@mail.ru*

КЛОБУКОВ Георгий Игоревич — *Ботанический сад УрО РАН (620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а), klobukov_g_i@mail.ru*

НАПАЛКОВА Виктория Валерьевна — *Ботанический сад УрО РАН (620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а), viktoriyaoz@mail.ru*

Ключевые слова: непарный шелкопряд, северная граница ареала, вспышка массового размножения, дефолиация, санитарное состояние деревьев, насаждений

Рецензент: Н. И. Лямцев

Получена: 20 сентября 2018 года
Подписана к печати: 25 марта 2019 года

Аннотация. Защита насаждений от их повреждения во время вспышек массового размножения лесных насекомых-филлофагов и дальнейшего усыхания является одной из основных задач лесозащиты. Непарный шелкопряд (Lymantria dispar (L.)) относится к весенне-летней фенологической группе насекомых-филлофагов. Дефолиация насаждений во время вспышек массового размножения этого вида на основной части ареала, как правило, происходит в июне, начале июля, и листва после дефолиации успевает восстанавливаться в течение вегетационного сезона. Значительный интерес представляет исследование влияния дефолиации на северной границе этого вида в связи с более низкой теплообеспеченностью вегетационных сезонов в этих районах по сравнению с другими частями ареала. Целью данного исследования был мониторинг насаждений после дефолиации непарным шелкопрядом и анализ ее влияния на санитарное состояние насаждения в зависимости от степени и кратности дефолиации на северной границе вспышек (юг Свердловской области). Мониторинг проводили в течение 7 лет после окончания вспышки. Анализ изменения санитарного состояния насаждений и отдельных деревьев проводили на основе глазомерной оценки категорий состояния деревьев. Для статистической обработки материала использованы методы непараметрического анализа. Анализ последствий дефолиации непарным шелкопрядом насаждений в период вспышки массового размножения на северной границе ареала показал, что данное явление приводит к значительному ослаблению насаждений даже в наиболее благоприятных, устойчиво свежих лесорастительных условиях. Полученные результаты свидетельствуют о том, что вспышки массового размножения на северной границе ареалов лесных насекомых-филлофагов и их последствия требуют более детального изучения в связи с высоким уровнем их экологической и хозяйственной значимости.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Толерантность древостоев к дефолиации насекомыми-филлофагами (способность к восстановлению ассимиляционного аппарата и противодействию развития патологических процессов) определяется: а) систематической принадлежностью кормовой породы; б) сроками дефолиации; в) кратностью дефолиации; г) лесорастительными условиями; д) метеоусловиями в период рефолиации (Иерусалимов, 2004; Пономарев и др., 2011). Непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* (L.)) относится к весенне-летней фенологической группе насекомых-филлофагов. Дефолиация древостоев во время вспышек массового размножения этого вида на основной части ареала, как правило, происходит в июне, начале июля, и листва после дефолиации успевает восстанавливаться в течение вегетационного сезона (Мешкова, 2009), однако изменения в физиологических процессах лиственных пород могут отслеживаться в течение 3 лет после дефолиации (Wiley et al., 2017). Ослабление древостоя в результате такого вида стрессового воздействия может приводить к размножению в тканях деревьев патогенных организмов (Twery et al., 1990; Пономарев и др., 2013). Проведенный нами анализ литературы, посвященной влиянию дефолиации насаждений непарным шелкопрядом на их санитарное состояние в зависимости от лесорастительных условий (Пономарев и др., 2011) на евро-азиатском ареале, показал, что наиболее высока опасность усыхания насаждений в свежих, периодически влажных и сухих, периодически свежих условиях произрастания. Наиболее толерантны к дефолиации насаждения в устойчиво свежих лесорастительных условиях (согласно классификации Б. П. Колесникова (1973)). Данные о значительном усыхании деревьев в устойчиво свежих лесорастительных условиях после дефолиации непарным шелкопрядом на его евразийском ареале в научной литературе отсутствуют. В то же время отмечена низкая устойчивость (толерантность) насаждений к дефолиации непарным шелкопрядом при инвазии этого вида в новые ареалы (североамериканский континент) (Twery et al., 1991; Gottschalk, 1993). После закрепления вида на ареале и элиминации наиболее чувствительных пород насаждений толерантность увеличивается, при этом анализ условий местопроизрастания насаждений показывает, что она наиболее высока в условиях выровненного рельефа, низкая – на гребнях, склонах, в понижениях рельефа (Houston, 1981). Эти данные согласуются с проведенным нами анализом (Пономарев и др., 2011), т. к. лесорастительные условия произрастания приурочены к рельефу (Колесников, 1973).

Усыхание древостоев происходит в тех случаях, когда дефолиация либо затягивается до середины – конца июля и листва не успевает восстанавливаться, либо когда после дефолиации, прошедшей в обычные сроки для весенне-летних филлофагов, следует прохладное влажное лето (Колтунов и др., 1998).

Учитывая увеличение угрозы усыхания древостоев при сдвиге сроков дефолиации на более поздние сроки вегетационного периода, значительный интерес представляет исследование влияния дефолиации на северной границе ареалов насекомых-филлофагов весенне-летней фенологической группы при более низкой теплообеспеченности вегетационных сезонов в этих районах, ограничивающей период восстановления ассимиляционного аппарата, по сравнению с другими частями ареалов.

Целью данного исследования был анализ влияния дефолиации во время вспышки массового размножения непарного шелкопряда на северной границе ареала этого вида на санитарное состояние деревьев и насаждений в целом в зависимости от степени и кратности дефолиации.

Материалы

Вспышка массового размножения непарного шелкопряда в Каменск-Уральском районе Свердловской области (Свердловское лесничество, Покровский мастерский участок), на северной границе очагов зауральской популяции непарного шелкопряда, длилась 8 лет (включая продромальную, эруптивную фазы и фазу кризиса), с 2005 по 2012 г. Эруптивная фаза – с 2006 по 2011 г. Насаждения представлены в основном двумя видами берез (*Betula pendula* (Roth). и *B. pubescens* (Ehrh)) с преобладанием первого вида.

Перед вспышкой, в 2005 г., на территории очага были заложены постоянные пробные

площади (ППП) в трех кварталах с различными лесорастительными условиями (37, 45 и 25 кварталы). Размер площадей не менее 0.25 га с количеством деревьев не менее 100 на ППП. Координаты ППП, состав насаждений и таксационные показатели ППП представлены в табл. 1.

В год закладки ППП была проведена оценка санитарного состояния деревьев. Каждое дерево на площади оценивали по 6 основным категориям состояния: 1 – здоровые (без признаков ослабления), 2 – ослабленные, 3 – сильно ослабленные, 4 – усыхающие, 5 – свежий сухостой, 6 – старый сухостой.

Таблица 1. Положение пробных площадей и таксационная характеристика древостоев в Покровском лесничестве (Свердловское лесничество, Покровский мастерский участок) Свердловской области

№№ ППП	Географические координаты		Состав древостоя	Класс бонитета	Класс возраста	Полнота	Средние*		Тип увлажнения
	с. ш.	в. д.					диаметр, см	высота, м	
2	56°31'	61°33'	10Б, ед. С	II	VII	0.8	22.7	20	свежий, периодически влажный
3	56° 28′	61° 36′	10Б	II	VII	0.8	25.1	20	устойчиво свежий
4	56° 28′	61° 36′	10Б	II	VII	0.8	24.5	20	устойчиво свежий
5	56° 28′	61° 36′	10Б	II	VII	0.8	27.3	20	устойчиво свежий
6	56° 28′	61° 36′	10Б	II	VII	0.8	24.1	20	устойчиво свежий
7	57°48'	62°07'	10Б, ед. С	II	VII	0.8	20.6	20	сухой, периодически свежий
8	57°48'	62°07'	10Б, ед. С	II	VII	0.8	23.1	20	сухой, периодически свежий

Примечание. * – характеристики относятся только к основному компоненту древостоя.

Степень ослабления (состояние) насаждения определяли как средневзвешенную величину оценок распределения деревьев разных категорий состояния. При анализе состояния насаждения придерживались следующих значений: средневзвешенная величина не превышает 1.5 – насаждение здоровое; 2.5 – ослабленное; 3.5 – сильно ослабленное; 4.5 – усыхающее; более 4.5 – погибшее (Руководство…, 2007).

Ежегодно в годы вспышки в период развития и питания гусениц раз в декаду проводили глазомерную оценку дефолиации деревьев на ППП. Оценку проводили по 10-балльной шкале, с шагом 10 % дефолиации. За итоговую оценку принимали максимальное значение дефолиации. Во все годы максимальная дефолиация была зафиксирована во второй декаде июля.

В насаждениях с сухим, периодически свежим режимом увлажнения вспышка прошла по продромальному типу (ППП № 7 и 8), дефолиация около 20–30 % была зафиксирована только в 2006 г. В насаждениях со свежим периодически влажным режимом увлажнения (ППП № 2) дефолиация за все годы вспышки не превышала 50 %. Наиболее интенсивная дефолиация во время вспышки была зафиксирована в кварталах с устойчиво свежим режимом увлажнения.

В связи с этим был проведен анализ влияния дефолиации на санитарное состояние насаждений на ППП, расположенных в этих лесорастительных условиях. Это ППП № 3–6. Данные по средней дефолиации на ППП приведены в табл. 2. Низкие значения дефолиации 2007 и 2008 гг. связаны с длительными периодами низких температур во время нахождения гусениц в младших возрастах (2–3 возраст) и высоким уровнем их гибели. Но

плотность кладок в насаждениях в эти годы продолжала оставаться высокой с угрозой сильной и сплошной дефолиации. Наиболее значительная дефолиация была зафиксирована в 2010 г.

Таблица 2. Среднее значение (%) дефолиации деревьев на учетных площадях в разные годы (± стандартная ошибка)

№ ППП	Дефолиация (%) в разные годы					
	2006	2007	2008	2009	2010	2011
3	56 ± 1.52	9 ± 0.01	14 ± 1.24	38 ± 1.24	63 ± 1.14	48 ± 1.24
4	60 ± 1.72	фоновая	17 ± 1.43	37 ± 1.53	61 ± 1.33	50 ± 1.53
5	38 ± 1.42	фоновая	фоновая	58 ± 1.11	79 ± 0.81	49 ± 1.42
6	47 ± 1.24	13 ± 1.24	25 ± 1.43	59 ± 0.86	85 ± 0.67	51 ± 1.24

Примечание. Фоновая дефолиация – не более 10–15 % у всех деревьев.

Методы

Для оценки влияния дефолиации на санитарное состояние насаждений на этих ППП после окончания эруптивной фазы вспышки ежегодно с 2012 по 2018 г. после полного распускания листьев (конец мая – начало июня) проводили съемку санитарного состояния всех деревьев. Полученные результаты анализировали как в целом для насаждения, так и для отдельных деревьев.

Обработку данных проводили в программе Excel из пакета программ MS Office. Для статистической обработки материала использованы биометрические методы с применением элементарной описательной статистики, непараметрического анализа в стандартном пакете программ STATISTICA 6.0.

Результаты

Динамика санитарного состояния насаждений на ППП приведена в табл. 3. Деревья 5–6-й категорий на этих площадях до вспышки массового размножения были в небольшом количестве (ППП № 3 – 4 %, ППП № 4 – 3 %, ППП № 5 – 3 %, ППП № 6 – 2 %). Эти деревья в учет при анализе мы не брали, т. к. в задачу входила оценка изменения санитарного состояния деревьев, подвергшихся зоогенной дефолиации. В табл. 3 приведены данные по санитарному состоянию насаждения перед вспышкой, на год кризиса вспышки и через каждые три года после вспышки.

Таблица 3. Динамика санитарного состояния насаждений в очагах массового размножения непарного шелкопряда в устойчиво свежих лесорастительных условиях

ППП/год	2005	2012	2015	2018
	Средневзвешенное санитарное состояние			
ППП 3	1.4	2.0	2.7	2.7
ППП 4	1.1	2.1	2.6	2.8
ППП 5	1.1	2.0	2.4	2.6
ППП 6	1.4	2.0	2.3	2.7

Данные показывают, что на 2005 г. насаждения на всех ППП относились к категории здоровых. После вспышки массового размножения они перешли в категорию ослабленных, через 3 года (2015 г.) насаждения на двух ППП (№ 3 и 4) были сильно ослаблены, еще через 3 года (2018 г.) на всех площадях насаждения относились к сильно ослабленным.

Распределение по категориям состояния отдельных деревьев до и после вспышки представлено в табл. 4. Согласно этим данным, через 7 лет после окончания вспышки в насаждениях практически не осталось здоровых деревьев, и от 30 до 50 % деревьев перешли в категории сильно ослабленных, усыхающих и сухостоя. На всех ППП наблюдается последовательное ухудшение санитарного состояния насаждения.

Таблица 4. Распределение количества деревьев на ППП по категориям состояния (%)

ППП	2005 год						2018 год					
	Категории состояния											
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
ППП 3	60	40	0	0	0	0	0	68	17	2	0	13
ППП 4	91	9	0	0	0	0	3	50	30	7	1	9
ППП 5	86	14	0	0	0	0	2	63	26	3	0	6
ППП 6	58	42	0	0	0	0	1	48	42	2	2	5

При выявлении причин ухудшения санитарного состояния насаждений вследствие зоогенной дефолиации серьезной проблемой является выбор контроля. При использовании в качестве контроля насаждения за пределами очага появляются дополнительные факторы, которые могут повлиять на выводы. В частности, насколько идентичны лесорастительные условия, в том числе по какой причине в этих насаждениях не произошла реализация вспышки. Наиболее оптимально подбирать контроль в пределах очага желательно на тех же ППП. В связи с этим для установления роли зоогенной дефолиации в ухудшении состояния насаждений и возможного влияния других факторов был проведен анализ санитарного состояния деревьев, подверженных разной степени дефолиации.

Учитывая то, что после дефолиации 2006 г. два года (2007, 2008) дефолиация насаждений была крайне незначительной, анализ был проведен по данным мониторинга дефолиации в 2009–2011 гг.

Наиболее значительная дефолиация была отмечена в 2010 г. (см. табл. 2). Был проведен анализ влияния разной степени дефолиации (слабой и средней – 50 % и ниже, сильной – до 75 % и сплошной – от 75 до 100 %) (Руководство…, 2007) на изменение санитарного состояния деревьев. Для анализа были использованы данные по дефолиации деревьев с ППП № 3 и 4, т. к. на ППП № 5 и 6 в 2010 г., в связи с более высокой степенью дефолиации (см. табл. 2), деревья с дефолиацией 50 % и меньше отсутствовали.

Таблица 5. Средневзвешенное санитарное состояние деревьев на ППП № 3 и 4, подвергшихся разной степени дефолиации в 2010 г. (± стандартная ошибка)

Дефолиация, %	Количество деревьев, шт.	Средневзвешенное санитарное состояние на 2008 г.	Средневзвешенное санитарное состояние на 2018 г.
50 % и ниже*	59	1.00 ± 0.01a	2.08 ± 0.07 a
60–70 %	94	1.05 ± 0.03a	2.53 ± 0.10 b
Выше 70 %	37	1.19 ± 0.05a	3.51 ± 0.23 c

Примечание. Достоверные различия в пределах года по t-критерию ($P < 0.05$) показаны разными буквами; * – в 2010 г. дефолиация ниже 30 % не отмечена.

Результаты анализа показывают, что средневзвешенное санитарное состояние деревьев, подвергшихся в 2010 г. слабой и средней дефолиации, изменилось до состояния ослабленные, сильной – до состояния сильно ослабленные, сплошной – до состояния усыхающие (см. табл. 5). Однако значительная дефолиация на этих ППП была отмечена и в 2011 г. В связи с этим был проведен еще один анализ – влияния сильной и сплошной дефолиации на санитарное состояние (свыше 50 %) в зависимости от кратности дефолиации (табл. 6). Деревья, которые все три года (2009, 2010, 2011) подвергались дефолиации менее 50 % (средняя и слабая дефолиация), являлись контрольными.

Таблица 6. Распределение деревьев по категориям состояния при дефолиации свыше 50 % (%)

Кратность дефолиации свыше 50 %	N, шт.	Категория состояния на 2018 г.						
		1	2	3	4	5	6	Средневзвешенное санитарное состояние
0	12	8.3	83.3	0.0	0.0	8.3	0.0	2.16
1	51	3.9	84.3	11.8	0.0	0.0	0.0	2.08
2	65	0.0	66.2	23.1	3.1	0.0	7.7	2.60
3	59	0.0	37.3	45.8	11.9	0.0	5.1	2.90

Примечание. Различия по χ^2 (df = 3.15) = 62.9; $p < 0.0001$; по критерию Краскела – Уоллиса H (3.187) = 36.28; $p < 0.0001$; N – общее количество деревьев.

Результаты этого анализа также показывают значительный вклад дефолиации в изменение санитарного состояния древостоя. Различия между выборками по критерию Краскела – Уоллиса достоверны. Однако балл средневзвешенного санитарного состояния деревьев, подвергшихся сильной и сплошной дефолиации трижды, ниже, чем деревьев, подвергшихся сплошной дефолиации в 2010 г. Это связано, во-первых, с тем, что из 24 деревьев, усохших на этих ППП в результате дефолиаций разных годов эруптивной фазы рассматриваемой вспышки, 15 усохло до 2011 г.; во-вторых, как показывают данные, приведенные в табл. 5, сплошная дефолиация оказывает более значительное влияние на санитарное состояние дерева, чем сильная.

Обсуждение

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы. В северной части ареала непарного шелкопряда нами не была зафиксирована индуцированная резистентность (Haukioja, 1991). Из выживших после дефолиаций 2006 и 2009–2010 гг. 35 % деревьев было дефолиировано в значительной степени дважды и 35 % деревьев подверглось значительной дефолиации три года подряд.

Кроме того, установлено значительное ухудшение санитарного состояния деревьев, подвергшихся сильной и сплошной дефолиации. Долговременное снижение санитарного состояния отмечено в том числе и для деревьев, подвергшихся средней степени дефолиации, что может быть связано с засухой 2010 г. (ГТК весенне-летнего периода 0.4, всего вегетационного сезона – 0.7). Практически все деревья к 2018 г. перешли во 2-ю категорию состояния (ослабленные). Из всей выборки одно дерево осталось в 1-й категории и одно в 2018 г. усохло. Однако сопоставимая по силе засуха 2004 г. (ГТК весенне-летнего периода 0.5, вегетационного сезона – 0.9), после которой последовала анализируемая в данной работе вспышка массового размножения (Пономарев и др., 2016), не привела к долговременному ухудшению санитарного состояния деревьев. После незначительного ухудшения в 2005 г. (см. табл. 3) к 2008 г. санитарное состояние анализируемых деревьев улучшилось (см. табл. 5). Эти данные дают основание полагать, что засуха 2010 г. не могла быть основной причиной долговременного ухудшения санитарного состояния деревьев.

Каковы возможные причины полученных результатов – как отсутствие индуцированной резистентности, так и низкая толерантность деревьев к дефолиации в устойчиво свежих лесорастительных условиях. По-видимому, основной причиной являются более поздние сроки дефолиации на северной границе ареала. В литературе имеется достаточно сведений о значительном усыхании как березовых, так и других лиственных древостоев после их дефолиации насекомыми-филлофагами в позднелетние сроки (конец июля, начало августа) (Гниненко, 1974; Соколов, 2002; Иерусалимов, 2004 и др.). Это связано с тем, что при дефолиации в конце июля времени на восстановление листвы в течение вегетационного сезона остается крайне мало, что, несомненно, ухудшает условия прохождения зимнего периода (Пономарев и др., 2013).

Сдвиг дефолиации на более поздние сроки на северной границе ареала, по сравнению с центральными частями ареала, обусловлен как более поздним отрождением гусениц, так и более низкими температурами в весенний период, во время развития гусениц младших возрастов. Как уже отмечалось выше, в центральных частях ареала дефолиация происходит в июне – начале июля.

Заключение

Анализ последствий дефолиации непарным шелкопрядом насаждений в период вспышки массового размножения на северной границе ареала показал, что в этой части ареала непарного шелкопряда при значительной дефолиации ухудшается санитарное состояние даже тех насаждений, которые произрастают в наиболее устойчивых к этому фактору в других частях ареала лесорастительных условиях. Эти данные указывают на необходимость дифференцированного подхода к прогнозу последствий дефолиации и, соответственно, назначения мер и площади борьбы при возникновении вспышки массового размножения этого вида в зависимости от широтного расположения очагов.

Библиография

Гниненко Ю. И. Очаги массового размножения листогрызущих насекомых в березовых лесах Зауралья // Экология. 1974. № 5. С. 98–101.

Иерусалимов Е. Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 263 с.

Колесников Б. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 175 с.

Колтунов Е. В., Пономарев В. И., Федоренко С. И. Экология непарного шелкопряда в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 215 с.

Мешкова В. Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых. Харьков: Планета-принт, 2009. 396 с.

Пономарев В. И., Ильиных А. В., Соколов С. Л. Критерии целесообразности защиты от насекомых-филлофагов березняков Зауралья // Известия СПбЛТА. Вып. 202. СПб.: СПБГЛТА, 2013. С. 74–85.

Пономарев В. И., Соколов Г. И., Клобуков Г. И. Динамика плотности зауральской популяции непарного шелкопряда в 2003–2013 гг. // Лесоведение. 2016. № 3. С. 76–88.

Руководство по планированию, организации и ведению лесопатологического мониторинга. М., 2007. 114 с.

Соколов Г. И. Чешуекрылые вредители березы из летне-осенней экологической группы в Челябинской области. Екатеринбург, 2002. 75 с.

Gottschalk K. W. Silvicultural guidelines for forest stands threatened by the gypsy moth. USDA. Gener. Technic. Report. 1993. NE 171. 52 p.

Haukioja E. Induction of defenses in trees // Ann. Rev. Entomol. 1991. Vol. 36. P. 28–42.

Houston D. R. Forest stand relationships // The gypsy moth: research toward integrated pest management / Edited by C. C. Doane, M. L. McManus. Washington, 1981. P. 267–281.

Twery M. J., Mason G. N., Wargo P. M., Gottschalk K. W. Abundance and distribution of rhizomorphs of Armillaria spp. in defoliated mixed oak stands in western Maryland // Can. J. For. Res. 1990. Vol. 20. P. 674–678.

Twery M. J., Gottschalk K. W., Smith S. I. Effects of defoliation by gypsy moth // Proceedings, U.S.D.A. gypsy moth research review. 1991. P. 27–39.

Wiley E., Casper B. B., Helliker B. R. Recovery following defoliation involves shifts in allocation that favour storage and reproduction over radial growth in black oak // J. Ecol. 2017. Vol. 105. P. 412–424.

Благодарности

Исследования выполнены в рамках госзадания Ботанического сада УрО РАН.

THE INFLUENCE OF STANDS DEFOLIATION DURING THE OUTBREAKS OF THE GYPSY MOTH (LYMANTRIA DISPAR (L.)) ON THEIR SANITARY STATE ON THE NORTHERN BORDER OF THE RANGE OF THE PHYLLOPHAGES

PONOMAREV Vasily	*D.Sc., Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanical Garden (Russia 620144 Yekaterinburg, 8 March st., 202a), v_i_ponomarev@mail.ru*
KLOBUKOV Georgy	*Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanical Garden (Russia 620144 Yekaterinburg, 8 March st., 202a), klobukov_g_i@mail.ru*
NAPALKOVA Victoria	*Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanical Garden (Russia 620144 Yekaterinburg, 8 March st., 202a), viktoriyaoz@mail.ru*

Keywords: gypsy moth, northern border of range, outbreaks , defoliation, sanitary condition of trees, stands

Reviewer:
N. Ljamcev

Received on:
20 September 2018
Published on:
25 March 2019

Summary: One of the main tasks of forest protection is to save the forests from damage during the outbreaks of mass reproduction of forest phyllophagous insects causing their further drying out. One of these species, Gypsy moth (Lymantria dispar (L.)) belongs to the spring-summer phenological group of insects-phylophages. The defoliation of stands during the outbreaks of this species in the main part of its range usually occurs in June and early July, and after that the foliage has time to restore during the vegetative period. Whereas, on the northern boundary of this species range the heat availability is lower compared to other parts of its range, and the effect of defoliation is of considerable interest. The purpose of the study was to monitor stands after defoliation by gypsy moth and to analyze its effect on the sanitary state of the stands depending on the degree and multiplicity of defoliation on the northern border of the outbreaks (south of Sverdlovsk Region). Monitoring was carried out for 7 years after the end of the outbreaks. The changes in the sanitary state of stands and individual trees were analyzed on the basis of visual appraisal of the categories of tree state. For statistical processing, the methods of nonparametric analysis were used. The analysis showed that stands defoliation during gypsy moth outbreaks on the northern border of its range leads to a significant weakening of stands even in the most favorable, steadily fresh forest growing conditions. The results indicate that outbreaks on the northern border of the range of forest insect-phylophages and their consequences require more detailed study due to the high level of their ecological and economic significance.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 004.9:574

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА «ОНЕГО»

КАЛИНКИНА Наталия Михайловна	*д. б. н., Федеральный исследовательский центр "Карельский научный центр РАН" Институт водных проблем Севера (Россия, Республика Карелия, 185030 г. Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50,), cerioda@mail.ru*
КОРОСОВ Андрей Викторович	*д. б. н., Петрозаводский государственный университет (Россия, Республика Карелия, 185000, г. Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33), korosov@mail.ru*
ТЕКАНОВА Елена Валентиновна	*к. б. н., Федеральный исследовательский центр "Карельский научный центр РАН" Институт водных проблем Севера (Россия, Республика Карелия, 185030 г. Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50,), etekanova@mail.ru*

Ключевые слова: Онежское озеро, экология, информационная система, ГИС, база данных

Рецензент:
Е. Ю. Косенко

Получена:
16 августа 2018 года
Подписана к печати:
24 марта 2019 года

Аннотация. Онежское озеро, второй по величине пресноводный водоем Европы, является стратегическим источником пресной воды высокого качества. Важность водного объекта определяет необходимость постоянного контроля за его состоянием в условиях воздействия антропогенных факторов и климатических изменений. Сложность лимнической структуры водоема определила необходимость разработки специальной системы сбора и обработки разнообразной информации – экологической информационной системы «Онего» (ЭИСО). Первый блок системы создан в среде MS Access и представляет собой описание состава, структуры и функционирования базы данных по разнородным характеристикам Онежского озера, включая гидрохимические, гидрологические, гидробиологические, метеорологические и географические характеристики озерной экосистемы, а также источники и уровни антропогенного воздействия. В среде MS Access организованы взаимосвязи между отдельными блоками информации, обсуждаются типы запросов и способы их построения для извлечения выборок данных, подлежащих дальнейшей обработке. Во втором блоке информационной системы ЭИСО все данные связаны на основе картографической информации о размещении точек отбора проб (геоинформационная система), оформленной в среде QGIS. Информационная система позволяет решать как научные задачи (описание динамики экосистемы), так и помогает в решении практических задач, например оценке качества вод. С помощью ЭИСО рассмотрены закономерности распределения общего железа (маркера речных вод) в воде Петрозаводской губы Онежского озера, что позволило дать оценку влияния речных вод на водоем в новых климатических условиях. Изучены процессы эвтрофирования в Кондопожской губе Онежского озера, загрязняемой сточными водами целлюлозно-бумажного комбината. Обсуждаются перспективы развития ЭИСО для разработки модели формирования биопродуктивности Онежского озера.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Онежское озеро, один из крупнейших водоемов России, расположено в Северо-Западном регионе России. Площадь озера составляет 9720 км^2, средняя глубина 30 м, максимальная – 120 м, объем воды 295 км^3, площадь водосборного бассейна 53100 км^2. Водоем характеризуется высокой степенью лимнической неоднородности. Северная часть озера расположена на Балтийском кристаллическом щите, для нее характерна высокая изрезанность береговой линии, большое количество заливов и губ. Эта часть озера характеризуется сложным рельефом дна и максимальными для озера глубинами. Здесь же сосредоточены источники загрязнения водоема. Южная часть озера расположена в пределах Русской равнины. Берега здесь слабо изрезаны, дно понижается плавно, глубины меньше, чем в северной части. Лимническую неоднородность озера определяет также наличие циркуляционных течений (Бояринов, Руднев, 1990) и неравномерный прогрев и остывание воды (Петров, 1990). Особые условия формируются в приустьевых участках, поскольку речные воды с высокой цветностью и повышенным содержанием органического вещества и железа резко отличаются по химическому составу от озерных. Влияние всех перечисленных факторов определяет своеобразие гидрологического, химического и биологического режимов в разных частях озера (Онежское озеро..., 2010). Сложность изучения водных

сообществ Онежского озера определяется высокой временной и пространственной изменчивостью их показателей. Так, сезонная изменчивость планктонных организмов связана с одновременным существованием разных фаз в развитии планктона в различных районах озера (Теканова, Сярки, 2015; Фомина, Сярки, 2016). Высокая пространственная вариабельность показателей глубоководного бентоса определяется различиями в геохимическом составе донных отложений (Калинкина и др., 2017а). Все это предопределяет сложности обработки и интерпретации весьма разнородной информации по состоянию экосистемы Онежского озера.

Цель работы состоит в объяснении того, каким образом решались интеллектуально значимые проблемы создания и функционирования ЭИСО. Конструкция информационной системы рассчитана на решение трех насущных задач: построение экспертной системы Онежского озера для характеристики состояния водоема (Калинкина и др., 2017б), исследование влияния на озерную экосистему климатических изменений (Филатов и др., 2014; Назарова, 2015; Ladoga and Onego…, 2010) и оценка продуктивности озера в рамках реализации социально-экономических задач (Биоресурсы…, 2008).

Материалы

Информационная система «Онежское озеро» объединяет данные за период 1967–2018 гг. Базы данных по отдельным объектам экосистемы Онежского озера включают от сотен до нескольких тысяч записей. В качестве составной части ИСО организована **г**еографическая **и**нформационная **с**истема Онежского **о**зера для переработки географической информации (ГИСО). ИСО и ГИСО непосредственно сопрягаются для обеспечения пространственной привязки атрибутивной информации.

Полный объем информационной системы будет включать следующие двенадцать блоков информации:

1. Контуры акватории и гидрологическая сеть
2. Рельеф дна
3. Макрофиты
4. Фитопланктон
5. Зоопланктон
6. Зообентос
7. Бактериопланктон
8. Рыбные запасы
9. Химический состав вод
10. Температура воды (по акватории)
11. Гидрологический режим притоков
12. Ледовые поля

В настоящее время система включает блоки 1, 2, 4, 5, 6, 10. Материалы по каждому блоку представлены в виде отдельных *тематических таблиц*, содержащих информацию по всем районам Онежского озера (рис. 1). Система ориентирована на наполнение данными, полученными в гидрохимической и гидробиологической практике (Аналитические…, 2017; Методы…, 1976). Данные имеют традиционный формат записи наблюдений.

Для обеспечения наглядности формат исходных таблиц данных в ИСО сохранен, несмотря на завышенные расходы машинной памяти. В некоторых случаях для удобства использования эти таблицы разделены. Например, пробы по планктону всегда содержат данные по численности и биомассе основных групп, но далеко не всегда – по детальному таксономическому составу. Данные по видовому составу представлены отдельной таблицей, связанной с первой таблицей по ключу «Номер пробы в данный год», YeNo.

Традиционные методы исследований

Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук» обладает большим объемом данных о состоянии Онежского озера,

представленных в многочисленных монографиях Института водных проблем Севера КарНЦ РАН (Экосистема…, 1990; Онежское озеро…, 1999; Биоресурсы…, 2008; Крупнейшие озера-водохранилища…, 2015 и др.). Кроме того, есть зарегистрированные базы данных по хлорофиллу «а» (Сабылина и др., 2018), планктону (Сярки, Куликова, 2012; Сярки и др., 2015) и бентосу озера (Полякова, 2012).

Вместе с тем до последнего времени не было единой информационной системы, позволяющей извлекать и активно использовать разнообразные характеристики озерной экосистемы. Отсутствовала технология извлечения и сопряжения разнородных данных для изучения их причинно-следственных взаимосвязей. Необходимость разработки экологической информационной системы «Онего» (ЭИСО) определяется тем, что она дает возможность экспрессного извлечения разнообразной информации и выявления экологических закономерностей функционирования водной экосистемы. База данных должна быть доступна для использования всеми заинтересованными исследователями. Атрибутивная информация должна сопрягаться с географической, т. е. между базой данных и геоинформационной системой должна быть организована простая и понятная связь. Информационная система должна нести ряд шаблонов для извлечения типичных выборок, включающих разнородные данные, предназначенные для анализа.

Оригинальные методы исследований

Методы, используемые при разработке информационной системы, определялись необходимостью получения нужной информации разного типа в форме выборок, количественная обработка которых поможет выявить зависимости между извлеченными переменными. При этом связь должна быть установлена как между географическими, так и между атрибутивными характеристиками объектов водного тела Онежского озера.

Для этих целей наиболее эффективными современными компьютерными средствами являются следующие программы. Для ввода вручную первичной информации используется пакет MS Excel; часть данных переведена в электронный формат Excel из сканограмм полевых журналов. Основная атрибутивная информация (включая координаты точек отбора проб) накапливается в среде пакета MS Access, который организует реляционную базу данных по Онежскому озеру (БДО), обеспечивая связь исходных таблиц по ключевым полям. Здесь с помощью процедуры «запрос» из одной или нескольких базовых таблиц создаются смешанные выборки, подлежащие дальнейшей обработке. Географическая информационная система для Онежского озера (ГИСО) включает топографические, гидрологические данные, точки отбора проб, коллекцию космических снимков. Она представлена в среде программы QGIS (URL: https://qgis.org/ru/site/) и служит как целям иллюстрации, так и основой для построения запросов по географическим критериям. Ключом для объединения данных из разных таблиц является локализация во времени и пространстве – срок и область акватории для отбора химических и гидробиологических проб. Связь между программами Access и QGIS осуществляется при подключении атрибутивных таблиц в среду ГИСО. Для обслуживания разных целей из базы данных строятся следующие типы выборок:

ряды данных для построения иллюстрации,
выборки данных для поиска статистических зависимостей,
выборки данных для проведения многомерного анализа,
группы данных для построения имитационных моделей.

Обработка получаемых выборок выполнялась в средах MS Excel и объектно-ориентированного языка R. Необходимо отметить, что средства пакета R позволяют обойтись без всех выше перечисленных программ. Однако от его исключительного использования мы отказались по следующим соображениям. На наш взгляд, создаваемая система должна сохранить прозрачность и быть доступной для использования базы данных всеми участниками исследовательского процесса.

Структура ЭИСО

Исходные таблицы с данными оформлялись в среде Excel. Все таблицы были унифицированы, снабжены общими уникальными составными ключами, поля переименованы. В результате все записи стали равноценно уникальны, т. е. каждая проба содержит описание всех характеристик, но имеет свой уникальный индекс (ключ).

Основные виды проблем при подготовке данных для базы

Все данные хранятся и модифицируются в среде Access, поэтому типы и структура данных должны соответствовать требованиям этой программы. Все поля (названия столбцов) были переименованы на латинице заглавными буквами (прежние и новые названия сохранены в файле легенды с расшифровкой обозначений). Многие значения в ячейках исходных таблиц включали кириллические символы, которые не читаются в использованных программных средах, и были заменены на латинские буквы. Исправлены все ошибки, из-за которых поля имели неправильный текстовый формат, в том числе все даты, ранее записанные разными способами, текстовые примечания в числовых полях вроде «мало», «следы», «-», а также разные варианты написания дробных чисел (то с точкой, то с запятой). Формат всех таблиц для компонентов среды одного типа и за разные годы был унифицирован, и все они сведены в одну таблицу для одного типа данных. Разные способы написания координат проб заменены на одинаковый формат – градусы в виде десятичной дроби. Каждой пробе были приписаны собственные координаты, часть из которых определялась по описаниям района и места отбора пробы (наиболее старые данные) (см. рис. 1).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	
1	keymeta	stcod	lcod	N ст.	код	дата	год	Глуб., м	h, м	t, 0C	ОЧ люм.,млн./м
2	B_1-890602	B_1-890602	B_1-890602-0,5	1	B_1	02.06.1989	1989	118.0	0.5	3.00	
3	B_1-890602	B_1-890602	B_1-890602-10	1	B_1	02.06.1989	1989	118.0	10.0		

ZOOPLANKTON

zoopla_2_COD	REG	Xx	Yy	DATE	PERY	SE	YEAR	DAY	STATION	APPARAT	DEPTH
B_1	li	34.868056	62.083333	20.08.1979	4	2	1979	230	101	srs	8
B_1	li	34.868056	62.083333	05.09.1979	4	2	1979	245	101	srs	7

Рис. 1. Пример исходного и итогового заголовка таблицы (фитопланктон)
Fig. 1. The example of the initial and final table header (phytoplankton)

Состав базы данных и геоинформационной системы

Все таблицы базы данных «Онего» (БДО) сведены в общий файл среды Access – BDO.accdb. Всего в настоящее время мы структурировали в среде Access следующие таблицы:

1. фитопланктон (phytoplankton),
2. зоопланктон (zooplankton),
3. зообентос (zoobenthos),
4. бактериопланктон (bacterioplankton),
5. химический состав вод озера и притоков (chemiwater),
6. гидрологический режим некоторых притоков (rivers).

Несмотря на рутинный характер и неопределенный тип многих полей, которые ранее служили индексами для отбора записей, мы сохранили их в базе. Это позволяет в сложных случаях восстановить принадлежность некоторых проб. Для текущей полуавтоматической работы с данными были созданы новые ключевые поля YEAR (год отбора пробы), NO (номер пробы в пределах текущего года). Для отбора данных служат поля: номер пробы, фенологическая дата отбора, глубина отбора, координаты точки отбора. Средствами Access несложно рассчитать различные биологические индексы, как, например, «индекс качества воды» – отношение численности сапрофитных бактерий к общей численности всех бактерий. Индексы создаются с помощью простого запроса и могут быть добавлены как новые поля к таблице данных (запрос на обновление).

Для обслуживания типичных (традиционных) задач во все таблицы добавлено поле REG, в которое внесены индексы семи «главных» регионов акватории Онежского озера (pe – Петрозаводская губа, ko – Кондопожская губа, li – Лижемская губа, po – Повенецкий залив, so – южное Онего, bo – Большое Онего). В других случаях отбор данных по географическим критериям (принадлежность точки к той или иной акватории) выполняется в среде QGIS с помощью ГИСО, включающей в себя картографическое описание водоема и взятых проб. Оформлены следующие слои с таблицами (проекция картографическая UTM / WGS84 Zone 36N):

1. контуры береговой линии Онежского озера и основные притоки,
2. рельеф дна.

При решении конкретных задач оперативно создаются слои точек отбора проб (для перечисленных выше компонент 1–5), в качестве таблицы данных выступает запрос из среды Access в формате *.csv. Уместная в таком случае технология OLE оказалась более громоздкой; для довольно небольших объемов используемой нами информации мы избрали другой путь связи между средами Access и QGIS.

Главная функция экологической информационной системы «Онего» (ЭИСО) состоит в быстром и безошибочном *формировании выборок данных* для исследования тех или иных зависимостей между переменными или их распределения по акватории Онежского озера. В системе ЭИСО возможен отбор проб в пространстве (область акватории, глубина), во времени (год, сезон) и по типу объекта (биологический, химический, метеорологический). Ниже рассмотрены процедуры формирования типичных запросов с примерами.

Выборка из одной таблицы для «стандартных» областей акватории озера

Поскольку индекс «стандартной» области уже присутствует в таблицах данных, нет необходимости обращаться к ГИСО (среды QGIS), и запрос для этих регионов создается только в среде Access. Здесь существенным этапом оказывается построение простого запроса, в котором отбираются те поля из тематической таблицы, которые содержат нужные данные. Далее таблица этого запроса экспортируется в простой формат (*.csv) (в пункте «Экспорт в текстовый файл» нужно вручную заменить расширение txt на csv). Обработка выполняется в среде Excel или R (рис. 2, 3). Очередность использования программы такая: (Excel ®) **Access** (® R). Собственно формирование выборки происходит только в среде Access, но данные поставляет среда Excel, а обработка выполняется в среде R – поэтому они упомянуты, но помещены в скобках.

Первым примером может служить подсчет числа проб зоопланктона, собранных в разных областях Онежского озера.

Рис. 2. Схема построения выборки для «стандартных» областей Онежского озера
Fig. 2. The scheme of constructing a sample for the "standard" areas of Onega Lake

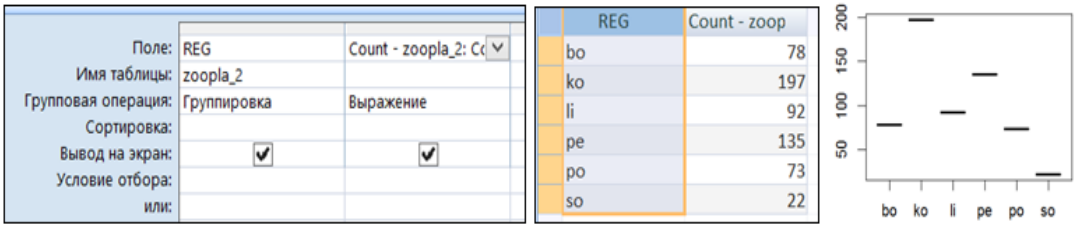


Рис. 3. Запрос на выборку числа проб зоопланктона в «стандартных» областях
Fig. 3. Request for selecting the number of zooplankton samples in "standard" areas

Второй пример – изучение сезонной динамики фитопланктона. В запросе заданы

критерии для отбора объекта (численность фитопланктона в столбе воды, кл./л), области акватории (bo, Большое Онего), продолжительности периодов наблюдений в течение года (ежемесячно). Запрос строится только в среде Access и обрабатывается в R (рис. 4).

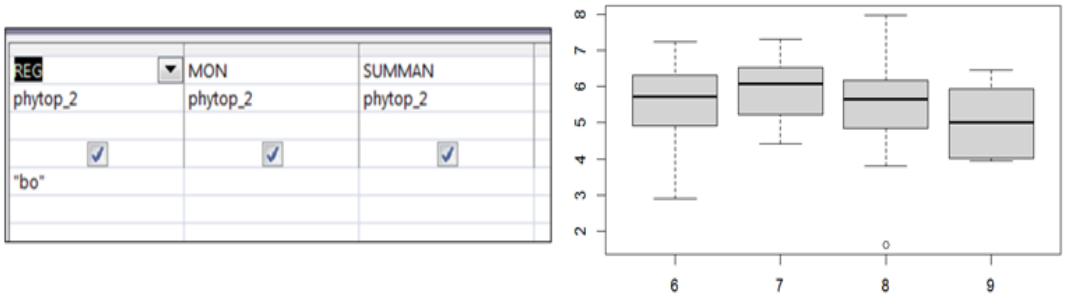


Рис. 4. Структура запроса на выборку показателей численности фитопланктона из центрального Онего за все годы по месяцам и «ящики с усами» для каждого месяца

Fig. 4. The structure of the request for selecting indicators of the phytoplankton abundance from the central Onega for all years by month and "boxes with a mustache" for each month

Выборка из одной таблицы для разных областей акватории озера

Если «стандартный» вариант подразделений акватории не достаточен для целей исследования, приходится обращаться к ГИСО. В среде QGIS создается региональный слой нового подразделения акватории, индексы новых районов посредством оверлея приписываются к внедренной из Access тематической таблице, которая вместе с индексами регионов экспортируется в среду обработки данных – Excel, или R, или же обрабатывается в среде Access (сводный запрос) (рис. 5). Очередность использования программы следующая: (Excel ®) **Access ® QGIS ® Access** (® R, Excel, Access).

В нашем примере из среды Access экспортируем запрос из таблицы zooplankton в формате *.csv (в пункте «Экспорт в текстовый файл» нужно вручную заменить расширение txt на csv) и импортируем его в среду QGIS («Добавить слой CSV»). Здесь же строим слой с двумя регионами Петрозаводской губы (PE_12), который накрывает отдельные группы проб зоопланктона (zoopla) (рис. 6А). Задаем индекс областям (в поле id), для вершинной части – 2, для горловой – 1. Выполняя оверлейную процедуру Пересечение, указываем сначала слой точек (проб) (рис. 6Б), к которому будут добавлены индексы из слоя областей (рис. 6В). Экспорт этой расширенной таблицы в удобном формате *.csv позволяет импортировать ее в программы обработки данных, например, построить сводную таблицу в среде Excel (рис. 6Г) или Access, или в R.

Рис. 5. Схема построения выборки для разных областей Онежского озера

Fig. 5. The scheme of sampling construction for different areas of Onega Lake

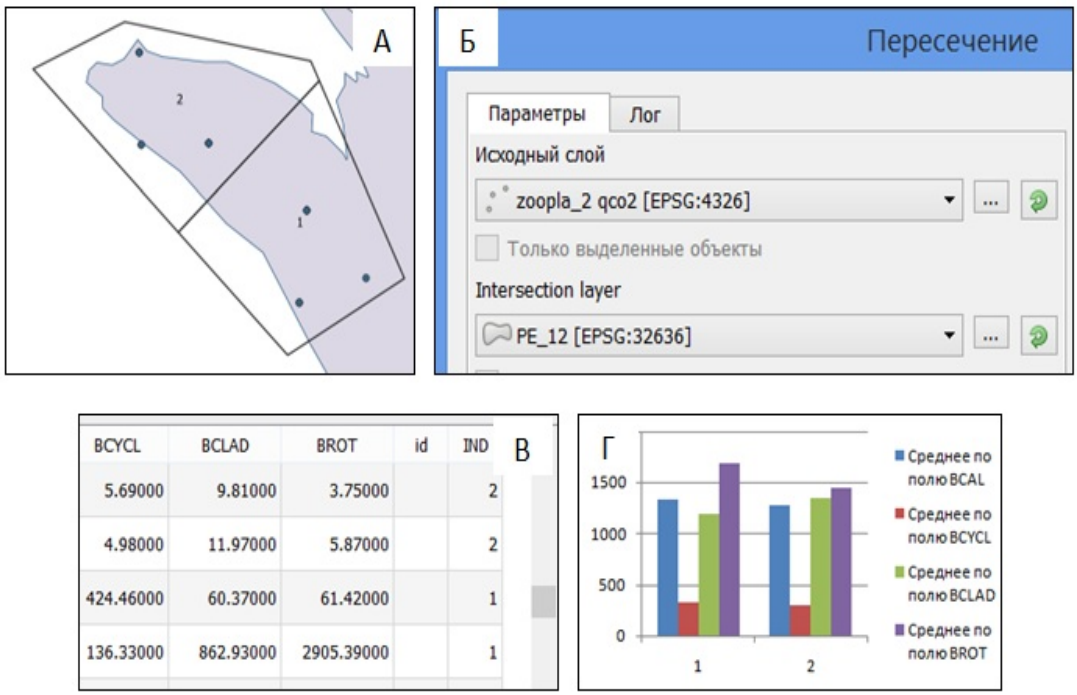


Рис. 6. Построение выборки для проб по численности зоопланктона Петрозаводской губы

Fig. 6. The sampling construction for zooplankton abundance samples in Petrozavodsk Bay

Выборка из одной таблицы для разных областей акватории и лет

В предыдущих примерах отбор данных был выполнен сначала по атрибутивным критериям из таблиц среды Access, а затем по географическим критериям из таблиц среды QGIS. Однако возможны задачи, когда сначала должны работать географические критерии, а затем – атрибутивные.

В качестве примера организации выборки рассмотрим один из заливов Онежского озера. Весной Петрозаводская губа заполняется водами притока р. Шуя, которые «запираются» в заливе из-за весеннего термического бара (Петров, 1990). С началом летней стратификации озерные воды начинают поступать в залив. Организуем выборку для построения камерной модели разбавления в Петрозаводской губе речных вод озерными. Для построения камерной модели эту акваторию разбили на 5 областей (рис. области). Задача состоит в том, чтобы для каждой из этих областей получить из базы данных значение концентрации железа – регионального маркера речных вод для каждого периода исследований. В качестве периодов исследования назначены 2008 и 2009 гг. Таким образом, выборка должна содержать для каждой из 5 областей по 2 значения концентрации железа (в летний период) (рис. 7А).

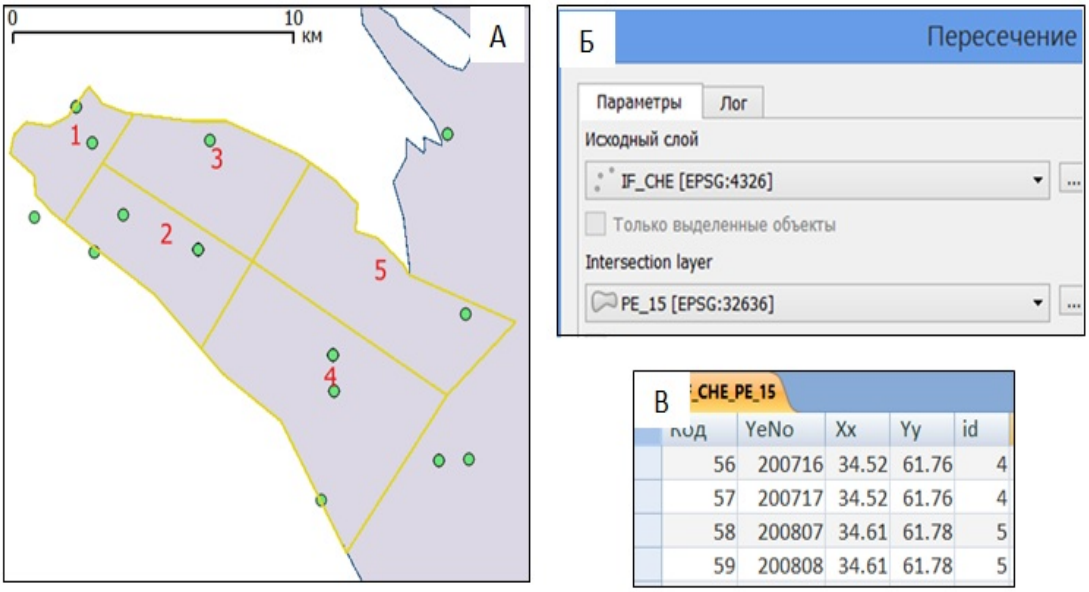


Рис. 7. Области Петрозаводской губы для модели разбавления шуйских вод (А), окно построения «Пересечения» слоя проб со слоем областей Петрозаводской губы (Б) и файл «Пересечения» в среде Access (В)

Fig. 7. The Petrozavodsk Bay areas for modeling the dilution of Shuisky waters (A), the "Intersection" window for the layer of samples with the layer of Petrozavodsk Bay areas (B) and the file "Intersection" in the Access (B)

Технологически задача решается посредством создания географического индексного файла, на основании которого выполняется объединение нужных данных (рис. 8).

Рис. 8. Порядок построения выборки для разных областей Онежского озера

Fig. 8. The procedure of constructing a sample for different areas of Onega Lake

Сначала в среде Access из таблицы по химическому составу вод (chewater) формируется запрос, содержащий поля Xx, Yy (для позиционирования проб), YeNo (для связи данных), и экспортируется в формате *.csv (IF_CHE.csv).

Файл импортируется в среду QGIS с помощью процедуры Добавить слой CSV; координаты берутся из полей Xx и Yy. Затем создается слой пяти областей акватории (PE_17). Далее выполняется оверлейная процедура Пересечение (рис. 7Б), в результате которой каждая проба приобретает индекс заданной области (рис. 7В). Результат пересечения экспортируется в формат *.csv (IF_CHE_PE_15.csv), который затем импортируется в среду Access.

Этот географический индексный файл с помощью простого запроса присоединяется к таблице с химическими характеристиками онежских вод; в качестве ключевых используются поля YeNo (см. рис. 7). Затем таблица этого запроса используется для отбора нужных записей по критериям сроков (июнь, июль, август, сентябрь 2007 и 2008 гг.) и глубины (5–20 м) отбора проб. Вносим эти условия в структуру запроса и выполняем его (рис. 9).

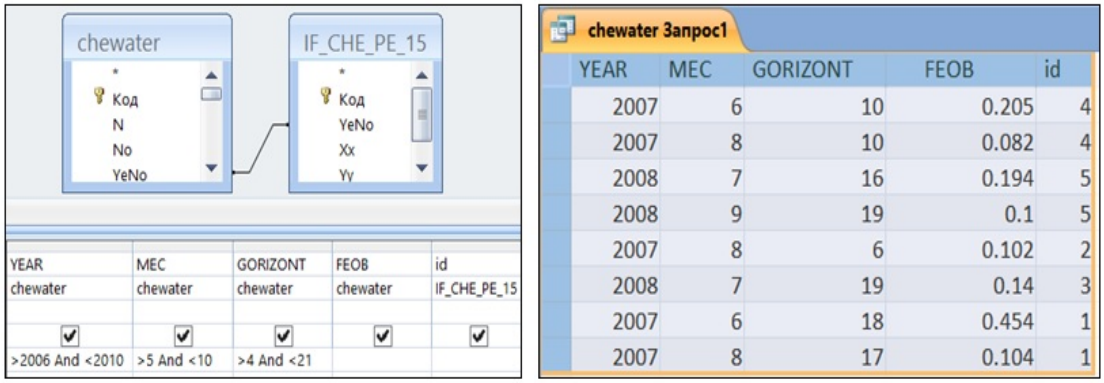


Рис. 9. Структура и результат связи индексного файла с таблицей химических проб

Fig. 9. The structure and result of the connection of the index file with the table of chemical samples

Затем строим перекрестный запрос: в строках – годы, в столбцах – области акватории, в ячейках таблицы – средние значения (рис. 10). К сожалению, выставленные критерии для отбора данных оказались слишком жесткими – не для каждой зоны Петрозаводской губы они выполняются, и в результирующей таблице остаются пустоты. Очевидно, критерии следует смягчить, например, охватывать для усреднения более длительные периоды времени.

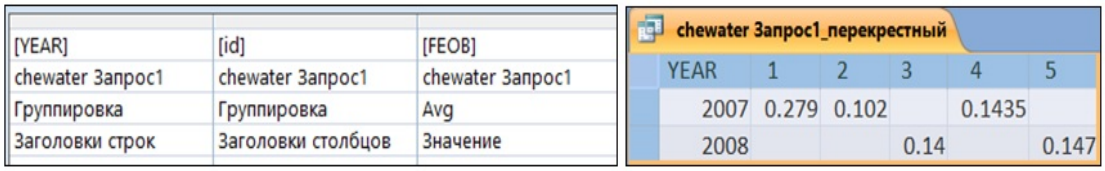


Рис. 10. Структура и итог перекрестного запроса для данных по химии вод

Fig. 10. The structure and result of the cross-query for water chemistry data

Полученный перекрестный запрос экспортируется в формат *.csv (Fe_Pe15.csv) и служит исходной таблицей данных для построения имитационной модели разбавления речных вод озерными в Петрозаводской губе.

Выборка из нескольких таблиц для разных областей акватории озера

Основная типично экологическая задача – поиск связи между некими переменными, количественно характеризующими зависимые экологические объекты. В отношении базы данных задача состоит в формировании выборки, включающей как минимум две переменных разного типа. Критерием для объединения данных из разных таблиц выступает принадлежность точек отбора этих проб из одной области акватории озера (географический критерий).

Выборка строится в три этапа: экспорт двух подготовленных запросов с точками отбора проб биоты и химических показателей качества воды (среда Access); построение зон акватории для выражения изучаемого градиента условий и отбор проб, попадающих в эти зоны (среда QGIS), объединение данных двух типов в таблицу и их обработка (среда R) (рис. 11). При подготовке выборок программы используются в следующем порядке: (Excel ®) **Access ® QGIS ® R** (® R).

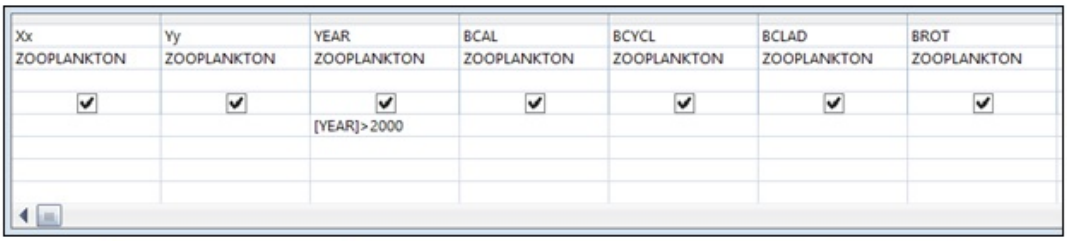
Рис. 11. Схема построения выборки из двух таблиц

Fig. 11. The scheme for constructing a sample from two tables

Для примера рассмотрим задачу «оценить состояние биоты по градиенту загрязнения в Кондопожской губе Онежского озера в летний период в последние годы». Предстоит объединение данных из двух таблиц среды Access (БДО) – по химическому составу (chem_3) и зоопланктону (ZOOPLANKTON).

Среда Access призвана отобрать данные, нужные для обработки.

Сначала необходимо выбрать список изучаемых переменных и сроки исследования. Создаем простой запрос, в котором из таблицы ZOOPLANKTON отбираем данные по биомассе четырех групп за 2000–2017 гг. (рис. 12).



Xx	Yy	YEAR	BCAL	BCYCL	BCLAD	BROT
34.868056	62.083333	2001	2406.5692	404.7749	2008.483	181.2865
34.868056	62.083333	2005	2917	367	1832	66
34.868056	62.083333	2006	8574.137	977.2035	4515.1045	4038.641
34.868056	62.083333	2007	2795.0169	183.339	1556.0298	104.3133
34.868056	62.083333	2010	2834.01288	741.2238	522.99888	3046.67472

Рис. 12. Структура и содержание запроса по показателям зоопланктона
Fig. 12. The structure and content of the request for indicators of zooplankton

Экспортируем запрос в формате *.csv из Главного меню: Внешние данные / Экспорт в текстовый файл. В диалоговом окне предлагается вариант имени файла «ZOOPLANKTON Запрос.txt», которое необходимо отредактировать. Во-первых, сократить и уточнить (в файле дана биомасса, B), во-вторых, задать расширение csv: «ZOO B.csv». В следующем диалоговом окне указать, что первая строка содержит имена полей, а разделитель полей – запятая, нажать «Готово».

Аналогично создается второй простой запрос, из таблицы CHEWATER, в котором отбираются данные по содержанию в воде кислорода за тот же период, и экспортируется в файл «CHE O2.csv».

Среда QGIS служит для внесения в отобранные данные географического индекса принадлежности каждой пробы к той или иной области акватории озера и отбора тех записей (проб), которые в эти области попадают.

Градиент загрязнения Кондопожской губы можно выразить косвенно разбиением акватории на серию участков, удаленных от источника загрязнений на разное расстояние. В примере построен векторный слой с тремя зонами (KO 123), в единственное поле id внесены номера зон: 1, 2, 3 (рис. 13). Зонирование акватории залива для получения выборок по пространственному критерию осуществлялось экспертно.

Выполняем импорт таблиц данных по зоопланктону и химическому составу воды с помощью процедуры «Добавить слой CSV». В диалоговом окне указываем поля с координатами и долготы (Xx), и широты (Yy), проекция картографическая, WGS84.

Далее всем пробам приписываем индекс тех зон, в которые они попали (см. рис. 13) – с помощью операции оверлея (Вектор / Пересечение). В том же диалоговом окне выбираем пункт Пересечение / Сохранить в файл и расширение *.csv. Получаем два экспортированных файла – ZOO B KO123.csv и CHE O2 KO123.csv с дополнительным полем id, в котором для каждой пробы указан номер зоны (рис. 14) (формат *.csv – текстовый, его можно посмотреть и в Блокноте).

Рис. 13. Зоны Кондопожской губы (1), биологические (2) и химические (3) пробы
Fig. 13. Zones of Kondopoga Bay (1), biological (2) and chemical (3) samples

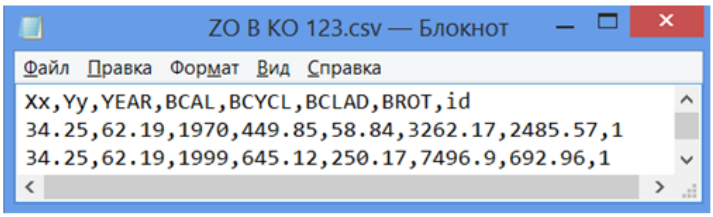


Рис. 14. Данные проб зоопланктона с номерами зон
Fig. 14. The data of zooplankton samples with zone numbers

Среда R дает возможность составить выборки из записей, совмещающих разные типы данных для оценки зависимости между ними. В нашем примере нужно получить записи, содержащие одновременно и оценки биомассы планктона, и значения концентраций веществ. Поскольку пробы разных компонентов озерной экосистемы исследователи берут в разное время и в разных точках, типичной оказывается ситуация, когда на одну запись одних данных приходится несколько записей данных другого типа. Например, для третьей зоны за данный период обнаружилось 28 химических проб и 38 проб зоопланктона. Однако для любого вида оценки зависимостей необходимо формировать двумерную таблицу парных значений без пробелов.

Ликвидировать пропуски можно тремя общими способами. Для иллюстративных целей для одной области можно просто усреднить разные данные по столбцам (или взять другую статистику: медиану, дисперсию…); тогда каждая область получит одну-единственную запись, представленную двумя оценками состояния – биоты и среды (рис. 15). Такой вариант удобен также для построения картограмм пространственного распределения какого-либо показателя на всей акватории озера, разбитой на серию равновеликих областей (квадратов).

```
mch<-tapply(ch$O2,ch$id,mean)
mzo<-tapply(zo$BCLAD,zo$id,mean)
plot(mch,mzo,type='p', cex=3)
text(mch,mzo, cex=.8)
```

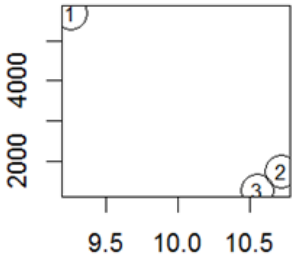


Рис. 15. Расчет соотношения средних уровней содержания кислорода в воде (ось абсцисс, ch$$O_2$, содержание кислорода, мг/л) и биомассы Cladocera (ось ординат, zo$BCLAD, биомасса ветвистоусых ракообразных, мг/л) в трех зонах Кондопожской губы

Fig. 15. Calculation of the ratio of average oxygen levels in water (abscissa axis, ch$$O_2$, oxygen content, mg/l) and Cladocera biomass (ordinate axis, zo$BCLAD, Cladocera biomass, mg l) in three zones of Kondopoga Bay

Второй способ предназначен для статистического анализа и призван сохранить разнообразие данных. Это означает, что изучаемые переменные должны каким-то образом образовывать пары (в пределах каждой зоны). Один из вариантов реализован в среде QGIS на вкладке Свойства / Связи, с помощью которого по ключевым полям (id) можно реализовать связь «многие к одному», когда всем показателям зоопланктона может быть приписано одно (последнее в списке) значение химической характеристики. Другой менее удачный вариант состоит в организации связи «все со всеми», когда каждое значение одной переменной будет образовывать пары со всеми значениями переменной другого типа. Таким методом для третьей зоны можно получить 1064 сочетания (28*38) значений биомассы и содержания кислорода. К сожалению, так просто составленные выборки вызывают появление мнимых повторностей (Шитиков и др., 2008); с этой проблемой лучше не сталкиваться.

Построить адекватное сочетание неравного числа проб (n_1, n_2) можно с помощью процедуры ресаплинга (рандомизации или бутстрепа) (Шитиков, Розенберг, 2014). Для подготовки рандомизированной выборки из таблиц одного и другого типа данных (в пределах одной зоны) случайным образом берут по n записей. Если при этом $n_1 > n > n_2$, то часть записей одного типа не будет избрана, а часть записей другого типа будет частично продублирована. Повторение процедуры в общем случае породит другую выборку. Они могут быть раздельно использованы в статистическом анализе для взаимной верификации полученных параметров. Программные средства R позволяют извлекать сотни и тысячи таких повторных выборок, что дает возможность строить распределения оценок зависимости (коэффициентов регрессии, корреляции и пр.) и на этой основе делать статистические выводы.

Итак, задача состоит в том, чтобы в среде R сформировать общую таблицу, каждая запись которой имеет поля id (идентификатор региона), O_2 (содержание кислорода) и BCLAD (биомасса ветвистоусых ракообразных). Ориентируясь на количество проб, собранных в каждой зоне (таблица), можно принять объем пробы для ресамплинга равным 30, что близко к минимальному числу проб в любой из зон.

Число реальных проб и объемы выборок при ресамплинге

Зона	1	2	3
Число значений O_2	29	41	28
Число значений DCLAD	57	52	38
Число значений в выборке	30	30	30

Алгоритм расчетов состоит в том, чтобы из таблиц CHE O2 KO123.csv (ch) и ZOO B

KO123.csv (zo) извлекать по 30 строк, взятых в случайном порядке (sample) *в пределах каждой зоны* (ind), и сводить их в объединенную таблицу zoch (рис. 16). Всего получаем таблицу с 90 записями – с 90 парами значений BCLAD и O_2. Теперь можно рассчитать уравнения регрессии или коэффициенты корреляции.

Поскольку в полученной объединенной таблице использованы не все данные, имеет смысл выполнить описанную процедуру еще несколько раз, например 100 или 1000. В результате получаем распределение значений коэффициентов корреляции (см. рис. 16).

```
zoch<-data.frame(ind[i],
+sample(ch[ch$id==ind[i],1],30,replace = TRUE),
+sample(zo[zo$id==ind[i],1],30,replace = TRUE))
```

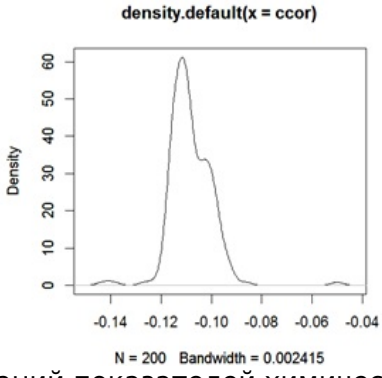


Рис. 16. Фрагмент кода для составления сочетаний показателей химического состава вод (ch) и биомассы зоопланктона (zo) в одной зоне (i) и распределение 200 коэффициентов корреляции между переменными BCLAD и O_2 для выборок объемом 30 проб

Fig. 16. The code fragment for the construction of combinations of water chemical composition (ch) and zooplankton biomass (zo) in one zone (i) and distribution of 200 correlation coefficients between variables BCLAD and O_2 for groups of 30 samples

Характер этого распределения позволяет судить о значимости отличия коэффициентов от нуля: если ноль входит в доверительный интервал для среднего значения коэффициента, значит, связь между переменными не доказана. В нашем примере практически все коэффициенты укладываются в интервал –0.12…–0.09, в который ноль не входит. Доказана отрицательная связь между переменными: чем меньше содержание кислорода (т. е. выше загрязнение), тем выше биомасса ветвистоусых рачков. Феномен объясняется тем, что органическое загрязнение вод в вершинной части Кондопожской губы не слишком токсично, но вызывает интенсивное развитие бактерий, снижающих уровень кислорода и служащих пищей для рачков.

Обсуждение

Основой любой информационной системы является качественная исходная база данных, от которой и зависит практическая значимость и точность получаемых прогнозов. Для создания ЭИСО были использованы многолетние (с 1964 г.) разноплановые данные по морфометрии, термическому, химическому и биологическому режимам Онежского озера. Важнейшей частью настоящей работы явилась организация данных в полноценную базу, наполненную всеми необходимыми характеристиками единого формата, что потребовало большого количества времени авторов.

Разработка экологической информационной системы «Онего» позволила систематизировать большой объем накопленных данных и выполнить анализ результатов гидрохимических и гидробиологических наблюдений по различным районам Онежского озера. Опыт использования ЭИСО показал ее высокую эффективность при формировании выборок данных, сократив в разы время анализа. Особенную важность это свойство системы приобретает при выполнении перекрестных запросов при работе одновременно с несколькими выборками.

Немаловажным для эксперта представляется и возможность мгновенной визуализации данных анализа путем их географической привязки к карте Онежского озера.

ЭИСО позволяет перенаправить усилия с технической работы по формированию выборок на осмысление полученных зависимостей, понимание происходящих изменений в состоянии экосистемы Онежского озера.

Вместе с тем представленная система не является завершенной. Один из вопросов, требующих решения при сведении данных разных таблиц, это соотношение между реальными объемами исходных данных и выборок, подготовленных в процессе ресамплинга для составления сводной таблицы. К сожалению, практически невозможен идеальный вариант полного совпадения двух исходных таблиц по числу проб и их локализации. Следовательно, случайность в композиции проб неизбежна, остается ее статистически описать. Вопрос требует дополнительной проработки, однако здравый смысл подсказывает направление рассуждений. Во-первых, если уменьшить объемы рандомизированных выборок ниже реального числа проб, это приведет к потере их репрезентативности и росту изменчивости расчетных коэффициентов. Во-вторых, если n будет существенно превышать n_1 и n_2, благодаря изъятию с возвратом, в выборках появятся избыточно дублированные данные, что означает появление мнимых повторностей и ложный рост репрезентативности результатов. Вывод ясен: объем сводной выборки n (в пределах отдельного региона) не должен существенно отличаться от объемов выборок исходных переменных (n_1 и n_2); лучше ориентироваться на меньший объем ($\min(n_1,n_2)$), чтобы избежать проблемы мнимых повторностей (Шитиков и др., 2008). С другой стороны, чем сильнее отличаются n_1 и n_2, тем больше операций ресамплинга нужно выполнить, тем больше коэффициентов зависимости нужно рассчитать, чтобы апробировать все возможные сочетания значений исходных переменных. Поскольку расчет автоматизирован программой R, можно задать 100, 1000 или 10000 циклов – результирующее распределение будет все более гладким и определенным. В нашем примере наиболее плавным оказалось распределение коэффициентов корреляции при объеме рандомизированной выборки, примерно равной минимальному числу проб в отдельной зоне и при 200 прогонах рандомизации (рис. 17).

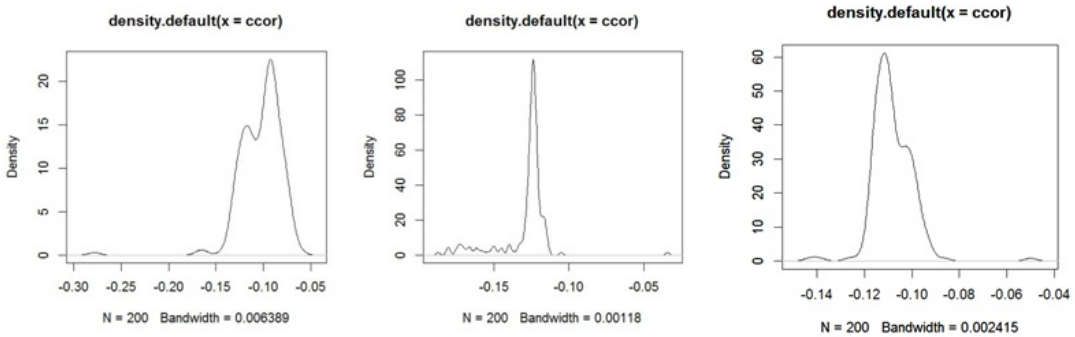


Рис. 17. Распределение k коэффициентов корреляции между переменными BCLAD и O_2, полученных для разных случайных объединенных выборок разного объема (по n в каждой зоне): А: k = 300, n = 10, Б: k = 200, n = 20, В: k = 200, n = 30 (ось абсцисс – значения коэффициентов корреляции)

Fig. 17. Distribution of k correlation coefficients between variables BCLAD and O_2 obtained for different random combined samples of different volume (in n in each zone): A: k = 300, n = 10, B: k = 200, n = 20, B: k = 200, n = 30 (the abscissa axis – the values of the correlation coefficients)

Заключение или выводы

Онежское озеро – это водный объект, имеющий стратегическое значение как источник питьевой воды высокого качества, что определяет необходимость

постоянного контроля за его состоянием. Проблемы экологического мониторинга Онежского озера связаны с высокой лимнической гетерогенностью его экосистемы. Экспрессная оценка современной экологической ситуации на водоеме возможна только на основе информационной системы, связывающей в единый комплекс большое количество накопленных данных и методы их анализа. Такой структурой является разработанная к настоящему времени экологическая информационная система «Онего» (ЭИСО). Использование предлагаемой информационной системы уже позволило рассмотреть закономерности распределения общего железа (маркера речных вод) в воде Петрозаводской губы Онежского озера, в результате чего получена оценка влияния речных вод на водоем в новых климатических условиях. Важным результатом для понимания процессов, протекающих в загрязняемой сточными водами Кондопожской губе, является установление связей между химическим составом воды и показателями зоопланктона с учетом разных объемов используемых выборок. Другими важнейшими задачами, которые предстоит решить на основе использования ЭИСО, являются разработка экспертной системы для оценки экологической ситуации на водоеме и разработка модели формирования биопродуктивности экосистемы Онежского озера.

Библиография

Аналитические, кинетические и расчетные методы в гидрохимической практике / Под ред. П. А. Лозовика, Н. А. Ефременко. СПб.: Нестор-История, 2017. 272 с.

Биоресурсы Онежского озера / Ред. В. И. Кухарев, А. А. Лукин. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2008. 272 с.

Бояринов П. М., Руднев С. Ф. Инструментальные исследования течения // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.: Наука, 1990. С. 53–71.

Калинкина Н. М., Белкина Н. А., Сидорова А. И., Галибина Н. А., Никерова К. М. Биотестирование донных отложений Онежского озера с учетом их химического состава и показателей состояния глубоководного макрозообентоса // Принципы экологии. 2017а. Т. 6. № 1. С. 25–55. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6022.

Калинкина Н. М., Коросов А. В., Сярки М. Т. К созданию экспертной системы Онежского озера: оптимизация мониторинга состояния экосистемы по показателям зоопланктона // Принципы экологии. 2017б. № 1. С. 117–132. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5864.

Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада ЕТР: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 375 с.

Методы биологического анализа пресных вод . Л.: ЗИН АН СССР, 1976. 168 с.

Назарова Л. Е. Атмосферные осадки в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 9. С. 114–120.

Онежское озеро: Атлас / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2010. 151 с.

Онежское озеро. Экологические проблемы / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 1999. 293 с.

Петров М. П. Термический режим // Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения. Л.: Наука, 1990. С. 32–37.

Полякова Т. Н. Макрозообентос Онежского озера . Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2012620882. 31.08.2012.

Сабылина А. В., Теканова Е. В., Калинкина Н. М. Хлорофилл «а» в воде Онежского озера . Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2018621068. 13.07.2018.

Сярки М. Т., Куликова Т. П. Зоопланктон Онежского озера . Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2012621150. 9.11.2012.

Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Планктон пелагиали Онежского озера . Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2015620274. 13.02.2015.

Теканова Е. В., Сярки М. Т. Особенности фенологии первично-продукционного процесса в пелагиали Онежского озера // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 6. С. 645–652.

Филатов Н. Н., Руховец Л. А., Назарова Л. Е., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Влияние изменений климата на экосистемы озер севера Европейской территории России // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического института. № 34. СПб.: РГГМУ, 2014. С. 49–55.

Фомина Ю. Ю., Сярки М. Т. Определение динамических характеристик зоопланктона Онежского озера // Принципы экологии. 2016. № 4 (20). С. 49–56. DOI: 10.15393/j1.art.2016.5223

Шитиков В. К., Цейтлин Н. А., Якимов В. Н. Мифы и реальность мнимых повторностей С. Хелберта // Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений) / Ред. Г. С. Розенберг, Д. Б. Гелашвили. Тольятти: СамНЦ РАН: Кассандра, 2008. С. 89–112.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ данных по биологии и экологии с использованием R . Тольятти: Кассандра, 2014. 314 с.

Экосистема Онежского озера и тенденции ее изменения / Под ред. З С. Кауфмана. Л.: Наука, 1990. 264 с.

Ladoga and Onega – great European Lakes. Observations and Modeling / L. Rukhovets, N. Filatov (eds.). Chichester, UK: Springer, 2010. 302 p.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных проблем Севера КарНЦ РАН.

ECOLOGICAL INFORMATION SYSTEM "ONEGA"

KALINKINA Nataliya Michailovna	*D.Sc., Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences Northern Water Problems Institute (Aleksander Nevsky st., 50 185030 Petrozavodsk, Republic of Karelia Russia), cerioda@mail.ru*
KOROSOV Andrey Viktorovich	*D.Sc., Petrozavodsk State University (Lenin av., 33, 185000 Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia), korosov@mail.ru*
TEKANOVA Elena Valentinovna	*PhD, Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences Northern Water Problems Institute (Aleksander Nevsky st., 50 185030 Petrozavodsk, Republic of Karelia Russia), etekanova@mail.ru*

Keywords: Lake Onega, ecology, information system, GIS, database

Reviewer:
E. Kosenko

Received on:
16 August 2018
Published on:
24 March 2019

Summary: Lake Onega, the second largest freshwater reservoir in Europe, is a strategic source of fresh water of high quality. The value of the water body determines the need for constant monitoring of its condition under the impact of anthropogenic factors and climate change. The complexity of the limnetic structure of the reservoir has determined the need for the development of a special system for collecting and processing different information about the lake – the ecological information system “Onega” (EISO). The first block of the system was created in the MS Access. This block is a description of the composition, structure and functioning of the database on the different characteristics of Lake Onega, including hydrochemical, hydrological, hydrobiological, meteorological and geographical characteristics of the lake ecosystem, as well as the sources and levels of anthropogenic impact. In the MS Access, the relationships between different blocks of information are arranged. The types of queries and methods of their construction for the extraction of data samples to be further processed are discussed. In the second block of the EISO information system, all data are linked on the basis of cartographic information about the location of sampling points (geoinformation system) formatted in the QGIS. The information system allows solving scientific problems (describing the dynamics of the ecosystem), it also helps to solve practical problems, for example, to assess water quality. With the help of the EISO the distribution of total iron (a marker of river water) in the water of the Petrozavodsk Bay of Lake Onega was considered, which made it possible to assess the impact of river water on the reservoir in new climatic conditions. The processes of eutrophication in the Kondopoga bay of Lake Onega contaminated by waste water from pulp and paper mill were studied. The prospects of the development of the EISO for the development of the model of the formation of the bioproductivity of Lake Onega are discussed.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 574.3+57.087.3

ЦИФРОВОЙ МЕТОД ОЦЕНКИ ПЛОДОВИТОСТИ ЛЯГУШЕК НА ПРИМЕРЕ RANA TEMPORARIA

КУТЕНКОВ Анатолий Петрович	*к. б. н., ФГБУ Государственный заповедник "Кивач" (186200, Кондопожский р-н, п. Водопад Кивач), stapesy@mail.ru*
МАМОНТОВА Елизавета Александровна	*ЭБЦ «Крестовский остров», ГБНОУ «Санкт-Петербургский городской Дворец творчества юных» (будет уточнен), lizard_sun@mail.ru*
СЕДОВА Наталия Анатольевна	*к. б. н., ЭБЦ «Крестовский остров», ГБНОУ «Санкт-Петербургский городской Дворец творчества юных» (197343 Санкт-Петербург, ул. Земледельческая, д. 5—2, кв. 543), natkas12@yandex.ru*

Ключевые слова: Rana temporaria, устройство для фотографирования кладок икры, цифровой анализ фотографий, оценка плодовитости

Рецензент: С. М. Ляпков

Получена: 30 августа 2018 года
Подписана к печати: 25 марта 2019 года

Аннотация. Разработано устройство для фотографирования кладок икры лягушек в полевых условиях. Полученное изображение импортировали в среду векторного графического редактора CorelDRAW X6, где с помощью соответствующих процедур устанавливали число яиц в кладке. Предлагаемый способ позволяет с минимальными затратами времени и с достаточно высокой точностью производить оценку плодовитости бесхвостых земноводных на большом количестве кладок икры. При этом нарушения целостности кладок и повреждения слизистых оболочек яиц не происходит.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Оценка характеристики «плодовитость» или «рождаемость» является важнейшим этапом и начальным звеном любых исследований в области популяционной экологии. Самки подавляющего числа видов бесхвостых земноводных умеренной климатической зоны ежегодно откладывают единственную и компактную порцию яиц, и их количество в кладке соответствует величине реальной плодовитости данной самки. Следовательно, задача состоит в том, чтобы подсчитать количество икринок в кладках с точностью, достаточной для поставленных целей исследования конкретной популяции. Варианты существующих способов оценки плодовитости состоят в том, чтобы сократить трудоемкость и минимизировать затраты времени на

процедуры, которые необходимо проделывать (см., например, Bohenek, Resetarits, 2017).

Цель настоящей работы – представление метода, не нарушающего целостность икряного комка и максимально упрощающего процедуру подсчета икринок в кладках лягушек в полевых условиях.

Материалы

Кладки икры, всего 49 шт., взяты из репродуктивных водоемов в период массового икрометания травяной лягушки. Возраст кладок составлял 1–3 дня. За это время студенистые оболочки яиц набухали, сцепление между ними ослабевало, а развитие эмбрионов не шло дальше формирования у них нервной трубки (стадия 16 по Терентьеву, 1950). В таком состоянии комки икры удобно помещать в узкие емкости, не деформируя при этом студенистые оболочки и не травмируя эмбрионы.

Традиционные методы исследований

Очевидны простота и точность поштучного пересчета икринок в кладке, однако этот способ имеет два недостатка. Во-первых, он требует значительных затрат времени. В одном из предшествующих экспериментов мы провели хронометраж работы группы учетчиков из трех человек: двое последовательно отделяли от кладки небольшие порции и подсчитывали в них икринки, а третий записывал результаты счета и суммировал их. Время на подсчет икринок в одной кладке, в зависимости от ее состояния (степень набухания слизистых оболочек) и объема (от 930 до 1611 икринок в одной кладке), занимало от 12 до 20 минут.

Второй, более существенный недостаток заключается в неизбежном полном разрушении кладки и повреждении слизистых оболочек в процессе подсчета. Последствия могут быть фатальными для эмбрионов, и возвращение такой икры в репродуктивный водоем бессмысленно. В итоге данный способ оказывается совершенно непригодным в случае работы, например, с кладками икры редких видов земноводных или слишком трудоемким, когда требуется произвести подсчет яиц в большом количестве кладок.

Усовершенствованием метода ручного пересчета послужило сплющивание комка икры с помощью двух прозрачных пластиковых контейнеров. Кладку помещали на дно одного и плавно прижимали сверху дном второго контейнера, добиваясь распределения икринок в один слой. Небольшие кладки икры *Ambyostoma maculatum* помещали целиком, но крупные икряные массы *Rana sylvatica* приходилось разделять на несколько порций. Разлиновка на дне верхнего контейнера облегчала подсчет и позволяла повышать его точность (Karraker, 2007). Физические повреждения эмбрионов и слизистых оболочек были невелики, и после пересчета икру возвращали в водоем.

Широко и издавна применяется объемный метод оценки, когда измеряют объем всей кладки и объем отделенной от кладки порции с определенным числом икринок, а затем путем пересчета на общий объем кладки получают количество яиц, выметанных одной самкой (Щупак, 1970; Cooke, 1975; Ляпков, 2003; Räsänen et al., 2008 и мн. др.). Вариантом является метод весовых проб, когда определяют не объем, а вес кладки и ее фрагмента с установленным количеством икринок (Loman, 2001). Объем устанавливают, используя мерные цилиндры, и по завершении процедуры кладку икры возвращают на место. Время, затрачиваемое на обработку, зависит от диаметра цилиндра, используемого для определения объема всей кладки. В нашем эксперименте отделение от кладки и подсчет 100 икринок, определение объема этой пробы и объема всей кладки занимало 7–12 минут при диаметре мерного цилиндра 45 мм или 4–6 минут при диаметре 90 мм.

В. Г. Ищенко (2008) обратил внимание на существенные различия между значениями плодовитости, полученными объемным методом, и истинной плодовитости, определенной прямым пересчетом яиц в кладке. Мы рассчитали эту разницу, обработав двумя способами 29 комков икры травяной лягушки (Кутенков,

2013). Отклонение расчетных величин от полученных при поштучном пересчете составляло от –20 до +30 %, однако при усреднении значение отклонения составило всего 3–7 % в зависимости от диаметра мерного цилиндра.

А. Хаапанен (Haapanen, 1982) применил следующий способ. Взятую из водоема кладку травяной лягушки распределяли по разлинованному фону так, чтобы икринки образовали один слой. После фотографирования и печати фотографий (работа проведена в 1960-е годы) рассчитывали плотность размещения икринок и, с учетом занимаемой кладкой площади, устанавливали их суммарное количество. Трудоемкость такого способа в те годы очевидна, однако несомненным преимуществом являлось то, что работа в поле занимала немного времени и не требовала дополнительного оборудования – только фотоаппарат и палетка. Все дальнейшие процедуры – проявка, печать, подсчет – неспешно осуществлялись в комфортной обстановке.

В последнее время исследователи стали использовать преимущества компьютерной техники и цифровой фотографии в целях сокращения времени на процедуру подсчета. На четырех видах североамериканских земноводных (*Ambyostoma maculatum*, *Hyla chrysoscelis*, *Lithobates (Rana) sylvaticus* и *L. pipiens*), откладывающих компактные шарообразные порции икры, была отработана методика автоматического подсчета величины кладки по фотографиям (Bohenek, Resetarits, 2017; Moraga, Pervin, 2018).

В одном случае кладку доставляли в лабораторию и распределяли икру в один слой в большом часовом стекле. Затем ее фотографировали с помощью специально оборудованного копировального штатива с подсветкой и с зафиксированной фотокамерой. Во втором случае кладку фотографировали прямо в поле, используя описанное выше приспособление из двух пластиковых сосудов, после чего ее возвращали в водоем (вся процедура занимала около 30 сек.).

Дальнейшую процедуру автоматического подсчета яиц осуществляли по общей схеме. Фотографию икряной массы импортировали в среду программы обработки изображений ImageJ (создана для нужд микробиологии и биологии клетки). Добиваясь наивысшего качества изображения и производя окончательный подсчет, осуществляли многоступенчатый процесс с использованием до 33 команд. Контролем (или теоретическим значением) служил поштучный пересчет яиц, присутствующих на тех же тщательно обработанных изображениях кладок. Для этого использовали компьютерную программу подсчета с помощью многоточечной функции либо ручной счетчик для визуального счета на множественных подвыборках.

В процессе компьютерной обработки основные усилия авторов были направлены на достижение высокого уровня качества изображения каждой икряной массы: ликвидация «шумов» фона, бликов и отражений, удаление лишних объектов определенных размеров и т. д. В конце выясняли степень согласованности результатов автоматического и «ручного» пересчетов. На разных видах получаемая средняя разница величины кладки составляла -2.6...+23.8 %, а значения коэффициента корреляции оказывались в пределах 0.75–0.99 ($p < 0.001$).

Оригинальные методы исследований

Изготовлена конструкция из стекла в форме параллелепипеда (рис. 1). Размеры емкости: высота 15 см, длина 26 см, ширина 2.5 см, расстояние между широкими стенками 2 см, внутренний объем 975 мл. Пропорции подобрали с таким расчетом, чтобы туда помещалась вся кладка целиком (предварительно установили, что объем набухшей кладки травяной лягушки не превышал 910 мл), а икринки внутри прибора располагались в 1–2 слоя по вертикали. При этом условии и благодаря упругим слизистым оболочкам яйца редко заслоняют друг друга.

На погружение одной кладки в емкость тратили от 10 до 40 секунд в зависимости от степени набухания слизистых оболочек икринок, еще примерно 15 секунд уходило на съемку цифровой фотокамерой «с рук».

Рис. 1. Внешний вид устройства для фотографирования кладки икры лягушек
Fig. 1. The appearance of the device to photograph frogs' spawn clutches

Используя любой соответствующий компьютерный редактор, полученное цветное изображение следует перевести в черно-белый формат, увеличив затем яркость и контрастность (рис. 2).

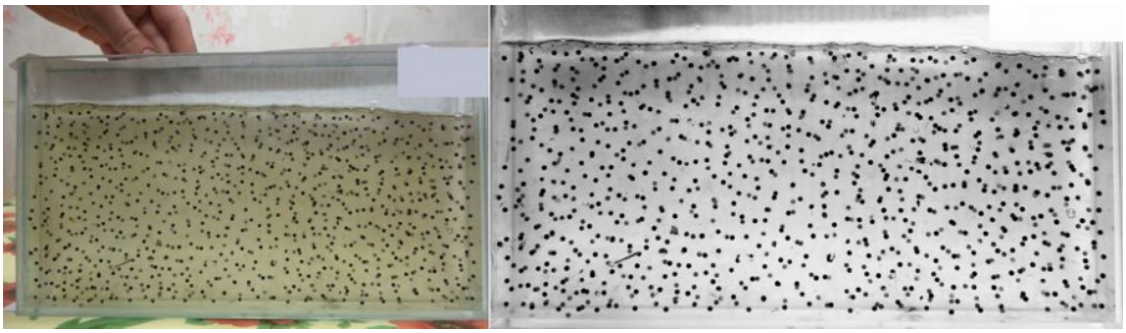


Рис. 2. Вид кладки икры, помещенной в сосуд, в цветном (слева) и черно-белом (справа) изображении
Fig. 2. A view of the spawn clutch in the vessel in color (left) and black and white (right) image

Дальнейшую процедуру осуществляли после импорта файла с изображением кладки икры в среду векторного графического редактора CorelDRAW X6 (рис. 3). Нажатием правой кнопкой мыши на изображение вызывали меню, где выбирали «Трассировка абрисом», затем «Изображение низкого качества» (рис. 4). Далее с помощью бегунка в разделе «Деталь» выполняли приближение изображения и выравнивали степень детализации до того момента, когда на нижнем изображении оставались хорошо видимыми только икринки (рис. 5). После этого здесь же, в разделе «Кривые», отображается число ограниченных векторных объектов (рис. 6), в нашем случае это количество икринок, обнаруженное на фотографии кладки. Серые области перехода тонов в данном случае не учитываются, так как программа рассматривает их как часть фона из-за близкого по оттенку серого цвета.

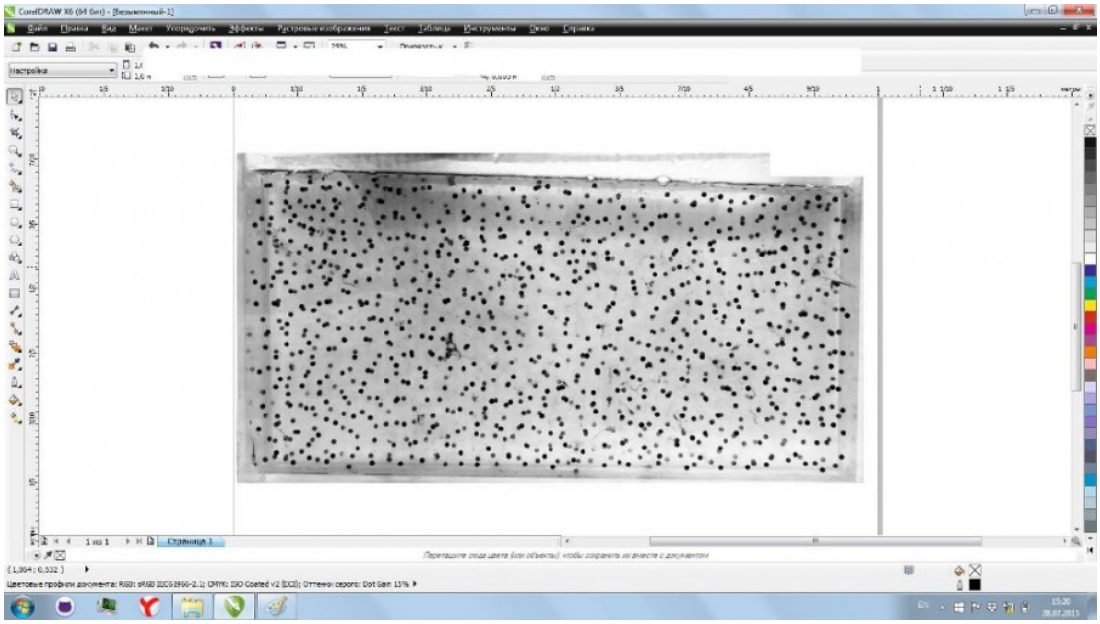


Рис. 3. Изображение кладки икры, импортированное в пакет CorelDRAW X6
Fig. 3. An image of the spawn clutch, uploaded into CorelDRWA X6 software

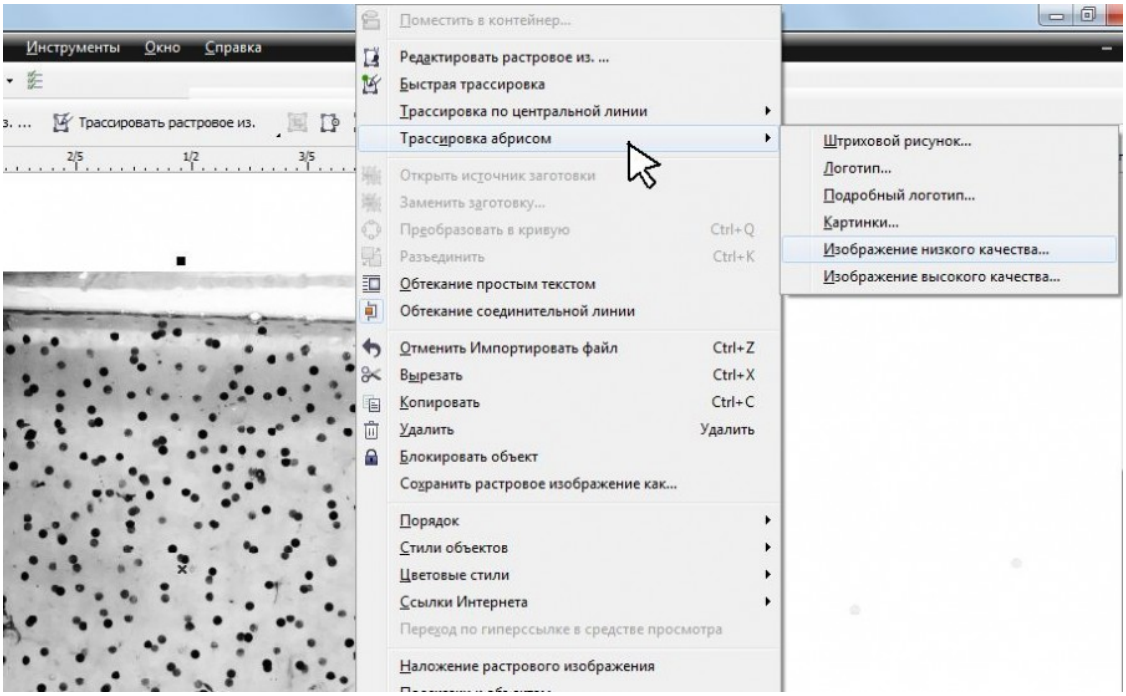


Рис. 4. Процедура «трассировка абрисом», выбор «изображение низкого качества»
Fig. 4. "Trace Bitmap" procedure, "Low Quality Image" has chosen

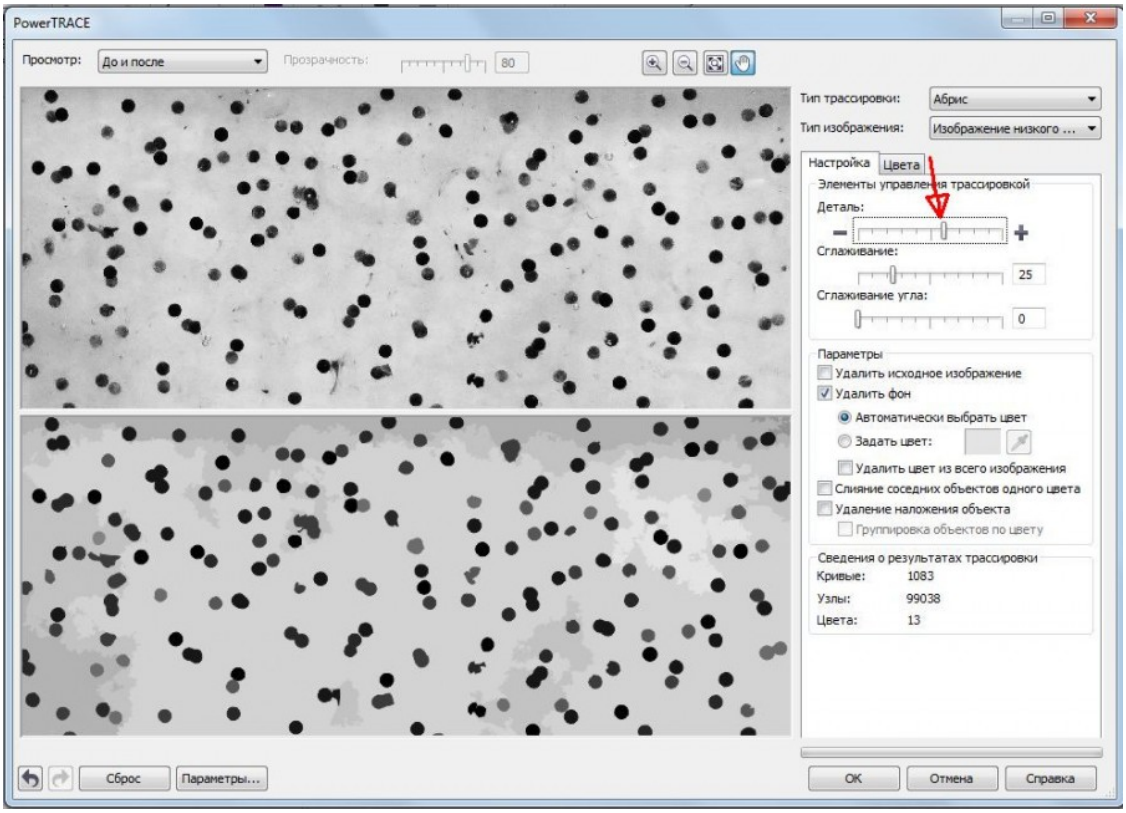


Рис. 5. Использование раздела «Деталь» для выравнивания степени детализации на приближенном изображении. Красная стрелка указывает на бегунок

Fig. 5. The usage of the division "Detail" to flatten the rate of itemization on a zoomed image. The roller is marked with red arrow

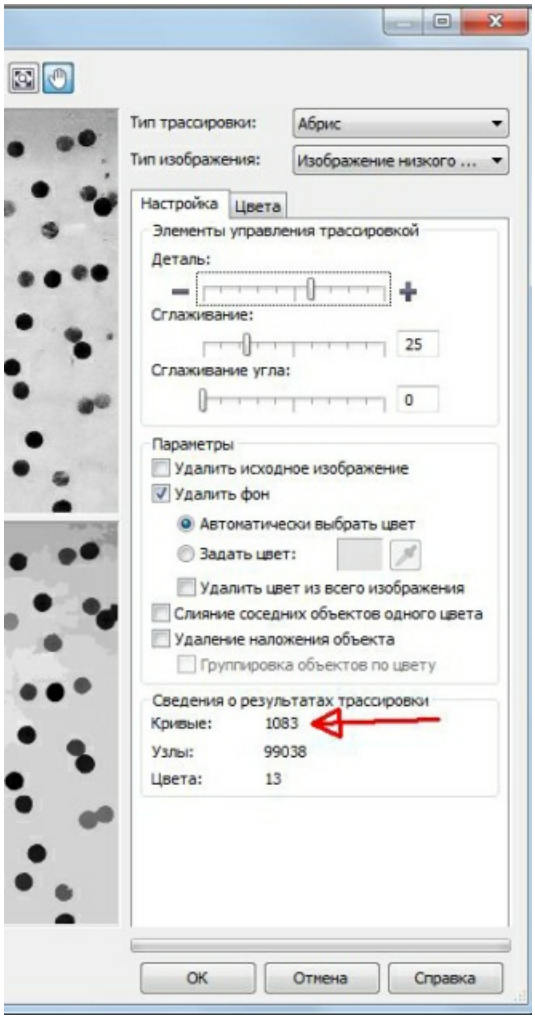


Рис. 6. Результат подсчета количества икринок находится в разделе «Кривые» (указан стрелкой)

Fig. 6. The result of counting the number of ova is in the "Curves" division (marked with arrow)

Кладки икры травяной лягушки приносили в лабораторию, где каждую из них сначала фотографировали в нашем устройстве, затем определяли количество икринок методом объемных проб и, наконец, делали поштучный пересчет. Анализ изображений кладок в графическом редакторе проводили позже, в удобное время. Статистическая обработка полученных результатов выполнена в среде MS Exel с использованием общепринятых алгоритмов (Ивантер, Коросов, 2011).

Сравнивали результаты применения трех способов оценки величины кладок (в скобках даны аббревиатуры, используемые в последующем тексте). Контролем считали поштучный пересчет (ПП). С контролем сравнивали результаты предлагаемого метода оценки с помощью векторного графического редактора CorelDRAW X6 (ВГР) и данные, полученные методом объемных проб с использованием мерного цилиндра диаметром 90 мм и с ценой деления 100 мл (МОП).

В выборке из 49 комков икры среднее число яиц в кладке при разных способах оценки составило: ПП — 1016 ± 45 шт., ВГР — 1025 ± 41 шт. и МОП — 1053 ± 47 шт. Диапазон отклонений от контроля числа яиц в кладках нашей выборки находился в пределах от –291 до +108 (в среднем +9) шт. при оценке с помощью ВГР и от –253 до +357 (в среднем +37) шт. при оценке с помощью МОП. В процентном выражении это составило от –14 до +12 %, в среднем –2 % (ВГР) и от –20 до +33 %, в среднем +4 % (МОП) от величины конкретной кладки. Диапазон выявленных значений плодовитости и графики зависимости величин кладок, полученных способами ВГР и МОП, от

контрольного поштучного пересчета приведены на рис. 7 и 8.

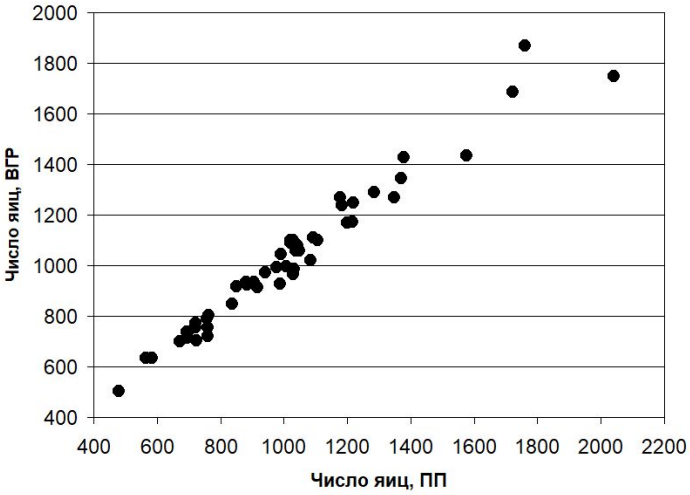


Рис. 7. Соотношение количества яиц в 49 кладках икры *R. temporaria*, полученное при поштучном пересчете (ПП) и с использованием векторного графического редактора (ВГР) ($r_s = 0.98, p < 0.0001$)

Fig. 7. Relationship between the number of ova in 49 clutches of *R. temporaria* estimated using manual counting (ПП) and vector graphic editor software (ВГР) ($r_s = 0.98, p < 0.0001$)

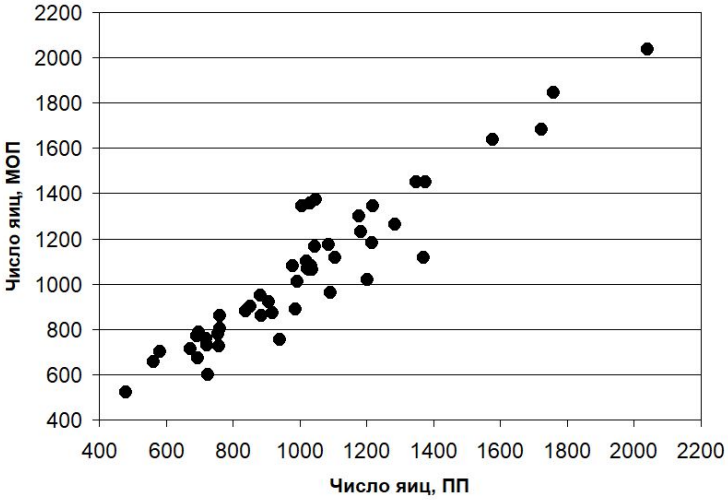


Рис. 8. Соотношение количества яиц в 49 кладках икры *R. temporaria*, полученное при поштучном пересчете (ПП) и методом объемных проб (МОП) ($r_s = 0.92, p < 0.0001$)

Fig. 8. Relationship between the number of ova in 49 clutches of *R. temporaria* estimated using manual counting (ПП) and bulk sampling method (МОП) ($r_s = 0.92, p < 0.0001$)

Отмечаем очень высокую степень согласованности оценок плодовитости, выразившуюся в значениях коэффициентов ранговой корреляции. Однако, как следует из приведенных графиков, зависимость в случае с ВГР оказывается более тесной.

Оценку различий результатов подсчета разными способами провели с помощью однофакторного дисперсионного анализа (влияющий фактор – способ подсчета, контроль – поштучный пересчет). Различия с контролем оказались недостоверными: значения *F*-критерия составили при оценке с помощью ВГР 0.019, при МОП — 0.327 ($F_{0.05} = 3.9$).

Данные статистики, таким образом, показывают, что результаты поштучного

пересчета икринок в каждой кладке и полученные при оценке с помощью графического редактора достаточно близки.

Возможные причины отклонений числа яиц (кроме вполне вероятных ошибок при ПП: повторных контрольных пересчетов не делали) состоят в следующем. Метод объемных проб дает закономерно завышенную оценку (Кутенков, 2013). Это связано в основном с тем, что в процессе отделения от кладки объемной пробы слизистые оболочки отдельных яиц лопались в неопределенной пропорции, и измеренный объем пробы оказывался заниженным в той или иной степени. При подстановке в формулу данная величина служит делителем, что и ведет к завышенному в целом результату. При подсчете в среде графического редактора излишек возникает из-за того, что при анализе изображения происходит трассировка мелкого мусора, попадающего в сосуд вместе с икрой. Недоучет же, очевидно, возникает при фотографировании «молодых» кладок с не полностью набухшими оболочками. Тогда икра в сосуде располагается более чем в два вертикальных слоя, небольшая часть икринок полностью или частично заслоняют друг друга, и программа в этих случаях считает их за одну. Чтобы снять проблему, достаточно такую кладку оставить на несколько часов в водоеме, после чего сфотографировать повторно.

Заключение или выводы

Предлагаемый способ оценки плодовитости, апробированный на *Rana temporaria*, не трудоемок и пригоден для обработки большого количества кладок икры на местах нереста лягушек. Естественное и почти не нарушаемое сцепление слизистых оболочек яиц позволяет после фотографирования возвращать кладку в репродуктивный водоем практически неповрежденной. Варьируя размерами конструкции для фотографирования (ширина и внутренний объем), ее можно использовать для подсчета яиц у разных видов лягушек, откладываемые порции икры у которых существенно различаются по объему.

Предлагаемый метод имеет два основных преимущества. Во-первых, в отличие от перечисленных выше способов, использование в качестве инструмента нашего «аквариума» дает возможность фотографировать кладки с большим количеством яиц целиком. Во-вторых, обработка изображений с помощью распространенного и доступного графического редактора предельно проста, при этом точность получаемых оценок оказывается не ниже, чем при работе в среде громоздких специальных программ.

Библиография

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию . Петрозаводск, 2011. 302 с.

Ищенко В. Г. Долговременные исследования демографии популяций амфибий: современные проблемы и методы // Вопросы герпетологии: Материалы III съезда Герпетол. об-ва им. А. М. Никольского. Пущино; М., 2008. С. 151–169.

Кутенков А. П. Сравнение двух способов оценки плодовитости травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 6. Петрозаводск, 2013. С. 164–166.

Ляпков С. М. Сохранение и восстановление разнообразия амфибий европейской части России: разработка общих принципов и эффективных практических мер . М.: КМК, 2003. 116 с.

Терентьев П. В. Лягушка . М.: Сов. наука, 1950. 346 с.

Щупак Е. Л. Динамика биологической продуктивности популяции остромордой лягушки // Экология. 1970. № 1. С. 83–86.

Bohenek J. R., Resetarits W. J. An optimized method to quantify large numbers of amphibian eggs // Herpetology notes. 2017. Vol. 10. P. 573–578.

Cooke A. S. Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability // Brit. j. of herpetology. 1975. Vol. 5. № 5. P. 505–509.

Haapanen A. Breeding of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Ann. zool. fennici.

1982. Vol. 19. № 2. P. 75–79.

Karraker N. E. A new method for estimating clutch sizes of ambystomatid salamanders and ranid frogs: introducing the ovagram // Herpetological revive. 2007. Vol. 38. № 1. P. 46–48.

Loman J. Local variation in *Rana temporaria* egg and clutch size: adaptation to pond drying? // Alytes. 2001. Vol. 19. № 1. P. 45–52.

Moraga A. D., Pervin E. Efficient estimation of amphibian clutch size using image analysis of compressed globular egg masses // Herpetological conservation and biology. 2018. Vol. 13. № 2. P. 341–346.

Räsänen K., Söderman F., Laurila A., Merilä J. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis* // Ecology. 2008. Vol. 89. № 9. P. 2553–2562.

Благодарности

Значительную часть работы по подсчету яиц в кладках травяной лягушки поштучным пересчетом и методом объемных проб выполнили учащиеся эколого-биологического центра «Крестовский остров» Санкт-Петербургского городского Дворца творчества юных, а также учащиеся и учителя средних школ г. Кондопоги (Республика Карелия). В разработке и исполнении конструкции для фотографирования принимал участие А. С. Мамонтов. А. С. Уткин предложил идею использовать для подсчета икринок векторный графический редактор CorelDRAW X6 и помог в нем разобраться. Всем этим людям мы искренне благодарны. Мы также весьма признательны рецензентам В. Г. Ищенко и С. М. Ляпкову за ценные замечания, практические советы и другую помощь при работе над статьей.

DIGITAL METHOD FOR THE FROGS FERTILITY ASSESSMENT IN THE COMMON FROG (RANA TEMPORARIA)

KUTENKOV Anatoly	*PhD, State Nature Reserve «Kivach» (186220, Kondopoga reg., v. Waterfall Kivatch), stapesy@mail.ru*
MAMONTOVA Elisaveta	*«Krestovsky ostrov», Federal State Budgetary Educational Institution «Saint Petersburg City Palace of Youth Creativity (будет уточнен), lizard_sun@mail.ru*
SEDOVA Natalia	*PhD, «Krestovsky ostrov», Federal State Budgetary Educational Institution «Saint Petersburg City Palace of Youth Creativity (197343 Saint Petersburg, Zemledelcheskaya st., b. 5–2, f. 543), natkas12@yandex.ru*

Keywords: Rana temporaria, device for frogs' spawn clump photography, digital image analysis, fertility assessment

Reviewer:
S. M. Lyapkov

Received on:
30 August 2018
Published on:
25 March 2019

Summary: The convenient modern way of frog fertility assessment is offered. A spawn clutch taken from a breeding pond was placed into the device of the original design made of glass. After photography and the conversion of an image into black-and-white, the file with the image of the spawn clutch was imported into the vector graphic editor CorelDRAW X6. After such procedures as i) increasing the brightness and visibility, ii) tracing by a contour, and iii) flattening the rate of itemization, the number of ova was received as a number of limited vector objects in the "Curves" division. The number of ova in 49 spawn clutches of Rana temporaria was counted in three different ways. These were direct counting, the offered assessment method by the vector graphic editor, and bulk sampling method. Statistical analysis of the results of the three quantitative methods is given. The proposed method allows determining the fertility of tailless amphibians on a large number of spawn clutches with minimal time and sufficient accuracy. At that the integrity of clutches is not broken and mucous membranes are not damaged.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 929

ИВАН ДМИТРИЕВИЧ СТРЕЛЬНИКОВ. ЧАСТЬ 2. НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

ЧЕРЛИН Владимир Александрович

к. б. н., Зоопарк СПб (197198, Санкт-Петербург, парк Александровский, 1), cherlin51@mail.ru

Ключевые слова: биография, экология, экспериментальная экология, физиологическая экология, эволюция

Получена: 11 июня 2018 года
Подписана к печати: 28 марта 2019 года

Аннотация. В статье дается описание и анализ научной деятельности замечательного русского ученого-биолога Ивана Дмитриевича Стрельникова. За долгую и богатую на события жизнь основными направлениями его научных работ были: иммунология, пограничные области между экологией и физиологией (физиологическая экология, изучение влияния солнечного света и температуры на физиологию и экологию разных групп животных – насекомых, моллюсков, ракообразных, рептилий и млекопитающих). Он первым выяснил и акцентировал внимание на том, что уровень температуры тела в состоянии «активной жизни» у многих (особенно летающих) насекомых, рептилий и других эктотермных животных на суше такой же высокий, как у эндотермных млекопитающих (примерно 35–40º). Он первым применил методический комплекс исследований, который можно назвать «экспериментальной экологией», и стал полноправным родоначальником такого важного в теоретическом и прикладном планах направления науки, как физиологическая экология. Он провел изучение аллометрических зависимостей между размерами тела, величиной мозга, интенсивностью физиологических процессов, скоростью и качеством адаптивных процессов, видообразованием. Чем меньше размеры тела, тем интенсивнее физиологические процессы, тем больше видов в родах. Чем сложнее среда обитания (трехмерность и пр.), тем сложнее поведение животных, крупнее мозг.

© Петрозаводский государственный университет

Рис. 1. И. Д. Стрельников на Карадагской биологической станции в Крыму. 1932 г. (источник фото: Стрельникова и др., 2017; с. 90)
Fig. 1. I. D. Strelnikov at the Karadag biological station in the Crimea. 1932

В статье дается описание и анализ научной деятельности замечательного русского ученого-биолога Ивана Дмитриевича Стрельникова. За долгую и богатую на события жизнь основными направлениями его научных работ были: иммунология, пограничные области между экологией и физиологией (физиологическая экология, изучение влияния солнечного света и температуры на физиологию и экологию разных групп животных – насекомых, моллюсков, ракообразных, рептилий и млекопитающих). Он первым выяснил и акцентировал внимание на том, что уровень температуры тела в состоянии «активной жизни» у многих (особенно летающих) насекомых, рептилий и других эктотермных животных на суше такой же высокий, как у эндотермных млекопитающих (примерно 35–40º). Он первым применил методический комплекс исследований, который можно назвать «экспериментальной экологией», и стал полноправным родоначальником такого важного в теоретическом и прикладном планах направления науки, как физиологическая экология. Он провел изучение аллометрических зависимостей между размерами тела, величиной мозга, интенсивностью физиологических процессов, скоростью и качеством адаптивных процессов, видообразованием. Чем меньше размеры тела, тем интенсивнее физиологические процессы, тем больше видов в родах. Чем сложнее среда обитания (трехмерность и пр.), тем сложнее поведение животных, тем крупнее мозг.

Введение

Это вторая, в серии из двух, статья о замечательном, разностороннем и очень масштабном биологе Иване Дмитриевиче Стрельникове, посвятившем свою жизнь науке. В первой статье мы кратко описали его удивительную жизнь (Черлин, 2018), а в этой статье проводим разбор его научных работ для того, чтобы стал понятен широкий спектр его научных исследований и грандиозный масштаб его как ученого.

Его жизнь изобиловала удивительными, порой невероятными событиями, посещением самых разнообразных географических регионов и природных мест, знакомством с выдающимися людьми, многие из которых стали его учителями и научными наставниками, обращением к различным областям науки, выбором основных научных направлений, которым он оставался предан всю жизнь.

Периоды жизни Ивана Дмитриевича Стрельникова, связанные с его научной деятельностью:

1906–1909 гг. – обучение в Вольной высшей школе в Санкт-Петербурге, знакомство и период общения с П. Ф. Лесгафтом;

1909–1910 гг. – педагогическая деятельность по физическому воспитанию;

1910 г. – знакомство с С. И. Метальниковым, начало работы в Санкт-Петербургской Биологической лаборатории, исследования фауны Средиземного моря в Виллафранка;

1911–1913 гг. – исследования в области иммунитета;

1914–1916 гг. – путешествие в Южную Америку;

1916–1930 гг. – обработка этнографических и зоологических материалов путешествия в Южную Америку; продолжение работ по иммунитету; концентрация на экологической тематике; организационная работа по созданию лаборатории в Институте им. П. Ф. Лесгафта; стал профессором в Географическом институте (позже – географическом факультете ЛГУ), профессором по зоологии и биологии в Институте физической культуры им. П. Ф. Лесгафта;

1920–1924 гг. – экспедиции на северные моря, в Крым;

1931–1950 гг. – исследования по экологии беспозвоночных и позвоночных, сравнительной физиологии, физиологической экологии;

1950–1982 гг. – изучение анатомо-физиологических, аллометрических закономерностей эволюции.

Два человека сыграли в жизни Ивана Дмитриевича Стрельникова важнейшую роль, сформировав его взгляды на мир, научное мировоззрение, первые навыки биологических исследований. Это были Петр Францевич Лесгафт и Сергей Иванович Метальников. Наверно, важное значение имели и знакомства с такими классиками биологических наук, как Илья Ильич Мечников, Иван Петрович Павлов и другие. В этом плане ему несказанно повезло: в юности, в самом начале своего научного развития, получить возможность тесного общения, обучения и даже в отдельных случаях общей работы с такими великими учеными – дорогого стоит! Всю дальнейшую жизнь эта феноменальная, классическая, русская школа большой науки давала о себе знать, помогая исключительно талантливому по природе мальчику самому превратиться в крупного ученого.

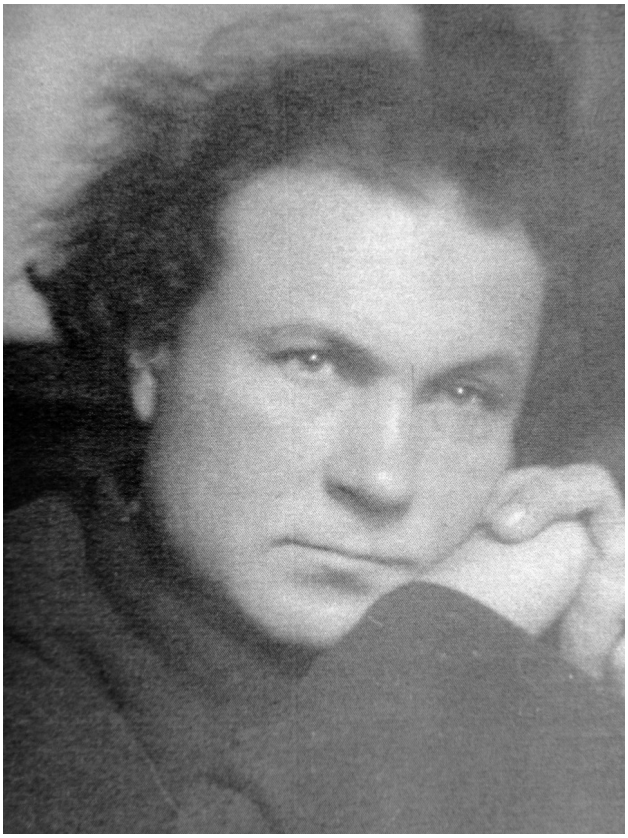


Рис. 2. И. Д. Стрельников. 1930 г. (источник фото: Стрельникова и др., 2017; с. 88)
Fig. 2. I. D. Strelnikov. 1930 (photo taken from: Strelnikov et al., 2017; p. 88)

Сам Иван Дмитриевич Стрельников (рис. 2) так характеризовал некоторые этапы своей научной работы:

«За 15 лет (с 1915 по 1930 г.) я постепенно поднимался вверх, в 1921–1922 гг. начал читать курс экологии в Географическом институте, с 1925 г. – на факультете университета. Я стал экологом[1]. Экспедиции: 1920 г. – Мурманская биологическая станция и Баренцево море; 1921 г. – Карское море; 1922 г. – Белое море, 1924 г. – Черное море. Командировки: 1928–1929 г. – Германия (Берлин), Франция (Париж), США, знакомство с крупнейшими экологами и лабораториями, музеями мира; 1931 г. – Германия, Франция (Париж).

Накапливался разнообразный опыт исследований морей и суши. В этот же период создавалась моя лаборатория в Естественно-научном Институте Лесгафта. Профессорствовал в Географическом институте-факультете, в институте физической культуры им. П. Ф. Лесгафта (зоология и биология). В 1924 г. при моем участии, по моей инициативе, для этого Института мы получили дворец сестры царя Николая II Ксении (Набережная р. Мойки, д. 106); переселение туда всей учебной части. ...Вот такие «текущие» дела...

Когда просматриваешь эти годы в настоящее время, не находишь порывов и прорывов ввысь, вверх, вроде описанных мною. Не было и заметных научных достижений. Но обогащение опытом и знанием были большие.

В 1931–1933 гг. расширение и реорганизация Музея Института им. П. Ф. Лесгафта.

П. Ф. Лесгафт начал создавать музей в 1893 г. как «Естественно-исторический музей» с самого начала организации своего института. Этот музей стал основой «С.-Петербургской биологической лаборатории». Он оставил нам музей в одном втором этаже своего Института. К 30-летию Института Лесгафта (1923 г.) получились уже три раздела музея: 1) анатомия человека начала расширяться в 3-м этаже А. А. Красуской и А. К. Ковешниковой; 2) я выделил сравнительную анатомию в отдельный раздел – в 4-м этаже здания, заняв большую аудиторию и гимнастический зал выехавшего отсюда Ин-та физической культуры; 3) зоологический музей – в пятом этаже, куда весь музей переместил С. Метальников, чтобы второй этаж сдавать в наем для денег, которых не хватало частному учреждению, от казны не получавшему ни копейки.

В 1931–1933 гг. организовывал музей экологической морфологии животных, как раздел музея Лесгафта – целый пятый этаж. Все время существования (до 1957 г.) музеи служили популяризации знаний по соответствующим разделам. В музеи водили школьников, там читались лекции для учителей. В музее собраны обширные коллекции по сравнительной анатомии, богатейшие остеологические коллекции, коллекции по сравнительной морфологии и экологической морфологии. Заложены основы экологического раздела, в котором представлены зоологические и ботанические объекты, иллюстрирующие разнообразие взаимоотношений растений и животных к внешним факторам, что в природе связано с характером ландшафтов. Перечисленные разделы музея по полноте и ценности своих собраний были самыми большими в СССР и одними из крупнейших собраний среди соответствующих отделов больших европейских музеев.

Десятилетие 1931–1940 гг. было периодом нового взрыва и подъема духа и достижений.

Это десятилетие – период любви, образования семьи, рождения детей... Жена и друг, Соколовская А. П., ботаником молодым была, кариосистематиком начинала и продолжала научную работу. Романтическая встреча, переписка Париж – Петергоф, где она работала в институте ЛГУ. Любовь озарила, десятилетие вдохновляло, прибывали силы...

Мы вдвоем летом 1931 г. провели в Каракумах по исследованию действия солнечной радиации на насекомых и рептилиях (я) и растениях (она с моей технической помощью с приборами). Это было свадебное путешествие. Жили мы в тростниковом шалаше около Репетекской научной станции, базируясь на ней.

Мой доклад о моих исследованиях (новые методы, неожиданные результаты,

новые начинания в экологии) привлек внимание зоологов в Ленинграде. ВИЗР (Ин-т защиты растений) предложил мне провести моими методами исследование азиатской саранчи летом 1932 г. В течение июня 1932 г. в устье Терека я исследовал саранчу. Работа, проведенная в один месяц, с точно поставленными мною задачами, точными методами, никем до сих пор не применявшимися, приводила к тому, что каждое определение могло идти «в строку». Написанная статья на 6 п. л. была напечатана в Трудах Зоологического ин-та и приобрела известность у нас и за границей. Она могла быть докторской диссертацией по значению, новизне и точности в области теоретической экологии[2].

А летом 1932 г. мы с женой-другом моим – на Карадагской биологической станции занимаемся снова изучением действия солнечной радиации на насекомых (я), на растениях (она). Наука и любовь сочетались с экскурсиями по горам Крыма.

В 1933 г. ВИЗР предложил исследования по экологии лугового мотылька и по грызунам. Экспедиция в Калмыцкие степи. Эти исследования, продолженные и законченные в 1934 г. в Оренбургских степях, напечатаны отдельным томом в 1935 г. и 1936 г.[3]

Осенью 1934 г. мы с женой снова в Карадаге. Я заболеваю тропической малярией, вывезенной из Оренбургских степей. Н. Н. Калитин, с которым начали организовывать на Карадаге актинометрию (он) и изучение действия солнечной радиации (я), помогал в лечении благодаря связям своим с лечебным миром по линии физиотерапии и солнечных лучей в их действии на человека.

В 1933 г. меня приглашают в Зоологический институт АН организовать лабораторию экологии. В 1935 г., летом, я в Брянских краях руковожу экспедицией по исследованию экологии (терморегуляции) грызунов. Моя маленькая статья (4 стр.) в 1933 г. по терморегуляции грызунов[4] дала основание П. А. Свириденко (Московская станция ВИЗР) просить меня произвести исследование экологии и физиологии грызунов. Доклад мой об экологии грызунов в Москве, в Академии наук, произвел большое впечатление новизной и оригинальностью постановки и решения вопросов экологии.

Эта группа работ была охарактеризована так: «Президиум Академии Наук СССР на заседании своем от 16 декабря 1935 г. присудил Вам степень доктора зоологии, без защиты диссертации, за выдающиеся научные труды в области экологии и сравнительной физиологии разнообразных типов животного мира, имеющие большое теоретическое и прикладное значение» (Из официального сообщения непременного секретаря Академии наук от 31/XII-1935 г. за № 62-3323).

Отзывы о научной работе и представления в Президиум АН СССР о присуждении докторской степени давали академик А. А. Ухтомский и профессор Н. Я. Кузнецов» (Стрельникова и др., 2017; с. 86–91).

Направления биологических исследований Ивана Дмитриевича Стрельникова

Иван Дмитриевич так подытожил результаты своей научной деятельности:

«В работах можно выделить две большие группы и четыре небольших.

1. Экология и сравнительная физиология

По первой группе выполнены 25 работ по физиологии насекомых, преимущественно по терморегуляции и по видообразованию – всего 586 страниц.

Основным выводом из исследований установлено положение, что высшие насекомые, как перепончатокрылые, особенно пчелы и шмели, жесткокрылые и чешуекрылые в полете продуцируют большое количество теплоты, и они имеют в среднем около 37–40 °С, т. е. подобную температуру млекопитающих и птиц. Некоторые виды общественных пчел, как медоносная, и шмели нагревают и гнездо, поддерживая в нем круглые сутки довольно равномерную температуру для выращивания молоди. Взрослые виды общественных насекомых днем в полутени, днем и ночью в гнезде имеют равномерно высокую температуру тела. С высокой энергией физиологических процессов в организме находится и большая сложность поведения и

высшей нервной деятельности.

Большая теплопродукция, особенно наиболее крупных форм шмелей, определяет в значительной мере и географическое распространение их. В теплых странах и в наиболее теплое время суток шмели, в результате перегревания, не летают, а в жарких странах и совсем не могут жить. Некоторые виды шмелей в своем распространении доходят на Канадских островах до 80° с. ш., до широты северной Гренландии.

Исследования экологии и сравнительной физиологии грызунов, вместе с работами по физиологии насекомых, были первым опытом применения физиологических методов исследований в природных условиях жизни животных.

1. Сравнительная физиология и видообразование позвоночных

По второй группе опубликованы 33 работы – 672 страницы. Основным выводом этой группы работ стало установление «закона взаимосвязи видообразования с величиной (весом) тела, мозга и энергией физиологических процессов».

Эволюция веса тела, мозга, частоты пульсации сердца и теплопродукции проходила по закону гиперболы, что дает возможность по формуле, зная вес тела млекопитающих и птиц, определять и предсказывать величину мозга, частоту пульсации сердца и теплопродукцию в калориях.

1. История биологии (и палеонтологии).

Напечатано 10 работ – 121 страница. Показано, что В. О. Ковалевский, основатель эволюционной палеонтологии, усвоил методы функционально-морфологического анализа костной системы млекопитающих на кафедре анатомии Военно-медицинской академии, под влиянием идей и трудов Н. И. Пирогова и П. Ф. Лесгафта.

1. По некоторым вопросам морфологии животных 4 работы – 26 стр.
2. По некоторым вопросам педагогики 5 работ – 34 страницы
3. По этнографии индейцев Парагвая (по личным наблюдениям во время жизни с индейцами): 3 работы – 86 страниц. Три доклада об этих работах сделаны на конгрессах в Риме (1924) и Нью-Йорке (1928)» (Стрельникова и др., 2017; с. 101).

Экологическое направление исследований

Первые экологические публикации Ивана Дмитриевича Стрельникова касались описания взаимосвязи жизнедеятельности растений и животных (Стрельников, 1923; Strelnikov, 1928). Но в дальнейшем он сконцентрировался в основном на изучении влияния света и температуры на жизнедеятельность разных животных, на их экологию.

Почему мы обратили пристальное внимание на работы И. Д. Стрельникова? Давнее направление **наших** научных исследований – термобиология рептилий и эволюция термобиологии у позвоночных животных. Мы выбрали это направление вследствие того, что долгое время профессионально занимались содержанием и разведением в неволе рептилий и амфибий, изучали те факторы, которые являлись важнейшими в их биологии, в регуляции их физиологических процессов, суточной динамики активности и сезонной физиологической периодики и т. п. Выяснив в своей работе первостепенное значение температуры и света как факторов, регулирующих практически всю жизнедеятельность этих животных, мы начали изучать воздействие этих факторов на физиологию и экологию рептилий. Таким образом, термобиологические исследования возникли в нашей научной работе не стихийно, а как закономерное следствие, результат конкретной, практической работы.

Кода мы приступили к нашим исследованиям, то обнаружили первые в России/СССР публикации, касавшиеся отношений жизнедеятельности рептилий и температуры. Ими оказались статьи Ивана Дмитриевича Стрельникова 1934 г., А. В. Рюмина 1939 и 1940 гг., А. М. Сергеева 1939 г., С. С. Либерман и Н. В. Покровской 1943 г., а затем и статья И. Д. Стрельникова 1944 г. Все эти работы представляли для нас большой интерес, но среди них Иван Дмитриевич был первым. Следующие работы начали появляться только через пять лет после него. Уже поэтому И. Д. Стрельников заинтересовал нас особо. Но, начав писать статью о его научной деятельности, у нас

возникли естественные вопросы: а откуда появился **у него** такой интерес к проблемам, связанным с температурой? Почему именно температура? Почему именно Стрельников?

Методология

Познакомившись с публикациями И. Д. Стрельникова, мы поняли, что необходимо рассматривать два аспекта его работы: методологический и конкретные результаты. Мы увидели основные отличительные черты его подхода к решению научных проблем, основную философию его научного метода. Она проявляется у него в подходе ко всем научным работам, которые он проводил.

Говоря об экологических исследованиях, Иван Дмитриевич написал: «Экологические исследования действия света на животных имеют большое и теоретическое значение. Ввиду того, что свет является экологическим фактором, определяющим многие физиологические отправления организмов, их поведение и географическое распространение, изучение действия света и реакции организма получает первостепенное значение для биологии при решении проблемы взаимоотношений между организмом и средой и **при решении многих вопросов эволюционной теории точными методами, а не путем спекуляций, что часто делалось и делается до сих пор**[5]» (Стрельников, 1934; с. 315).

Нам кажется, что эти слова и некоторые другие тексты проливают свет на основную методологию, «философию» исследовательской работы Ивана Дмитриевича Стрельникова и на выбор ее направлений. Он стремился «объективизировать» экологию и, видимо, другие области биологии, в частности введя в них в качестве обязательного методического элемента – строго поставленный, продуманный, спланированный эксперимент (поставленный не только в лаборатории, но и прямо в поле, в условиях, где животные непосредственно живут), точные измерения с помощью адекватного, современного инструментария и т. п., а потом – глубокое, всестороннее осмысление полученных результатов. Такой подход очень привлекателен, хотя, на наш взгляд, не абсолютно универсален. Это в каком-то смысле сродни рационалистической философии Р. Декарта, а философией Иван Дмитриевич увлекался всю жизнь.

Иван Дмитриевич Стрельников обратил внимание на связь разных сторон биологии животных с факторами внешней среды, на влияние внешних факторов на жизненные процессы и т. п. Именно это понимание связи в природе всего со всем – растений и животных, внешней и внутренней среды организма, физиологии и экологии животных, всего живого друг с другом – стало одной из важнейших методологических основ его подхода к изучению экологии. И он старался не просто словесно описать факт наличия такой связи, а изучить конкретные механизмы хотя бы части этих связей – влияние температуры и света на экологию животных.

Обоснование главного направления исследований

По поводу главных задач своих исследований Иван Дмитриевич в разных статьях по конкретным поводам писал следующее.

«Задачей экологического исследования является изучение отношений организма к условиям его существования. Это изучение может производиться двумя главными способами. Путем наблюдений собираются сведения о числе видов, количестве особей каждого вида, описываются явления поведения животных и устанавливаются связи со свойствами среды обитания. Другой способ – это экспериментально-экологический анализ точными методами как факторов среды, так и реакций организма» (Стрельников, 1935б; с. 637).

«Как видно из наших наблюдений, в каждом опыте действия солнечной радиации должны учитывать точными методами все указанные климатические факторы. Всякий экологический опыт есть сложный эксперимент, в котором действует сложный комплекс факторов, и организм многообразно и четко реагирует на весь комплекс факторов среды и на малейшие изменения в интенсивности и количестве каждого

фактора.

Экспериментально экологические исследования предъявляют большие требования одновременного точного учета ряда факторов и реакций организма на их воздействие. Одновременно необходимо определять солнечную радиацию и температуру тела животного, влажность, ветер, облачность. Но затраченные усилия дадут возможность **выяснить основные закономерности соотношения как отдельных организмов, так и их комплекса и условий среды**[6]. Учение о биоценозах только тогда станет точной отраслью биологии, когда воспользуется точным методом изучения отношения между климатом, микроклиматом и совокупностью животного населения» (Стрельников, 1934; с. 364).

«Опыт показывает значение микроклиматических условий при выяснении поведения насекомых. На очень небольшом пространстве имеются большие отличия в условиях освещения, температуры и ветра; эти различия определяют различия в температуре тела саранчуков и в течении других физиологических процессов. Саранчуки как солнцелюбивые и теплолюбивые организмы находят для себя в данных условиях микрорельефа и микроклимата наиболее благоприятные условия, скопляются на подветренном и освещенном солнцем склоне, греются здесь лучами солнца и теплотою друг от друга. Когда высота солнца уменьшается к заходу, его лучи не проникают на склон, почва и воздух на нем не нагреваются больше, температура саранчуков понижается в кулиге, и саранчуки уходят от места пригрева, поднимаются выше на растительность; ветер к заходу утихает, его охлаждающее действие ослабевает; солнечные же лучи проникают и освещают верхние части тростника и нагревают саранчуков» (Стрельников, 1935б; с. 671–672).

«В настоящее время нас интересует тепловое действие солнечной радиации» (Стрельников, 1934; с. 361).

«Мои исследования значения теплопродукции некоторых видов насекомых в горах Эльбруса (1937–1938) и параллельные исследования нашего аспиранта А. Париенко (1936–1938) в полярной зоне, в Хибинах, имели целью выяснить экологическое значение собственной теплопродукции насекомых» (Стрельников, 1949; с. 387).

И. Д. Стрельников оценил первостепенное значение температуры и света как определяющих и регулирующих внешних факторов для всех живых организмов: «Физиологические процессы пойкилотермных животных зависят от температурных колебаний среды и колебаний температуры тела в связи с действием солнечной радиации и других экологических факторов. Всякое увеличение температуры тела под воздействием среды в пределах определенных оптимальных норм вызывает повышение интенсивности жизненных процессов, всякая потеря тепла понижает их энергию» (Стрельников, 1934; с. 360).

Все приведенные выше цитаты говорят о трех важных вещах.

Во-первых, наблюдая за жизнью животных в очень различных географических, климатических и экологических условиях, И. Д. Стрельников оценил ключевые факторы среды, которые первостепенно важны в организации жизни животных, в тесной, гармоничной связи, объединяющей организмы и условия их существования.

Во-вторых, становится понятно, что основная тематика, основное направление исследований Ивана Дмитриевича Стрельникова в этот период были не случайными. Он направил свои усилия на изучение именно **ключевых** для физиологии и экологии животных факторов внешней среды.

А в-третьих, в плане выбранного И. Д. Стрельниковым экологического направления научной работы у него практически не было учителей. Он первым оценил важность ведущих факторов, их комплексую значимость в экологии разных животных, разработал оригинальные методы полевых исследований, раскрывающих механизмы связи физиологии и экологии животных с внешними факторами. И все это не просто комплекс исследований, а целое новое, важное научное направление, о котором мы поговорим немного позже.

Методика

Настоящий эколог отличается прежде всего тем, что может **смотреть**, т. е. наблюдать за живыми организмами, **видеть** и **выделять главное** – те важнейшие характеристики и взаимосвязи организма с внешней средой, которые и влияют на его жизнедеятельность, его экологию. Очевидно, что именно таким замечательным натуралистом (в самом хорошем, прямом смысле этого слова) и экологом был Иван Дмитриевич Стрельников. Он умел смотреть, видеть и осмыслять то, что увидел.

Для своих экологических исследований И. Д. Стрельников избрал изучение взаимодействия экологических факторов (в основном света и тепла) на физические и физиологические параметры животных (температуру тела, интенсивность физиологических процессов, теплопродукции, разных физиологических циклов, питания, размножения, элементов поведения и др.) и на их экологию (пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности, поведение, фазы жизнедеятельности и т. п.).

Об этих экспериментах стоит сказать особо. В исполнении И. Д. Стрельникова их отличали несколько важных особенностей:

перенос основной массы экспериментов и измерений из лаборатории в полевые условия, в места непосредственного обитания животных, и параллельное использование лабораторного эксперимента как средства дополнить и прояснить отдельные стороны связи жизнедеятельности животных с условиями внешней среды;

перед проведением серий экспериментов И. Д. Стрельников четко формулировал их задачу;

в соответствии с поставленной задачей он тщательно разрабатывал их план; эти разработки опирались на его широкий кругозор, огромные знания в разных областях биологических наук, способность видеть в частном общее и стремление с помощью опытов прояснить важные общебиологические проблемы;

его экспериментальные работы отличало чрезвычайно подробное, очень тщательное изучение каждой проблемы; так, например, при изучении влияния теплового излучения солнечного света на температуру тела, физиологию и экологию насекомых И. Д. Стрельников по отдельности исследовал значение в этом сложном комплексе интенсивности прямого солнечного излучения, рассеянной солнечной радиации, прозрачности атмосферы, влажности воздуха, угла падения солнечных лучей на тело животных, скорости ветра, положения туловища, его позы, морфологических характеристик (цвета, структуры покровов и т. п.), физиологии (значение интенсивности теплопродукции, обмена веществ, частоты сердцебиения, дыхания, других физиологических процессов, специальное значение воздушных полостей под твердыми покровами насекомых), двигательной активности животных, влияние температуры тела на поведение, развитие и смену жизненных фаз и другие проявления жизнедеятельности;

особенностью исследовательской методики И. Д. Стрельникова было понимание и изучение именно **комплекса** внешних факторов, влияющих на температуру тела;

с учетом свойств экспериментальных животных и поставленных задач И. Д. Стрельников придирчиво выбирал имеющиеся или изготавливал специальные технические средства для проведения измерений и опытов;

после проведения больших экспериментальных серий он производил подробный анализ результатов, который был чрезвычайно продуктивен, поскольку исходил из глубокого знания и понимания им биологии изучаемого объекта, учитывал функциональные экологические и физиологические связи, был направлен на решение серьезных общебиологических задач в областях экологии, физиологии, биотопического размещения, адаптаций к условиям среды, зоогеографии и т. п.

Связь внешних факторов и физиологических свойств организма животных проявляется как результирующий эффект в структуре их активности, в цикличности их физиологических процессов, во всей их экологии.

Инструментарий

Применение объективного эксперимента с хорошим инструментальным

обеспечением безусловно крайне важно. Иван Дмитриевич придавал этому аспекту работы особое значение.

«Как видно из наших наблюдений, в каждом опыте действия солнечной радиации должны учитывать точными методами все указанные климатические факторы. Всякий экологический опыт есть сложный эксперимент, в котором действует сложный комплекс факторов, и организм многообразно и четко реагирует на весь комплекс факторов среды и на малейшие изменения в интенсивности и количестве каждого фактора.

Экспериментально экологические исследования предъявляют большие требования одновременного точного учета ряда факторов и реакций организма на их воздействие. Одновременно необходимо определять солнечную радиацию и температуру тела животного, влажность, ветер, облачность. Но затраченные усилия дадут возможность выяснить основные закономерности соотношения как отдельных организмов, так и их комплекса к условиям среды. Учение о биоценозах только тогда станет точной отраслью биологии, когда воспользуется точным методом изучения отношения между климатом, микроклиматом и совокупностью животного населения» (Стрельников, 1934; с. 364.

Иван Дмитриевич Стрельников изучал температуру тела у насекомых – прямокрылых, сетчатокрылых, клопов, жуков, бабочек, мух, перепончатокрылых, у рептилий – змей и ящериц, у моллюсков, млекопитающих – мышевидных грызунов. Объекты его исследований – животные некрупных и мелких размеров, поэтому для измерений температуры их тела приходилось использовать специально изготовленные приборы. Термочувствительными элементами в них являлись крохотные термопары. Один спай – измерительный – Стрельников помещал в медицинские иглы не толще 0.4 мм. Второй спай – термостабилизированный – помещался в небольшой сосуд с жидким азотом, который всегда носился с собой. Это дало возможность с достаточной точностью измерять не только температуру среды, но и температуру тела даже довольно мелких насекомых, исследовать распределение температуры внутри тела этих животных. Это очень важно – применять технические средства, которые четко соответствуют задаче и объекту исследования. К сожалению, ясное понимание этого обстоятельства даже до сих пор не всегда отличает зоологов, изучающих тонкие моменты биологии животных. С тех пор и по сей день в публикациях отечественных и даже зарубежных зоологов иногда встречаются ситуации, когда, например, для изучения температуры у мелких животных используются приборы, не соответствующие по своим техническим характеристикам (размерам, точности, инерционности и др.) ни размерам животных, ни изучаемой проблеме.

Наблюдая жизнь животных и растений в самых разных природных условиях – от тропических лесов и пустынь до полярных регионов – Иван Дмитриевич очень четко оценил огромное, ведущее значение для них света. Свет в данном случае он понимал в самом широком значении этого термина. По этому поводу он в одной из первых своих статей на эту тему писал: «Видимый свет есть та часть лучистой энергии, которая воспринимается человеческим зрением, с длиной волны от 400 до 740 μμ. Эта часть составляет лишь малую долю той лучистой энергии, которая доходит до Земли от Солнца. Ультрафиолетовый отдел спектра образуется волнами с длиною от 90 до 400 μμ, инфракрасная часть спектра – с длиной волн более 740 μμ. При изучении действия света на организм необходимо учитывать точно свойства света как экологического фактора и реакцию организма на воздействия этого фактора среды. В свете мы должны знать качественный состав лучей, интенсивность радиации и продолжительность освещения; при рассмотрении реакции организма необходимо учитывать расстояние от источника освещения, угол падения лучей, абсорбционную способность организма по отношению к лучистой энергии и температуру среды и тела животного» (Стрельников, 1934; с. 314).

О значении света Стрельников писал: «Лучистая энергия солнца является источником существования растительной и животной жизни на земле. Хотя некоторые животные существуют без воздействия на них света, а для некоторых свет вреден, все

же если не прямо, то косвенно все животное население в своем существовании зависит от света. Растительные организмы создают органическое вещество в процессе фотосинтеза за счет солнечной энергии. В физиологии и экологии растений действие света подверглось изучению раньше, чем в зоологии. Экология животных, в ведение которой входит изучение соотношений между светом и организмом, только еще создается в последние годы. Эта новая зоологическая наука быстро растет и быстро получает признание, потому что, разрешая в новом свете ряд основных проблем теоретической биологии, экология становится основой прикладного применения зоологии в борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства, в охотничьем хозяйстве и звероводстве, в животноводстве, рыбоводстве и рыболовстве. Между тем первое сводное сочинение по экологии животных под этим названием появилось только в 1926 г. в американской литературе[7]. В СССР впервые курс экологии животных введен на географическом факультете Ленинградского университета в 1925 г. Только в последние годы начата разработка точных методов экспериментально-экологических исследований и экологических наблюдений» (Стрельников, 1934; с. 313).

Изучать действие света на температуру тела пойкилотермных животных начали проф. Крюгер и его ученик Франц на высокогорной обсерватории в Давосе (Швейцария). Были и другие публикации (Buxton, 1924; Krüger, 1924а, б; Franz, 1930). И. Д. Стрельников исследовал связь температуры тела разных животных с напряжением солнечного излучения, с его качеством, с состоянием атмосферы, углом падения солнечных лучей и т. п. Исследования проводились от Арктики (Кольский полуостров) и Ленинградской области, через Калмыцкие и прикаспийские степи, устье Терека, Эльбрус (2200–5300 м над у. м.), Крым, до полупустынь Азербайджана и пустыни Каракумы. Эти работы начались в Актинометрическом институте Главной геофизической обсерватории в Павловске под Ленинградом. В качестве инструментария Иван Дмитриевич применял весьма прогрессивный для того времени пиранометр конструкции Николая Николаевича Калитина (рис. 3). Вся работа по изучению солнечной радиации производилась при активной помощи родоначальника российской актинометрии, директора Актинометрического института Н. Н. Калитина[8], которому Иван Дмитриевич Стрельников в своих статьях выражал искреннюю благодарность.

Рис. 3. Николай Николаевич Калитин (источник изображения в Интернете: http://tsarselo.ru/images/photos/94d6326f82ac3133c517a3842279d4e9.jpg)
Fig. 3. N. N. Kalitin

В отзыве об этих работах академик А. А. Ухтомский писал: «Эти работы представляют важный вклад в сравнительную физиологию, охватывая моллюсков, ракообразных, насекомых, рептилий и грызунов. Заслуги Стрельникова здесь несомненно велики. Экспериментальная находчивость и громадная исследовательская настойчивость автора дала возможность вынести точное наблюдение и термоэлектрические изменения из искусственной лабораторной обстановки в природные условия жизни того или иного животного вида; а это открыло пути к установлению ряда новых, подчас неожиданных, очень ценных фактов и зависимостей» (Стрельникова и др., 2017; с. 91–92).

Основные результаты экологических исследований

1. *В период активной жизнедеятельности эктотермные животные разных групп (и беспозвоночные, и позвоночные) имеют высокую температуру тела (около 35–40º и иногда даже выше, примерно до 44º), сходную с температурой тела эндотермных животных (млекопитающих и птиц). Такая высокая температура поддерживается внешними источниками тепла (в основном за счет теплового солнечного излучения) и/или за счет эндогенной теплопродукции.*

Материалы работ Ивана Дмитриевича Стрельникова показали, что подавляющее большинство данных по температурам тела у самых разных животных (и насекомых, и рептилий, и млекопитающих) в различных климатических условиях (по его выражению – «в разных ландшафтах», т. е. от Арктики и высот Эльбруса до Каракумов) при активной жизни укладываются в диапазон температур примерно 35–38º. Происходит это за счет солнечного излучения, и температура тела может в отдельных случаях превышать температуру воздуха на 30º и более. Из своих исследований еще в середине сороковых годов прошлого века он сделал замечательный вывод: «Высшие

формы беспозвоночных и позвоночных животных живут и активно действуют при температуре тела, в среднем, 36–38º; низшие формы позвоночных и беспозвоночных животных живут при более низкой температуре тела. Водные животные существуют и развиваются при температуре среды около 0º и даже ниже» (Стрельников, 1948; с. 151). Понятия «высшие» и «низшие» мы сейчас оставим за скобками, поскольку при современном понимании эволюционного процесса и филетических отношений между разными группами такие термины можно оценить как излишне упрощенные.

«Во всех рассмотренных ландшафтах пойкилотермные животные в состоянии активного движения, как и активной жизни, под действием солнечной радиации имеют среднюю температуру тела около 35–38º с значительными колебаниями вверх и вниз под действием сочетания разнообразных экологических факторов» (Стрельников, 1948; с. 153).

«…рептилии в период активной жизни днем имеют температуру тела в среднем около 35–36º (30–40º), т. е. такую температуру тела, как млекопитающие. Рептилии активно поддерживают температуру своего тела движением или, чаще и больше всего, греясь лучами солнца; зарываясь в песок, прячась в тень, они избегают перегревания» (Стрельников, 1944; с. 256).

«В течение всего дня шмели являются не только теплокровными животными, но скорее горячекровными, так как температура их тела держится около 40º и часто превышает 40º и доходит до 44º. Благодаря такой высокой температуре тела энергия всех физиологических процессов в организме держится также на высоком уровне» (Стрельников, 1940а; с. 399).

«Из приведенных данных ясно, что дневные насекомые активны при той же температуре тела 35–40º (в среднем), как птицы и млекопитающие. Тепловые условия внутренней среды у подавляющего большинства активных дневных (и у значительной части ночных) насекомых сходны с теплокровными позвоночными» (Стрельников, 1940а; с. 404).

«Приведенные материалы показывают, что дневные насекомые исследованных нами отрядов и видов в общем имеют сходные условия внутренней среды при одинаковых экологических условиях. Различие в температурном режиме между разными видами и отрядами не выходит за пределы индивидуальных колебаний внутри одного вида. Комплекс морфологических свойств самих насекомых и комплекс экологических условий существования определяют высокую температуру тела, а вместе с ней и высокий уровень всех жизненных функций. Одни из насекомых, как шмели, осы и некоторые бабочки (бражники), обладают высокой собственной теплопродукцией и в состоянии сами поднять температуру своего тела до 40° и даже выше. Другие насекомые, как прямокрылые, мухи, некоторые бабочки, не в состоянии поднять температуру своего тела средствами своего организма, а поднимают последнюю под воздействием экологических факторов и прежде всего под действием солнечной радиации» (Стрельников, 1940а; с. 403).

«В результате взаимодействия многообразных экологических факторов в различных ландшафтах получается такое их сочетание, которое во всех ландшафтах образует сходный эффект и дает сходные тепловые условия внутренней среды пойкилотермных наземных животных в периоды активной их жизни» (Стрельников, 1948; с. 153).

Другими словами, при активной жизни температура тела у эктотермных и эндотермных животных, практически, одинакова.

2. Высокая температура тела у животных является не самоцелью, а выражением необходимого уровня энергетического баланса.

«В настоящее время нас интересует тепловое действие солнечной радиации. Под влиянием солнечной радиации получается значительное повышение температуры тела, как мы видели это на многочисленных примерах. Каждое термическое действие среды на организм основано на явлениях нагревания и охлаждения. Поднятие температуры здесь, собственно говоря, недостаточно для полного выяснения

физических процессов. Нагревание и охлаждение являются по существу не только и не столько термометрическими, сколько калориметрическими изменениями. Градусы температуры характеризуют тепловое состояние и его изменения. Приход и расход тепла организмом количественно могут быть выражены калориметрически. Но ввиду сложности и практической невозможности производить калориметрические измерения теплового режима пойкилотермных животных, мы в наших исследованиях пользуемся термометрическими определениями» (Стрельников, 1934; с. 361).

Современное понимание положения дел в этой области несколько отличается от такого утверждения. С одной стороны, по современным данным, объективность регуляции именно температуры тела у эктотермных животных безусловно доказана. С другой стороны, потребности поддержания необходимого уровня и качества энергетического баланса иногда вносят определенные корректировки в процесс терморегуляции, накладывая на него некоторые ограничения (обзор у Черлин, 2014).

3. Возможность поддерживать необходимый уровень температуры тела определяется структурой теплового баланса тела, вариантами и пропорциями прихода и расхода тепла.

«…тепловое действие радиации зависит от большого числа причин: утренние лучи проходят длинный путь в атмосфере, часто насыщенной влагой; пары поглощают большое количество лучистой энергии, неодинаковое в разных частях спектра: чем больше насыщен воздух, тем слабее тепловое действие лучей. Во влажной же атмосфере организм быстрее теряет тепло черев лучеиспускание, благодаря чему замедляется повышение его температуры; влага на поверхности животного иногда в виде капель испаряется с повышением температуры воздуха и отнимает тепло от организма; токи воздуха оказывают на него также охлаждающее действие» (Стрельников, 1935а; с. 721).

4. *Теплопродукция в мышцах у летающих насекомых играет существенную роль в тепловом балансе их тела и при высокой температуре воздуха может повысить температуру тела до опасных и даже смертельных пределов.*

«Большая теплопродукция шмелей приводит к значительному превышению температуры их тела над температурой среды... При низкой температуре воздуха в результате теплопродукции температура шмелей может достигнуть до 30–40°, т. е. до нормальной и оптимальной для их деятельности температуры. При высокой температуре воздуха (20–30°) шмели легко могут перегреться; возможность перегревания при повышенных температурах воздуха определяет активность шмелей в течение суток. Так, в южных широтах шмели активны рано утром и поздно вечером; их не видно совсем днем в наиболее жаркое время суток» (Стрельников, 1940а; с. 404).

5. Знание показателей ключевых факторов внешней среды и их сочетаний дают возможность с большой вероятностью предсказывать течение фаз и форм активности и жизнедеятельности животных, регулировать их активность и жизнедеятельность.

«Как показывают мои исследования… солнечная радиация является главнейшим из факторов, определяющих поведение саранчи, ее вертикальные миграции на растительности и странствования» (Стрельников, 1934; с. 316).

«Миграция начинается по достижении определенной температуры тела» (Стрельников, 1935б; с. 715).

«…утром начало еды иногда происходит несколько раньше, иногда позже описанного, при колебаниях около 30 м. – 1 час, зависящих от физиологического состояния насекомых и экологических факторов» (Стрельников, 1935б; с. 721).

6. Физиологическое состояние животных, фаза их развития и другие внутренние причины отражаются на термальных потребностях животных, на их тепловом балансе.

«Если две фазы перелетной саранчи отличаются по окраске покровов и если они в силу этого разно реагируют на действие солнечной радиации, то течение других

физиологических процессов также должно быть у них различным» (Стрельников, 1935б; с. 685).

С одной стороны, факторы внешней среды воздействуют на организм животных, и те определенным образом реагируют на это (физиологически, морфологически, поведенчески). С другой стороны, физиологические и морфологические характеристики животного определяют характер реакции организма на воздействие факторов внешней среды. Например, саранчуки разных возрастов по-разному реагируют на свет и температуру.

«Здесь мы подходим к проблеме большого биологического значения – об онтогенетических изменениях во взаимоотношениях организма и среды: растущий организм беспрерывно изменяется в своих морфологических и физиологических свойствах; в связи с этим изменяются и его реакции на воздействие экологических факторов. С изменением окраски изменяется реакция на действие солнечной радиации; получаются иные температурные соотношения со средой у личинок разных возрастов саранчи. В связи с изменениями температурных реакций изменяются и другие физиологические процессы, что оказывает влияние и на общее поведение; так, личинки саранчовых выделяют на 1 г веса углекислоты больше, чем взрослые. В данном случае мы подходим к пониманию диалектического развития не только самого организма в его морфологических границах, но и к проблеме развития соотношений организма с комплексом факторов среды, к развитию поведения в онтогенетическом развитии. Исследования в этом направлении дадут результаты высокой теоретической ценности» (Стрельников, 1935б; с. 687).

7. Различные формы жизнедеятельности (формы поведения, активности, жизненно важных физиологических процессов, динамика стадий жизненного цикла и т. п.) у разных групп животных определяются в значительной степени уровнями температуры тела, а следовательно – и уровнями энергетического баланса.

Суточная динамика климатических факторов внешней среды и, как ее следствие, температура тела саранчи определяют последовательность проявления различных поведенческих реакций – вертикальных миграций, питания, миграции (Стрельников, 1935б).

«Ведущим фактором в определении поведения является радиация» (Стрельников, 1935б; с. 721).

«Поведение саранчи есть результат взаимодействия двух групп факторов: внутренних, морфолого-физиологических и инстинктивных, и внешних, экологических. Под воздействием последних изменяется течение физиологических процессов; в результате сложной физиологической реакции изменяются и явления поведения. Для проявления инстинктивных особенностей необходимо наличие определенного комплекса экологических условий. Комплекс явлений поведения, который является обычным и нормальным для вида, связан с наличием определенного комплекса в распределении и последовательности экологических условий. При изменении последних наступает и видоизменение поведения. Поведение саранчи является очень хорошим примером связи последовательности реакций организма с последовательностью экологических факторов» (Стрельников, 1935б; с. 718).

8. Наличие терморегуляции у беспозвоночных.

В 1930-е гг. Иван Дмитриевич Стрельников начал серьезно изучать температуру тела животных разных групп в естественных условиях. Изначально он исследовал в основном влияние солнечной радиации на температуру тела, уровни теплопродукции у насекомых, эктотермных и эндотермных позвоночных животных. Но в этот начальный период, вслед за многими отечественными физиологами и экофизиологами он не признавал за эктотермными животными способности к терморегуляции.

«Пойкилотермные животные не обладают способами регулирования температуры тела и поддержания ее в узких пределах нескольких градусов, как у гомотермных[9]» (Стрельников, 1934; с. 361).

Это отчасти было связано с тем, что поведенческая регуляция температуры тела за счет изменения экспозиции тела различным тепловым факторам к тому времени была изучена слабо. Терморегуляция тем не менее может проявляться не только в форме поддержания физиологическими способами температуры тела в узких пределах, но и в том, что животные выбирают во внешней середе такие условия, которые обеспечивают им адекватную динамику внутренних показателей, температуры тела, наилучшие условия жизнедеятельности. Исследования Ивана Дмитриевича Стрельникова, однако, показали, что фактическая поведенческая регуляция температуры тела у эктотермных животных присутствует. Поэтому, наряду с утверждением И. Д. Стрельникова о том, что беспозвоночные не обладают способами регулирования и поддержания температуры тела в узких пределах (здесь явно имеется в виду физиологическая терморегуляция), читаем в его статьях и другое:

«Среди разнообразных и непрерывно меняющихся экологических условий *Sternodes caspius*[10] и другие обитатели пустыни лавируют таким образом, что сохраняют некоторое постоянство наиболее для них благоприятных условий. Прохладно в воздухе – жуки вылезают из песка, питаются, спариваются; жарко или холодно – зарываются в песок, где находят для себя ту же температуру, что была для них в воздухе» (Стрельников, 1934; с. 354).

«…саранча активно перемещается и располагается в таком комплексе микроклиматических условий, который обеспечивает наилучшие условия существования» (Стрельников, 1935б; с. 673).

Другими словами, наличие регуляции температуры поведенческими способами (поведенческой терморегуляции) у беспозвоночных животных Иван Дмитриевич признал.

9. Наличие терморегуляции у рептилий.

Серьезное внимание Иван Дмитриевич уделил и изучению терморегуляции у рептилий, чем, в первую очередь, и привлек наше внимание. Как мы уже упоминали, еще в начале тридцатых годов Иван Дмитриевич Стрельников не признавал и у них, как пойкилотермных (эктотермных) животных, возможностей регуляции температуры тела (Стрельников, 1934). К сожалению, некоторые физиологи до сих пор отказываются признавать у рептилий наличие терморегуляции. Логическое обоснование такой позиции следующее: поскольку у рептилий температура тела очень сильно зависит от температуры среды, значит терморегуляции у них нет. Такое удручающе упрощенное понимание до сих пор (!!!) встречается у некоторых, прежде всего отечественных, ученых, и в основном – у физиологов. Но оно категорически не соответствует реальному положению дел, что с очевидностью показали и доказали работы большого количества зарубежных, отечественных ученых и наши подробные исследования (Черлин, 2014, 2016; Коросов, 2008 и мн. др.). Принципиальная некорректность такого утверждения отчасти заключается в том, что эти две группы ученых по-разному понимают термин «терморегуляция».

Отрицающие терморегуляцию у рептилий ученые вкладывают в это понятие такой смысл: «Терморегуляция – совокупность физиологических процессов, обеспечивающих постоянство температуры тела у теплокровных животных (птиц и млекопитающих) и человека. Осуществляется путем изменения интенсивности теплопродукции (при окислительных процессах в организме) и путем изменения теплоотдачи через кожу (испарение пота и др.)» (Большой…, 2000). Другими словами, терморегуляция в таком понимании априори связывается **исключительно** с физиологическими эффекторными системами и подходит только к эндотермным животным. Но это чисто произвольная трактовка, не отражающая всей сложности самого явления терморегуляции в природе у разных групп животных.

Признающие терморегуляцию у рептилий ученые вкладывают в этот термин другой смысл, который более всего соответствует определению, данному уважаемой Комиссией по термальной физиологии при Международном обществе физиологических наук (Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological

Sciences): «Регулирование температуры[11]: поддержание температуры или температур тела в ограниченном диапазоне в условиях переменных внутренних и/или внешних тепловых нагрузок. Регулирование температуры тела осуществляется в некоторой степени вегетативными или поведенческими средствами» (Glossary…, 2003; p. 97). В круг действия этого определения в полной мере входят и реакции рептилий, направленные на контроль над температурой своего тела в основном поведенческими способами.

Накопив достаточный материал по регуляции температур тела у разных групп животных, Иван Дмитриевич Стрельников увидел безусловные признаки терморегуляции у эктотермных животных и, в конечном итоге (уже с середины тридцатых годов), корректно оценил явление терморегуляции, в частности и у рептилий. В соответствии с этим он построил и всю свою дальнейшую исследовательскую работу.

«…Рептилии в период активной жизни днем имеют температуру тела в среднем около 35–36º (30–40º), т. е. такую температуру тела, как млекопитающие. Рептилии активно поддерживают температуру своего тела движением или, чаще и больше всего, греясь лучами солнца; зарываясь в песок, прячась в тень, они избегают перегревания» (Стрельников, 1944; с. 256).

«Терморегуляция при посредстве поведения является одной из характерных черт рептилий. Весной и осенью, когда температура воздуха приближается к минимуму для рептилий, ящерицы принимают такое положение, при котором наибольшая поверхность тела нагревается перпендикулярно падающими на нее лучам солнца. В зависимости от степени нагревания тела до оптимума ящерицы регулируют положение тела и величину нагреваемой солнечными лучами поверхности; они время от времени прячутся в тень для уменьшения нагревания тела, или зарываются в песок, или прячутся в норы, где значительную часть тепла могут отдать путем излучения и теплопроводности. В прохладные и холодные дни ящерицы прижимаются телом к почве, более нагретой, чем воздух, в жаркие часы суток часто поднимаются на ногах повыше, чтобы избежать перегревания почвой, которая в пустынях нагревается до 60–70° и иногда даже более.

В песчаных почвах пустынь теплопроводность очень мала; уже на глубине 5 см температура ниже на 5°, а на глубине 10 см на 15º ниже температуры поверхности почвы, нагреваемой солнечными лучами. Разница может быть до 20–25°. Рептилии, зарываясь в песок, охлаждаются и избегают перегревания. В горных и скалистых ландшафтах рептилии находят убежище от перегревания солнечными лучами в трещинах скал или под камнями и скалами. Черномордиков (1943, 1947) в опытах наблюдал смену периода активности в разных тепловых условиях.

Борьба с перегреванием приводит пустынных змей к ночному образу жизни в период большой жары (Trownbridge, 1937). Другие виды прячутся в убежища, прекращают свою активность и впадают в спячку, как *Heloderma, Gopherus agazissi* (Woodbutu and Hardy, 1948) и даже наши обычные ящерицы *Lacerta agilis* и *L. viridis* (Werner, 1891, цит. по Гибе, 1954). Под влиянием высокой температуры у рептилий может наступить настоящее полипное дыхание. Дыхание *Eremias velox* учащается с 32 до 90 и даже до 168 в минуту (Кашкаров и Коровин, 1942). У живородящей ящерицы *Lacerta vtvipara* при подъеме температуры от 16 до 42° дыхание учащалось с 31 до 114 раз в минуту (Herter, 1941, цит. по Гибе, 1954).

Благодаря особенностям поведения рептилии регулируют температуру своего тела: они поддерживают ее на некотором среднем уровне, избегая перегревания и переохлаждения. В пустынях средняя температура тела ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* 34–35°, *Ph. raddei* 36–37°, у *Agama sanguinolenta* 36–37°, у *Eremias grammii* 34–36°, у черепахи *Testudo horsfieldi* 32–36°. У ночного геккона *Teratoscincus* температура тела была 20–25° (температура почвы 18–20°), у *Eryx tataricus* 22–25° – температура почвы 22–28° (Сергеев, 1939). Либерман и Покровская (1943) указывают на постоянство температуры тела ящерицы *Lacerta agilis* в активном состоянии – 29.3°. Поведенческую терморегуляцию и температуру тела трех видов

американских полосатых ужей изучал Карпентер (Carpenter, 1956)» (Стрельников, 1959а; с. 136–137).

«В состоянии покоя рептилии продуцируют так мало тепла, что поднять температуру своего тела выше температуры среды могут лишь крупные животные. Валенсьени (Valencienne, 1841, цит. по Рише) определил, что температура тела питона в местах, которыми он покрывал свои яйца во время насиживания, доходила до 41.5° при температуре окружающего воздуха 20°. Чермак (Chermak, цит. по Рише) находил у ящериц превышение температуры тела над температурой воздуха в 7–8°. По определению Ш. Рише (Richet, 1889), температура тела крокодила и черепах превышала температуру среды на 2–3°. Бенедикт (Benedict, 1932) нашел, что у питонов во время инкубации ими яиц температура тела достигает в среднем 34° и на 3–5° выше температуры окружающего воздуха. Болдуин (Baldwin, 1925б) нашел, что температура тела черепах была на 1.5–3° выше температуры среды в пределах 20–27° и продолжала оставаться выше при температуре воздуха в 4.5°» (Стрельников, 1959а; с. 129–130).

10. Древние крупные рептилии должны были иметь высокую и постоянную температуру тела. Причем в основном за счет эндогенной теплопродукции, а частично – за счет солнечной радиации.

«Настоящая статья рассматривает палеофизиологию мезозойских рептилий с целью понять взаимосвязь особенностей их строения с образом жизни. Если сравнительная морфология со времен Кювье и В. О. Ковалевского дает возможность реконструкции формы и образа жизни вымерших животных по скелету или по его частям, то о физиологии вымерших животных можно судить только на основании знания физиологии современных представителей того же класса или отряда. Приводя материалы по физиологии терморегуляции современных рептилий, мы получаем возможность предполагать, с достаточным основанием, каковы были тепловые отношения организма и среды у рептилий в прошлые геологические периоды» (Стрельников, 1959а; с. 129).

«…Эволюция величины рептилий, сопровождающаяся большей общей теплопродукцией и меньшей теплоотдачей, способность рептилий регулировать свою внутреннюю температуру изменением поведения (экологическая терморегуляция) приводила к большему постоянству и высоте температуры тела, к выбору местообитания, образа жизни» (Стрельников, 1959а; с. 142).

Вывод о том, что огромные древние рептилии могли иметь постоянную и высокую температуру тела, видимо, близок к реальному положению дел. Так думали и многие другие ученые (обзор у Черлин, 2017). Но, видимо, недостаточен сам логический посыл, благодаря которому у И. Д. Стрельникова появилось это утверждение. Безусловно, увеличение линейных размеров и массы тела рептилий приводило к уменьшению его относительной поверхности и значительному увеличению тепловой инерции, а это, в свою очередь – к тому, что произведенное при движении и других актах жизнедеятельности тепло намного сложнее выделялось во внешнюю среду. Вследствие этого повышалась температура тела и удерживалась на этом уровне в течение длительного времени. Но, скорее всего, не во всех случаях физиология древних крупных рептилий соответствовала таковой современных, как это предполагал И. Д. Стрельников. По ряду важных признаков есть весомые основания предполагать, что некоторые группы этих животных могли быть по физиологии близки к настоящим эндотермным животным. Скорее всего, они по ряду причин приобрели резко повышенный уровень метаболизма (Черлин, 2017), чем как раз отличались по физиологии и от современных, и от остальных древних рептилий. Но группы с такой физиологией не дали начало истинным теплокровным животным, которые появились на Земле намного раньше (Черлин, 2017).

11. Регуляция температуры тела, по крайней мере у позвоночных животных, является произвольным, своего рода «осознанным» действием.

«Терморегуляция изменением поведения является проявлением мозговой, высшей нервной деятельности. И. П. Павлов отождествил понятие высшей нервной деятельности и поведения. Физиологи часто ищут центр терморегуляции в некоторых отделах мозга. Терморегуляция изменением поведения, избирательной способностью в нахождении в разных местах и в разное время наилучших тепловых условий является проявлением, функцией не какого-либо отдела всего мозга, по преимуществу больших полушарий. Этот тип экологической терморегуляции свойствен многим группам наземных позвоночных (Стрельников, 1935, 1955). Поведение как фактор в терморегуляции имел и имеет большое значение в эволюции животных» (Стрельников, 1959а; с. 136).

Увы, в дальнейшем исследования ученых доказали ошибочность такой точки зрения. Центр терморегуляции в головном мозге имеется, располагается он в гипоталамусе и является основным рефлекторным центром регуляции температуры тела.

12. Новшества в термобиологии рептилий.

Отдельно хочется сказать об изучении И. Д. Стрельниковым термобиологии рептилий, т. е. темы, которой занимались и мы, только намного позже.

Важно, что Иван Дмитриевич обращает внимание именно на температуру **тела** животных. Дело в том, что примерно вплоть до середины 1940-х гг. (а временами и позже) большинство исследователей, изучая связь жизнедеятельности рептилий с температурными условиями и пытаясь определить их температурные предпочтения, обращали внимание прежде всего на температуры среды. И даже в термоградиент-приборах изучали «термотактильный» оптимум, т. е. предпочитаемую температуру почвы (Herter, 1941; Щербак, 1974, 1989; Морев, 1980 и др.). Но И. Д. Стрельников, вслед за А. М. Сергеевым (Сергеев, 1939), на статью которого он уже ссылается, понял значение именно температуры **тела** в биологии животных.

Кроме того, И. Д. Стрельников изучал температуру тела животных «в состоянии активной жизни». Очень важно, что он обратил внимание на то, что температуру тела надо измерять именно «**в состоянии активной жизни**». Хотя он специально не определил термин «состояние активной жизни», но одно только то, что он выделил это состояние, позволяет отождествить это явление в его понимании с «состоянием полной активности» *sensu* Либерман и Покровская (Либерман, Покровская, 1943; Cowles, Bogert, 1944; Черлин, 2013, 2014 и др.). А именно состояние полной активности (или «активной жизни» *sensu* Стрельников) является очень важным и даже ключевым понятием в экологии, термофизиологии и других научных направлениях, по крайней мере касающихся рептилий (Черлин, 2014; Cherlin, 2015a, b).

13. Разработаны специфический методологический подход и методики исследований по экологии животных, основанные на выявлении причинно-следственных связей в экологических проявлениях отдельных видов животных, т. е. механизмов, влияющих и регулирующих их поведение, фазы и формы активности, суточную и сезонную активности и сезонные физиологические ритмы и биотопическое распределение.

Ивана Дмитриевича Стрельникова интересовали не просто описания жизни животных, но, что важно, **причины** того, почему животные живут именно так, **механизмы** регуляции и становления жизненных процессов. И здесь, конечно, особый интерес вызывают его публикации о влиянии света, солнечного излучения и температурных факторов среды на температуру тела, физиологию и образ жизни разных животных – насекомых и всех классов наземных позвоночных. Его опыты, проведенные непосредственно в местах обитания животных, показали, каким образом солнечное тепловое излучение влияет на температуру тела и экологию всех этих животных, как оно отражается и регулирует всю их жизнедеятельность, суточную и сезонную структуру пространственно-временной активности, биотопическое распределение, поведение, «подстройку» к конкретному состоянию погодных и

климатических условий в окружающей среде и т. п. Это безусловно был инновационный подход (он и до сих пор остается инновационным).

Исследования И. Д. Стрельникова отличались конкретностью постановки задач, корректностью методики исследования и дальнейшей экологической интерпретацией полученных материалов, основанной на глубоком знании и понимании образа жизни этих животных.

Особое значение он придавал эксперименту.

Замечательная, новаторская, в полном смысле инновационная логика его исследований была следующей. Он изучал влияние факторов внешней среды на разные физиологические отправления, функции животных. В основном его интересовало влияние света (солнечной радиации) и внешней температуры на температуру тела, через это – на интенсивность физиологических процессов, теплопродукцию, морфологические реакции (изменение цвета) и др. Затем он рассматривал тонкие связи и влияние возникшего под воздействием внешних факторов физиологического состояния, регуляторного поведения, других реакций, а также видоспецифичных физиологических ограничений на поведение животных, их экологию, связи с биоценозом и т. п. В результате получали свое логическое объяснение и даже объективное, количественное выражение различные стороны экологии животных (в первую очередь насекомых) – их поведение в среде, пространственно-временная структура суточной и сезонной активности, биотопическое размещение и географическое распределение, отдельные фазы жизненного цикла (питание, режимы роста и развития, миграции, и т. п.).

Поражает колоссальный объем работы, который производила исследовательская группа И. Д. Стрельникова в сложнейших полевых условиях. Так, в высокогорьях Эльбруса (2200–5300 м над у. м.) ими было подробно исследовано (проведено множество отдельных опытов) 7 видов бабочек, 11 видов мух, 2 вида жуков и 6 видов прямокрылых. В целом же Иван Дмитриевич Стрельников произвел более 30 тысяч измерений температуры тела у прямокрылых, сетчатокрылых, клопов, жуков, бабочек, мух, перепончатокрылых, рептилий – змей и ящериц, наземных моллюсков, грызунов.

В качестве примера мы приведем здесь только перечень тем (часть оглавления) из статьи И. Д. Стрельникова (1935б), в которой было подробно описано его экспериментальное исследование биологии перелетной саранчи:

Повышение температуры тела под действием солнечной радиации
Влияние угла падения солнечных лучей на температуру тела саранчи
Влияние частичного освещения тела на температуру саранчуков
Ориентация саранчи по отношению к лучистой энергии
Облачность как экологический фактор
Действие ветра на температуру тела саранчуков
Действие солнечной радиации и ветра в разных условиях микрорельефа
Значение окраски в температурном режиме саранчи (к вопросу о теории фаз)
Влияние окраски на температуру личинок саранчи разных возрастов
Окраска и удельный вес саранчуков разных цветовых аберраций
Количество воздуха в теле саранчуков разных цветовых аберраций
Значение воздушных мешков в температурном режиме саранчи
Аэростатические значение воздухоносной системы саранчи
Водный обмен у саранчи
Суточной ход температуры тела и явлений поведения саранчуков
Температура тела саранчи ночью
Температура тела саранчуков во время странствования
Климатические и микроклиматические факторы и поведение саранчи
Голод и жажда как факторы миграции
Об условиях химической борьбы с саранчой

При этом каждая тема статьи раскрывается серией прекрасно, корректно спланированных полевых опытов, проведенных в плавнях реки Терек.

Иван Дмитриевич не просто описывал, он своими работами вскрывал **механизмы**

взаимодействия животных с окружающей средой. Это ли не есть истинная экология?! А умение видеть в частном общее – это ли не есть признак большого ученого?

14. Разработанные новые методы исследований, раскрывающие механизмы влияния факторов внешней среды, способов регуляции ими теплового баланса тела и внутренних потребностей организма на экологию животных, позволяют понять некоторые важные механизмы влияния на их географическое распространение (на зоогеографию).

«Описательная и историческая зоогеография в стремлении понять основные факторы распространения животных положила начало развитию экологической зоогеографии (Даль, Р. Гессе, В. Гептнер, и др.).

Потребность в анализе причинных связей организмов со средой привела к необходимости внедрения физиологических исследований в описательную экологию и зоогеографию. В литературе поставлен вопрос об экспериментальной и генетической зоогеографии (Пикте)» (Стрельников, 1957; с. 138).

«Теплопродукция при полете и под действием солнечной радиации у перепончатокрылых имеет большое значение для понимания географического распространения их. Температура тела пчел и шмелей повышается при полете на 10–12º, под действием солнечной радиации на 13–15º выше температуры среды (Strelnikov, 1931; Стрельников, 1934)» (Стрельников, 1935а; с. 252).

«Бражники могут активно регулировать температуру своего тела, а вместе с тем и регулировать свои отношения с окружающей средой.

На Эльбрусе летающих бражников я видел лишь в дневные часы. В местах обитания с более высокой температурой воздуха, в Крыму и в Азербайджане, я наблюдал полеты бражников по преимуществу в вечерние часы перед заходом солнца, а также в ранние утренние часы после восхода солнца. Объясняется это, видимо, тем, что благодаря большой теплопродукции возможно перегревание в те часы суток, когда температура воздуха является высокой: 20–30° и больше. Теплоотдача при этих условиях очень невелика; бражники предпочитают поэтому те часы суток, когда температура воздуха невелика, когда продуцируемое бабочкой тепло отдается окружающей среде путем лучеиспускания и конвекции. Время активности бабочек определяется, таким образом, соотношением между теплопродукцией организма и комплексом окружающих экологических факторов. Судя по моим определениям как в Крыму, Азербайджане, так и на Эльбрусе на высоте 3300 м обычно температура тела равна 35–40°. Надо полагать, что эта температура является наиболее благоприятной для течения физиологических процессов. Меняя свое отношение к окружающей среде, выбирая для своей активности время дня с наиболее благоприятным для теплового обмена комплексом экологических условий, бражники обнаруживают высокую степень приспособляемости. Эта приспособляемость заключается не только в выборе определенного времени в течение суток для полета, питания и прочих активных жизненных отправлений, но и в выборе места в пространстве и возможных областей обитания. Теплопродукция при движении и под действием солнечной радиации дает возможность бражникам распространить область своего обитания на большие высоты в горах до 3000–3500 м, где они могут быть активными при невысокой температуре воздуха. Но там, на этих высотах в горах, бражники активны в наиболее теплые часы дня, когда теплоотдача является сравнительно меньшей и когда к теплоте, образуемой при движении, может прибавляться тепло, возникающее в организме под действием солнечной радиации. Таким образом географическое распространение и распространение по различным высотам в горах является для бражников в значительной мере функцией теплопродукции и теплового обмена организма с окружающей средой» (Стрельников, 1940а; с. 389–390).

«Большая теплопродукция шмелей приводит к значительному превышению температуры их тела над температурой среды. Если шмели могут поднять температуру своего тела на 20–30° выше температуры среды, то тем самым они не находятся в прямой зависимости от температуры воздуха. При низкой температуре

воздуха в результате теплопродукции температура шмелей может достигнуть до 30–40°, т. е. до нормальной и оптимальной для их деятельности температуры. При высокой температуре воздуха (20–30°) шмели легко могут перегреться; возможность перегревания при повышенных температурах воздуха определяет активность шмелей в течение суток. Так, в южных широтах шмели активны рано утром и поздно вечером; их не видно совсем днем в наиболее жаркое время суток» (Стрельников, 1940г; с. 404).

«Теплый климат является неблагоприятным для шмелей; их жизнедеятельность является наибольшей при относительно низких температурах окружающей среды, когда устанавливается подвижное равновесие между теплопродукцией и теплоотдачей, в результате чего поддерживается температура тела около 35–40°. Тепловой обмен у шмелей является фактором, определяющим их географическое распространение. В южных широтах шмелей либо мало, либо они отсутствуют совсем. В тропиках шмели живут на горах, будучи окружены, по-видимому, необитаемыми для них равнинами (Скориков, 1922)» (Стрельников, 1940г; с. 404).

«Таким образом внутреннее физиологическое состояние организма, возникающее в результате теплопродукции во время полета и при движениях, создает определенный режим теплового обмена со средой. В зависимости от температуры среды находится и состояние внутренней среды в организме шмелей; последняя определяет активность шмелей и их географическое распространение.

В данном случае мы видим пользу экспериментально-экологического анализа не только для понимания поведения, но и для понимания географического распространения насекомых» (Стрельников, 1940г; с. 405).

«…4. В географическом распространении животных немалое значение имеют морфологические и физиологические особенности нервной системы. Энергия обмена веществ, определяемая величиной теплопродукции, находится во взаимосвязи с величиной мозга по отношению к величине тела (по исследованиям на грызунах и некоторых птицах). Величина же и особенности строения мозга обусловливаются образом жизни животных в разных географических условиях. Например, лазающий образ жизни некоторых лесных птиц и млекопитающих, с двигательной активностью в трех измерениях пространства, связан с относительно большей, чем у близко родственных видов, величиной и сложностью строения мозга, а также со сложностью проявлений высшей нервной деятельности.

1. Чем меньше размеры животных, тем больше относительная величина мозга и теплопродукции, тем больше связь со средой в различных географических условиях и тем больше вероятность воздействия среды на организмы, вероятность изменчивости животных и видообразования» (Стрельников, 1957б; с. 139).

15. Разработаны и на практике применены новые научные направления – экспериментальная экология, физиологическая экология.

Как мы уже отмечали, И. Д. Стрельникова интересовало изучение механизмов связи физиологии и экологии животных.

В пункте 13 данного перечня мы привели цитаты И. Д. Стрельникова о его отношении и понимании важнейшего значения эксперимента в исследованиях по экологии животных.

Более или менее эпизодические исследования, связанные с изучением влияния разных внешних климатических факторов на физиологические процессы и реакции разных групп животных, опубликованные до 1930 г., можно обнаружить еще с конца XIX в. Отдельные работы проводились на насекомых (Бахметьев, 1898; Bachmetiev, 1899, 1901, 1907; Зенякин, 1917; Поспелов, 1926; Сахаров, 1928 и др.), а при изучении рептилий чаще всего это было исследование термальной выносливости или регуляторных реакций (Weese, 1917, 1919; Hall, 1922; Buxton, 1923; Baldwin, 1925а, б; Krüger, 1929 и др.). Хотя все это можно отнести в большей степени либо к чистой физиологии, либо к экологической физиологии.

Все приведенные выше материалы показывают «пользу экспериментально-экологического анализа не только для понимания поведения, но и для понимания

географического распространения насекомых» (Стрельников, 1940г; с. 405).

Разработанный Иваном Дмитриевичем Стрельниковым специфический и инновационный подход к изучению экологии разных групп животных назван им самим «экспериментальной экологией». Значение этого нового научного направления очень велико, и, видимо, именно понимание его особого значения привело к тому, что Иван Дмитриевич в 1934 г. был приглашен в Зоологический институт АН СССР для создания лаборатории экологии, в которой как раз и был применен этот новый метод.

Таким образом, можно констатировать, что Иван Дмитриевич Стрельников стал основателем нового научного направления – **экспериментальной экологии животных**.

«Наблюдательная экология собирает очень ценный материал. Но такой материал еще не создает научных обобщений, приобретающих характер закономерностей. Только тогда, когда путем тщательного анализа установлены взаимодействия между экологическими факторами и реакциями организма на эти факторы, когда установлены закономерности в связях и течении процессов, только тогда получается материал для создания экологии как науки. Для анализа наблюдаемых явлений необходимо применять экспериментально-экологические методы» (Стрельников, 1933; с. 72).

Но это еще не все новые направления, которые открыл Иван Дмитриевич.

В российской научной традиции, начавшейся еще в XIX в. и продолжавшейся в СССР, было принято считать отдельными науками физиологию, экологию и направление, которое находится на их стыке – экологическую физиологию. **Экологическая физиология** – раздел физиологии, изучающий физиологические реакции, ответы организма животных на воздействие различных факторов внешней среды, их сочетаний, формирование суточной и сезонной динамики всевозможных физиологических функций организма животных в соответствии с динамикой факторов внешней среды в природных условиях, их зависимость от условий жизни и деятельности в различных физико-географических зонах, в разные периоды года, суток, фазы лунного и приливного ритмов и т. п.; физиологическая экология раскрывает механизмы физиологических адаптаций. Упрощенно говоря, экологическая физиология изучает влияние экологических факторов на физиологию животных, физиологические ответы организма на воздействие внешних факторов.

В западной традиции во многих публикациях используется другой подход и термин – physiological ecology, т. е. физиологическая экология. **Физиологическая экология** – раздел экологии, который изучает динамическое взаимодействие разных сторон физиологии организмов с условиями внешней среды и влияние этого взаимодействия на их образ жизни, поведение, на пространственно-временную структуру суточной и сезонной активности, успех протекания сезонных физиологических циклов, на биотопическое размещение, частично – на поведенческие и прочие адаптации к условиям среды, на другие стороны их экологии, на географическое распространение. Упрощенно говоря, физиологическая экология изучает влияние взаимодействия внешних факторов и физиологии животных организмов на их образ жизни и экологию, т. е. каким образом экология животных формируется в ответ на комплексное воздействие внутренних и внешних факторов-требований.

Различия между этими двумя научными направлениями достаточно существенные, несмотря на то что оба они находятся на границе экологии и физиологии.

Несмотря на то, что термин «physiological ecology» широко применяется в западной литературе, что там имеется довольно много публикаций в этом направлении, таких комплексных работ с хорошим научным и прикладным выходом, какие делал еще в тридцатые-пятидесятые годы XX в. Иван Дмитриевич Стрельников, мы почти не встречаем. Несмотря на то, что сам ученый не называл это направление «физиологической экологией», значение его работ от этого не уменьшается. Безусловно, Иван Дмитриевич Стрельников должен считаться основоположником

физиологической экологии как науки. Первая его работа в направлении изучения влияния солнечной радиации на экологию насекомых была опубликована еще в 1931 г. (Strelnikov, 1931).

На биологических и других факультетах некоторых отечественных вузов введены учебные курсы физиологической экологии. Мы посмотрели некоторые их программы и, к сожалению, вынуждены констатировать, что все они – калька с курсов экологической физиологии, только название курса «Экологическая физиология» зачем-то заменено на «Физиологическая экология». Это печально, что до сих пор даже сами биологи не распознали важность физиологической экологии как самостоятельного, перспективного научного направления, самостоятельной науки.

С удовлетворением хочется отметить, что только теперь, работая над этой статьей и познакомившись внимательно с публикациями И. Д. Стрельникова не «вразброс», как раньше, а «отдельным, целым пакетом», мы поняли, что самостоятельно, автономно, на основе собственных научных исследований термобиологии рептилий, пришли к изучению именно физиологической экологии, родоначальником которой, по нашему мнению, безусловно должен считаться Иван Дмитриевич Стрельников. К этому же направлению своим путем пришел и профессор Андрей Викторович Коросов, проделавший замечательную работу по анализу различных сторон жизни обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) в специфических северных условиях. Частью его работы было изучение механизмов формирования разных сторон экологии этой змеи, проведенное как в природных, так и в лабораторных условиях с привлечением специальных экспериментов (Коросов, 2008, 2010 и др.).

16. *Прикладные аспекты экологических исследований И. Д. Стрельникова.*

Особо хочется отметить значение работ Ивана Дмитриевича Стрельникова в прикладных областях. Прежде всего это касалось противодействия вредителям в сельском хозяйстве (насекомых, грызунов).

На насекомых его работы выявляли механизмы связи поведенческих и физиологических аспектов жизнедеятельности этих животных с динамикой климатических факторов среды, что дало возможность не только предвидеть сроки и динамику массового размножения, нагула, лёта, массовых всплесков численности, миграции и гибели отдельных видов насекомых, но также разрабатывать эффективные меры борьбы с ними, используя для воздействия на них наиболее чувствительные, восприимчивые и удобные для этого периоды. Именно поэтому Иван Дмитриевич использовал в качестве объектов изучения наиболее опасных сельскохозяйственных вредителей – совку-гамму (*Autographa gamma*), хлопковую совку (*Helicoverpa armigera*), лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) и другие виды. А по специальному обращению ВИЗРа он проделал большую исследовательскую работу с одним из наиболее вредоносных насекомых – перелетной саранчой (*Locusta migratoria*).

«…Солнечная радиация является главнейшим из факторов, определяющих поведение саранчи, ее вертикальные миграции на растительности и странствования. Знание действия фактора оказалось важным при выработке практических мероприятий по борьбе с саранчой, когда необходимо знать время суток, условия и способы применения средств борьбы» (Стрельников, 1934; с. 316).

Также очень важным были и исследования И. Д. Стрельникова, касающиеся грызунов – сельскохозяйственных вредителей. Основным объектом его изучения среди мышевидных грызунов была в первую очередь обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*). О назначении исследований грызунов И. Д. Стрельников писал: «Основной задачей наших исследований является изучение роли климатических и микроклиматических факторов в явлениях гибели грызунов и их размножения» (Стрельников, 1940; с. 276)

Исследования И. Д. Стрельникова показали очень много нового, интересного и важного. Он исследовал динамику температуры тела полевок в разных условиях: в норах и на поверхности, при различных температурах и относительной влажности воздуха, при разной скорости ветра, напряжении солнечной радиации, в разных условиях увлажнения почвы в норах, на разных стадиях онтогенетического развития и

т. п.

И. Д. Стрельников показал, что, оказывается («оказывается» для 1933 г), новорожденные полевки вообще практически не в состоянии поддерживать температуру своего тела. Температура у них часто соответствует температуре в норе и повышается только при соприкосновении с матерью. У молодых и даже взрослых полевок температура тела сильно колеблется: «…температура тела мышевидных грызунов в природных условиях подвергается значительным колебаниям – от 23 до 42.4º. Это показывает, что температура тела грызунов не является постоянной, а подвержена большим изменениям под влиянием экологических факторов» (Стрельников, 1940; с. 285). Поэтому молодых полевок Иван Дмитриевич называл животными пойкилотермными.

Когда мать малышей оставляет их, чтобы поесть или по каким-то другим надобностям, температура тела мышат может сильно упасть, иногда до температуры тела около их биологического нуля[12] или даже ниже. Биологическим нулем для первых дней жизни полевок И. Д. Стрельников определил температуру тела около 9–10º. При температуре ниже биологического нуля молодые полевки впадают в состояние анабиоза. Температура тела при этом равна температуре среды. «Длительность пребывания молодых животных при биологическом нуле с возрастом постепенно уменьшается» (Стрельников, 1940; с. 278). В это время молоденькие полевки способны выдерживать сильное понижение и повышение температуры тела: «Молодые полевки, параллельно с их стойкостью по отношению к низким температурам, обладают стойкостью и по отношению к высоким температурам» (Стрельников, 1940; с. 278). «Стойкость к высоким и низким температурам параллельна амплитуде возможных колебаний температуры тела» (Стрельников, 1940; с. 278). У новорожденных колебания температуры тела возможны в пределах 4–48.7º.

При большой влажности (сырости) материала нор шкурка грызунов намокает, и это кардинально увеличивает их теплоотдачу, способствует мощному охлаждению.

«В сырых влажных гнездах при непосредственном соприкосновении полевок с материалом гнезда, теплоотдача настолько увеличивается, что наступает понижение температуры тела» (Стрельников, 1940; с. 284).

«В более влажных гнездах полевки чаще всего имели пониженную температуру тела с колебаниями от 27 до 32–33º… В более сухих гнездах температура тела полевок в период моих определений колебалась от 33 до 38º» (Стрельников, 1940; с. 285).

«Охлаждение животных под действием климатических и микроклиматических факторов может привести к отказу животных от пищи, что при переходе известного предела сделает невозможным восстановление теплообразования даже при наличии пищи» (Стрельников, 1940; с. 284).

«В природных условиях явления переохлаждения организма возникают после смачивания грызунов дождями; в увлажненной земле и влажном гнезде грызуны долго не высыхают и в течение продолжительного времени остаются с пониженной температурой тела. Такое состояние вызывает нарушение нормального хода всех физиологических процессов и может привести грызунов к гибели» (Стрельников, 1940; с. 284).

Однако и повышение температуры в норе также может пагубно сказываться на биологии грызунов: высокие температуры тела в условиях эксперимента приводят к дегенерации семенников у мышей (Stive H., 1923).

«Экология грызунов, их поведение могут быть поняты, исходя из вышеуказанных особенностей организации и физиологии. Среди всяких возможных экологических условий грызуны смогут жить лишь в таких условиях, когда они подвержены наименьшим колебаниям температуры тела. При изменении условий грызуны либо погибают, либо должны искать новые места, должны приспособиться так, чтобы быть в состоянии поддерживать постоянство температуры своего тела» (Стрельников, 1933; с. 75).

«Громадное влияние климатических и микроклиматических условий на тепловой обмен и процессы размножения грызунов» (Стрельников, 1940; с. 269).

«Введенный мною метод анализа экологических, климатических и микроклиматических факторов и условий питания и морфофизиологический анализ свойств организма в данных условиях (температура тела, вес, возраст, пол, состояние полового цикла – овогенеза у самок и сперматогенеза у самцов, вес семенников, беременность, число эмбрионов, лактация, состав популяций по возрасту и полу) позволяют установить связь между условиями среды и явлениями размножения» (Стрельников, 1940; с. 286).

«Массовая гибель мышевидных грызунов при резких нарушениях теплообмена под действием климатических и микроклиматических факторов» (Стрельников, 1940; с. 289).

«Причиной гибели грызунов очень часто является нарушение теплового баланса под влиянием большой влажности, смачивания, особенно в сочетании с низкими температурами» (Стрельников, 1940; с. 291).

«Теплообмен является главным, ведущим процессом, характеризующим отношение организма птиц и млекопитающих к среде. Изучение теплообмена должно стать основной задачей при изучении экологии видов гомойотермных животных… Мы исходим из основной предпосылки, что теплообмен протекает нормально в оптимальных для животных условиях, когда течение физиологических процессов благоприятно для поддержания жизни и размножения. Нарушение теплообмена либо при недостаточной теплопродукции, либо при ненормально большой теплоотдаче приводит к понижению энергии организма и замедляет размножение. Резкие нарушения теплообмена у большого числа особей и на большой территории могут привести к массовой гибели грызунов» (Стрельников, 1940; с. 276–277).

«В соответствии с морфофизиологическими свойствами и ходом теплообмена грызунов находится их распределение по биотопам и географическое распространение» (Стрельников, 1940; с. 293).

«Миграции грызунов также могут быть следствием нарушения теплообмена. При резком похолодании, при снижении температуры воздуха, в особенности в связи со смачиванием почвы и гнезда, грызуны начинают переселяться в поисках мест, более благоприятных для теплообмена, в копны, стога, амбары и пр. В случае перегревания полевки также мигрируют в места, где меньше опасность перегревания – копны, сады и пр.» (Стрельников, 1940; с. 294).

Таким образом, исследования биологии насекомых, грызунов, проводимые в соответствие с физиолого-экологическими приемами, разработанными и опробованными И. Д. Стрельниковым, открывают гигантские перспективы, позволяющие точными, количественными методами, на основе знания климатических и микроклиматических характеристик среды, известных физиологических и поведенческих характеристик животных, предсказывать структуру их активности, время течение жизненных форм и фаз развития, массовые размножения, массовую гибель, массовые миграции, смену биотопов и т. п. А это, в свою очередь, позволит разрабатывать на научной основе методы борьбы с этими сельскохозяйственными вредителями.

«Наблюдательная экология собирает очень ценный материал. Но такой материал еще не создает научных обобщений, приобретающих характер закономерностей. Только тогда, когда путем тщательного анализа установлены взаимодействия между экологическими факторами и реакциями организма на эти факторы, когда установлены закономерности в связях и течении процессов, только тогда получается материал для создания экологии как науки. Для анализа наблюдаемых явлений необходимо применять экспериментально-экологические методы» (Стрельников, 1933; с. 72).

Однако при должном развитии этого направления исследования, этой науки прикладное значение могло бы оказаться намного шире, чем сейчас.

«…Разрешая в новом свете ряд основных проблем теоретической биологии, экология становится основой прикладного применения зоологии в борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства, в охотничьем хозяйстве и звероводстве, в

животноводстве, рыбоводстве и рыболовстве…» (Стрельников, 1934; с. 313).

В данной цитате слово «экология» используется И. Д. Стрельниковым в качестве описания его направления исследований, то есть имеются в виду его экспериментальная экология и физиологическая экология.

И это истинная правда. Используя в наших работах физиолого-экологические методы исследований на рептилиях, мы показали, как такие исследования приносят кроме чисто теоретических еще и практические плоды. Так, нам удалось выделить у разных видов пресмыкающихся комплекс неизменных, видоспецифичных, физиологических, поведенческих и прочих характеристик, которые мы объединили в физиолого-экологическую матрицу вида – ФЭМ (Черлин, 2014). Практическое применение ФЭМ может быть связано с тем, что появилась возможность а) «просчитывать» перспективы сохранения и расселения естественных популяций редких, исчезающих и других видов рептилий, б) определять научно обоснованный комплекс условий, необходимый для коренного улучшения содержания и разведения рептилий в неволе в зоопарках и для других общественных, образовательных, воспитательных, экспозиционных, коммерческих и др. нужд, для создания на научной основе искусственных популяций редких и исчезающих, коммерчески ценных видов и т. п. Такой подход дает возможность применить полученные результаты при разработке мер охраны и сохранения видов рептилий, находящихся в угрожаемом состоянии. Это же дает возможность существенно улучшить научную, техническую и технологическую базу при содержании рептилий в неволе для различных целей: при создании питомников ядовитых змей, редких и исчезающих видов, для экспозиционных, просветительских и коммерческих целей.

Возможно, что дальнейшие физиолого-экологические исследования позволят применить полученные материалы в хозяйственных, природоохранных и других целях и на других группах животных (например, на земноводных, рыбах и др.).

Здесь наиболее важно то, что открытый Иваном Дмитриевичем Стрельниковым методический подход к исследованиям биологии животных сулит еще много важных, интересных и полезных плодов.

***

Заканчивая раздел об экологических исследованиях Ивана Дмитриевича Стрельникова, хочется привести три цитаты.

В официальном сообщении непременного секретаря Академии наук от 31/XII-1935 г. за № 62-3323 о присуждении ему степени доктора зоологии без защиты диссертации в качестве обоснования написано следующее: «…за выдающиеся научные труды в области экологии и сравнительной физиологии разнообразных типов животного мира, имеющие большое теоретическое и прикладное значение» (Стрельникова и др., 2017; с. 91).

В отзыве академика Алексея Алексеевича Ухтомского на научные работы И. Д. Стрельникова читаем: «Я полагаю, что, опираясь на одни лишь эколого-физиологические достижения Стрельникова, было бы правомочно и целесообразно применить к нему правительственную доктрину о присуждении ученой степени доктора биологических наук без защиты специальной диссертации на основании совокупности его научных работ» (Стрельникова и др., 2017; с. 92).

А в отзыве старшего зоолога АН, профессора Николая Яковлевича Кузнецова написано: «Считая, что столь значительная сумма работ И. Д. Стрельникова и достигнутые им в них результаты выдвигают И. Д., прежде всего, как эколога на одно из первых мест в Союзе, я беру на себя смелость выставить перед Советом ЗИН предложение о присуждении ему степени доктора зоологии honoris causa – без защиты диссертации» (Стрельникова и др., 2017; с. 95).

ИЗУЧЕНИЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ

Кроме работ по экологии, Иван Дмитриевич Стрельников провел гигантскую

(другие эпитеты здесь просто неуместны) анатомо-физиологическую исследовательскую работу по изучению аллометрических закономерностей между величиной (весом) тела, величиной мозга и отдельных его частей, различных органов, интенсивностью разных функций (частотой сердечных сокращений, уровнем метаболизма, теплопродукции и др.), числом видов в родах и семействах, образом жизни и поведения животных. Исследования были проведены на большом числе рыб, амфибий и рептилий, на представителях практически всех семейств млекопитающих и птиц, огромного числа родов и видов, не только на позвоночных, но и на беспозвоночных животных. Для обобщений были привлечены и собственные данные, и все доступные в литературе материалы на этот счет. Объем работы просто ошеломляющий! Его результаты сведены в монографии (Стрельников, 1970а) и в ряде статей (Стрельников, 1953, 1955, 1956, 1958, 1959а, б, 1961, 1962, 1963, 1964а, б, 1966, 1967, 1968, 1970б, 1973, 1977; Стрельников и др., 1954, 1957, 1970; Дружелюбова и др., 1960).

Выполненная И. Д. Стрельниковым анатомо-физиологическая работа выявила целый ряд важных общих закономерностей. Она представляет огромный научный интерес и дает возможность анализировать материал для решения многочисленных биологических задач и проблем.

В целом анализ зависимостей между величиной тела, величиной мозга и энергией жизнедеятельности (двигательной активностью и другими функциями – пульсом, нервными реакциями, энергией обменных процессов и др.) показал следующие закономерности: с уменьшением массы тела все эти показатели увеличиваются и соответственно увеличивается число родов и видов в семействах. Таким образом, родов и видов как в пределах класса, так и в пределах отрядов тем больше, чем меньше величина тела и чем больше энергия физиологических процессов, и наоборот, с увеличением массы тела относительный вес мозга уменьшается и одновременно уменьшается число родов и видов. Интересно, что эти закономерности универсальны, они проявляются параллельно практически во всех группах беспозвоночных и позвоночных животных.

«…Этот метод сопоставляет не абсолютные величины функций, а соотношения внутри каждой функции в ряду животных многих видов разного веса тела и в различных функциях организмов многих видов одинакового веса» (Стрельников, 1973; с. 319).

Иван Дмитриевич анализирует и определенные качественные особенности этих закономерностей. Так, в связи с увеличением размеров тела позвоночных значительно усиливается нагрузка на опорно-двигательный аппарат, изменяется функциональная нагрузка на другие органы, и поэтому изменяется их «удельный вес» в организме в целом.

«В эволюции отрядов млекопитающих, в связи с увеличением размеров (веса) в филогенетических ветвях, происходит перестройка не только соотношений веса органов движения и внутренних органов, но и их анатомического и гистологического строения» (Стрельников, 1973; с. 330).

Кроме того, серьезное значение Иван Дмитриевич уделял функциональному значению мозга в разных условиях существования и, в соответствии с этим – его относительному весу, степени развития и относительным размерам отдельных его частей в связи с их функциональной нагрузкой у животных с определенным типом поведения в среде и сложностью нервной деятельности. У животных с преимущественным восприятием зрительной информации наиболее развиты те части мозга, которые ответственны за это; то же относится к обонянию, запахам. Активное использование многомерности среды обитания и сложности передвижения в ней способствует, прежде всего, развитию и увеличению размеров мозжечка и т. д.

«Величина мозга взаимосвязана в своем развитии не только с весом тела, но и со сложностью двигательной активности и поведения (высшей нервной деятельности)» (Стрельников, 1973; с. 325).

«В географическом распространении животных немалое значение имеют

морфологические и физиологические особенности нервной системы. Энергия обмена веществ, определяемая величиной теплопродукции, находится во взаимосвязи с величиной мозга по отношению к величине тела (по исследованиям на грызунах и некоторых птицах). Величина же и особенности строения мозга обусловливаются образом жизни животных в разных географических условиях. Например, лазающий образ жизни некоторых лесных птиц и млекопитающих, с двигательной активностью в трех измерениях пространства, связан с относительно большей, чем у близко родственных видов, величиной и сложностью строения мозга, а также со сложностью проявлений высшей нервной деятельности» (Стрельников, 1957б; с. 139).

«На основе установленных закономерностей соотношений свойств и функций с весом тела (Стрельников, 1970, 1970а) можно определять по весу тела свойства и функции, а по функциям и по весу мозга – величину (вес) тела. У млекопитающих по весу тела можно по линиям средних величин на рисунках с приблизительной точностью определить: а) вес мозга животных некоторых отрядов…; б) вес мозга в процентах от веса тела и теплопродукцию в калориях…; в) соотношение веса мозга с весом тела в онтогенезе представителей разных отрядов…; г) густоту нейронов в коре мозга, мозговое кровообращение и потребление кислорода мозгом в различные годы жизни человека…; д) пульсацию сердца в минуту…; е) число родов и видов в весовых группах сумчатых…; ж) вес мозга и число родов и видов насекомоядных…; з) то же у рукокрылых…; и) вес в миллиграммах мозга… мозжечка… глаз… и обонятельных долей мозга… у некоторых видов грызунов; к) взаимосвязь веса тела, мозга и числа родов и видов в отряде грызунов…; л) вес мозга в онтогенезе некоторых ластоногих и наземных хищных…; м) соотношение веса мозга и числа родов и видов отряда хищных…; н) отношение высших центров мозга (неопаллиум, обонятельные доли, мозжечок) к стволу мозга у приматов…, у грызунов, хищных и парнопалых… и разных отрядов млекопитающих…; о) соотношение величины мозга и тела с числом родов и видов млекопитающих…» (Стрельников, 1973; с. 317–318).

С этой точки зрения Иван Дмитриевич проанализировал почти все семейства млекопитающих и птиц, а также рыб, амфибий и рептилий. Принципиальный подход к такому типу анализа довольно интересен. Только, по нашему мнению, здесь произошла некоторая «смена логической последовательности». Дело в том, что объективно и достоверно оценить степень сложности среды обитания и передвижения в ней практически невозможно. Ее практически невозможно выразить в каких-то цифрах или формулах, как это любил делать сам Иван Дмитриевич. Нам кажется, что эта оценка оказывается слишком субъективной, и большое влияние на нее оказывает как раз заведомо известный конечный результат – уже известная разница в относительных размерах мозга. Ученый не может предсказать, что в данных условиях среды обитания мозг животного должен быть сравнительно большим. Он только объясняет, почему в данных условиях мозг животного больше, чем в других условиях. Это, конечно, хорошо, что такое объяснение находится, но субъективизм такого подхода, увы, слишком велик.

Чрезвычайно интересно то, что И. Д. Стрельников свел в своих публикациях все результаты по разным группам животных и по весу их тела в таблицы. Полученные цифры относительных, расчетных показателей разместились в ячейках таблиц. В таблицах были и пустые ячейки, в которых могли оказаться группы животных, по каким-то причинам еще науке (зоологии или палеонтологии) неизвестные. Такая ситуация была похожа на периодическую систему Менделеева. И сам Стрельников назвал ее «периодической системой».

«Периодическая система распределения числа родов, видов и функций их представителей по весовым группам во всех отрядах млекопитающих… дает возможность по весу тела определить по вышеуказанным рисункам и таблицам теплопродукцию в калориях, частоту пульсации сердца как современных, так и вымерших животных, если удается воссоздать примерные размеры и вес их, как это сделано для динозавров (Colbert, 1962) и для птиц (Amadon, 1947). В перекрестке горизонтальных строк отрядов и вертикальных столбцов размерных групп находят

клетку, куда следует поместить живущего или ископаемого представителя отряда с соответственным весом тела; по вышеуказанным рисункам можно определить теплопродукцию в калориях, частоту сокращений сердца и относительный вес мозга в процентах от веса тела (Стрельников, 1970, с. 159–161).

«Периодическая система отражает зависимость свойств и функций представителей видов в разных отрядах животных и массы (веса) их тела» (Стрельников, 1973; с. 318).

«К тому, что начал Ж. Кювье и продолжил В. О. Ковалевский, – восстановление на основе закона корреляции по отдельным костям скелета целого животного, – мы можем добавить теперь возможность определить величину мозга и энергию основных физиологических процессов в организме: теплопродукцию и частоту пульсации сердца» (Стрельников, 1973; с. 317–318).

Так или иначе, со всеми своими безусловными достоинствами и некоторыми недостатками, но эти исследования представляют большой общебиологический интерес. В том числе и потому, что Иван Дмитриевич Стрельников проанализировал и рассмотрел результаты своих работ через призму эволюционного процесса.

Основной исходный посыл, который заключен в подходе Ивана Дмитриевича к проблемам эволюции (видообразования) в связи с выявленными им анатомо-физиологическими закономерностями, был следующим: «…Чем меньше размеры животных, тем больше относительная величина мозга и теплопродукции, тем больше связь со средой в различных географических условиях и тем больше вероятность воздействия среды на организмы, вероятность изменчивости животных и видообразования» (Стрельников, 1957б, с. 139).

Эту мысль он выразил в законе взаимосвязи видообразования животных с величиной (весом) тела, мозга и энергией физиологических процессов.

«**Видообразование животных есть функция величины (веса) тела и всего взаимосвязанного с весом комплекса анатомо-физиологических свойств и процессов, в том числе и генетических, как в настоящее время, так и геологической истории животного мира**[13]. Это обобщение ввиду своей всеобщности в мире животных, позвоночных и беспозвоночных может быть названо **законом взаимосвязи видообразования животных с величиной (весом) тела, мозга и энергией физиологических процессов**[12]» (Стрельников, 1973; с. 317).

«Видообразование, характеризуемое числом родов и видов в размерных группах, и взаимосвязанные с ним относительный вес мозга, теплопродукция в калориях, частота пульсации сердца, а у птиц – частота взмахов крыльями в полете эволюционируют у млекопитающих и птиц в связи и по отношению к увеличивающимся размерам (весу) тела по закону гиперболы…» (Стрельников, 1973; с. 330).

Работа И. Д. Стрельникова является первым опытом точного количественного анализа взаимосвязи морфологических и физиологических свойств животных с их видообразованием и в отечественной, и в мировой литературе.

«Стрельников приходит к наиболее полной и обоснованной формулировке закона взаимосвязи видообразования позвоночных с величиной (весом) их тела и мозга, а также с энергией их физиологических процессов. Наконец, дается формулировка соотношения между законом видообразования и законом эволюции. При этом обращено внимание на поразительный параллелизм линий, соединяющих показатели величины мозга, активности метаболизма (потребление кислорода, теплопродукция), двигательной активности и числа родов и видов в их соотношениях с величиной (весом) тела. Тем самым подчеркивается взаимообусловленность всех анатомо-физиологических особенностей организма позвоночных. Соответственно, обращается внимание на то, что видообразование в семействах и родах животных с малой величиной тела происходит быстрее и в этих семействах и родах насчитывается больше видов и подвидов» (Касьяненко, 1971).

Это сейчас для ученых, особенно молодых, многие положения, которые начал обстоятельно разрабатывать И. Д. Стрельников, кажутся «само собой разумеющимися», как это любят теперь называть – «интуитивно понятыми»,

естественными, как будто знание о них как-то само собой всегда существовало. Но не надо забывать о тех, кто своим **подвижническим** трудом (а в случае Стрельникова – это было действительно так!) добывал для нас эти базовые знания, на которых зиждутся наши современные биологические представления! Простота, «обычность» и естественность их выводов – не причина для нас пренебрегать ими и о них забывать. Это значит, что они, будучи первыми и начиная свои исследования практически с нуля, с самого начала замечали **суть** явлений, что является дополнительным поводом их глубоко уважать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, начав сбор материала об Иване Дмитриевиче Стрельникове, как одном из авторов первых русских статей по термобиологии рептилий, мы не предполагали, что откроем для себя ученого с таким широким кругом научных интересов, одаренного, энциклопедически образованного, с таким глубоким проникновением в суть жизненных процессов и так много сделавшего для развития биологической, экологической науки. Академик Алексей Алексеевич Ухтомский писал о нем: «Иван Дмитриевич Стрельников – человек крупного почина и дарования, а также серьезных достижений в области биологии, экологии и иммунологии» (Стрельникова и др., 2017; с. 91). Мы исполнились глубочайшим уважением к этому человеку. Когда начинаешь работать над материалом, касающимся таких людей, возникает какое-то мистическое ощущение, что наши души соприкасаются, и ты неожиданно начинаешь чувствовать, что ты ему лично глубоко обязан… Он сделал свою часть работы – явил пример бескорыстного, самоотверженного, преданного и в высшей степени заинтересованного служения науке. Он очень многое сделал в науке, продвинул ее на несколько шагов вперед, приоткрыл завесу тайны над важнейшими механизмами взаимосвязи между жизнью организмов и окружающей средой, над некоторыми важными принципами эволюционного процесса. А ты, соприкоснувшись с ним, теперь, в свою очередь, просто обязан сделать свою часть работы – донести память о нем и о его научных достижениях следующим поколениям! Поэтому еще раз вспомнить об этом очень одаренном и неординарном ученом и человеке мы посчитали своим долгом.

Нас, современных людей XXI века, история жизни этого замечательного человека поражает и вдохновляет. Из самых социальных низов, безо всяких, как теперь принято говорить, «социальных лифтов», на одном энтузиазме, любви и живом интересе к природе, преданности науке, благодаря не только неординарным способностям, но также мужеству, упорству и трудолюбию Иван Дмитриевич Стрельников, преодолевая трудности, препятствия и «сопротивление среды», поднялся до таких научных вершин, которые покорялись далеко не всем! В этом история его прихода в науку чем-то напомнила нам историю Михаила Васильевича Ломоносова.

Публикации Ивана Дмитриевича Стрельникова

1. Стрельников И.Д. Половой вопрос в семье и школе. // Народные вести. 1909 а. №№ 449-451. Симбирск. С. 10.
2. *Стрельников И.Д.,* Деятельность летней площадки для физических упражнений и руководства экскурсиями детей г.Симбирска. // Народные вести. Сентябрь. 1909 б. С. 6.
3. Стрельников И.Д. К вопросу о жизнеспособности сперматозоидов // Изв. Санкт-Петербургской Биологической Лаборатории. 1911. Т. 11. С. 160-178.
4. Стрельников И.Д. Об аутолизе семенных желез // Изв. Санкт-Петербургской Биологической Лаборатории. 1912 а. Т. 12. С. 88-98.
5. Метальников С, Стрельников И.Д. Об аутосперматоксинах и их происхождении // Известия СПб Биологической Лаборатории. 1912 б. Т. 12. С. 45-59.
6. Метальников С, Стрельников И.Д. О происхождении спермотоксинов // Известия Санкт-Петербургской Биологической Лаборатории. 1912 г. Т. 12. С. 3-28.
7. Metalnikov S., Strelnikov I.D. Sur l’origine des spermatoxines (Sep. – Abdr. aus der Zeitschrift für Immunitätsforschung und experimentelle Therpie. 1913. Bd. 17. Hf. 2. 186-208.
8. Стрельников И.Д. К вопросу об определении туберкулезных антител с помощью туберкулина А.Безредки // Изв. С.-Петербургской Биологической Лаборатории.

1913. Т. 13. С. 91-95.
9. Стрельников И.Д. О термитах Южной Америки. Из Парагвая, Matto Grosso (Бразилия) и Chiquitos (Боливия) // Известия Научного института им. П.Ф. Лесгафта. 1919-1920. Т. 1/18. С. 215-234.
10. Стрельников И.Д, Русская наука и ученые во время революции // Новая Россия. №2. Петроград. 1922. С. 117-124.
11. Стрельников И.Д. К познанию фауны Карского моря / Предварительный отчет о зоологических результатах Карской экспедиции 1921 г. // Изв. Петроградского научного института им. П.ФЛесгафта. 1923 а. Т. 6. С. 71-81.
12. Стрельников И.Д. Муравьи и растения. 1. Отношения между *Arteca muelleri* и *Cocropia adenops* // Изввестия научн. Института им. П.Ф.Лесгафта. 1923 б. Т. 7. С. 49-57.
13. Стрельников И.Д. О жизнеспособности яиц *Artemia salina* // Известия Научного Института им. П.Ф.Лесгафта. 1923 в. Т. 6.
14. Стрельников И.Д. К вопросу об адсорбции алкалоидов экстрактами из органов (по отношению к действию на сперматозоиды) // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1923 г. Т. 6. С. 155-160).
15. Стрельников И.Д. Нейтрализация спермотоксинов экстрактами из органов // Изв. Научн. ин-та им П.Ф.Лесгафта. 1923 д. Т. 6. С. 117-120.
16. Стрельников И.Д. Антиспермотоксины // Изв. Научн. Ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1924. Т. 8. С. 219-226.
17. Стрельников И.Д. Об иммунитете инфузорий // Изв. Научн. Ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1925. Т. 10. С. 65-70.
18. Strelnikov I.D. Les Kaa-iwuá du Paraguay // Atti del XXII. Congresso Internazionale degli Americanisti, Roma, 1926. 1926. Vol. II. P. 333–366.
19. Стрельников И.Д. Волны биосферы // Вестник знания. 1928. № 21-22. С. 1061-1066.
20. Strelnikov I.D. Mermis parasitism in *Pachycondyla striata* // Psyche. 1928 b. T. 35. 4. USA. Boston. P. 199-200.
21. Strelnikov I.D. The expedition of G.L.Langsdorf to Brasil in 1821-1829 // Proc. Of the twenty-third international congress of americanists. Held at New York, September 17-22, 1928. New York. 1928 c. P. 751-759.
22. Strelnikov I.D. L'adsorption des colorants bisaques par *Paramecium caudatum* // Comp. rend. seances Soc boil. 1929 a. T. 188. P. 1004-1006.
23. Strelnikov I.D. Les conditions ecologique d'existence de la faune de la mer de Kara // C.R.Academie des science de Paris. 1929 b. T. 188. 13. P. 931-933.
24. Strelnikov I.D. La faune de la mer de Kara et ses congitions ecologique // C.R.Academie des science de Paris. 1929 c. T. 188. No 15. P. 1317-1319.
25. Стрельников И.Д. Русская экспедиция в Бразилию академика Лангсдорфа (1821–1829) // Природа. 1929 d. № 1. С. 43–54.
26. Strelnikov I.D. La música y la danza de las tribus indias Kaa-iwua (guarani), Kaingang y Botokudo // Proceedings of the XXIIIth International Congress of Americanistes, held at New York, September 17–22, 1928. N.Y., 1930. P. 796–802.
27. Стрельников И.Д. Религиозные представления индейцев гуарани бассейна р. Верхняя Парана (Парагвай и Бразилия) // Сборник Музея антропологии и этнографии. 1930 а. Т. 9. С. 293–339.
28. Стрельников И.Д. К характеристике адаптивной организации черепа роющих змей // Изв. Научного института.им. П.Ф.Лесгафта. 1930 б. Т. С. 69-72.
29. Стрельников И.Д. П.П.Сушкин (1868-1928). Некролог // Изв. Науч. Ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1930 в. Т. 16. Вып. 1.2. С. 5-9.
30. Strelnikov I.D. The Expedition of G.I. Langsdorf to Brazil in 1821–1829 // Proceedings of the XXIIIth International Congress of Americanistes, held at New York, September 17–22, 1928. 1930 г. N.Y. P. 751–759.
31. Strelnikov I.D. Influence des radiations solaires sur la température du corps des insects // C. R. Acad. des Sciences de Paris. 1931. T. 192. No 21. P. 1008-1010.
32. Стрельников И.Д. Солнечная радиация как фактор в экологии саранчи // Сборник ВИЗРа. 1932 а. №4. 54-58.
33. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и ветра на температуру тела и

поведение личинок саранчи Locusta migratoria L. // Сб. ВИЗРа. 1932 б. № 4. С. 76-81.
34. Стрельников И.Д. Изучение микроклимата в норах грызунов // Сб. ВВИЗР. 1932 в. № 4. С. 109-113.
35. Стрельников И.Д. Движение и организация животных // В кн. Конспекты учебн. дисциплин Ин-та физкультуры им. Лесгафта. 1933 а. Т. 1. С. 188-203.
36. Стрельников И.Д. Животный мир СССР. Зоогеографический очерк. При участии Л.К.Лозина-Лозинского / Жизнь животных. Кн. 12. 1933 б. Л.: Обл. Изд-во. 112 с.
37. Стрельников И.Д. Физиологические основы экологии грызунов. // Сб. ВИЗРа. 1933 в. №. 7. С. 72-76.
38. Стрельников И.Д., Штейнберг Д. Брачный лет лугового мотылька // Сб. ВИЗРа. 1933. № 7. С. 57-61.
39. Стрельников И.Д. Свет как фактор в экологии животных. Статья первая. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных (к экологии животных пустыни Кара-Кумы) // Известия Научного института имени П.Ф.Лесгафта. 1934. Т. 17-18. С. 313-372.
40. Стрельников И.Д. К вопросу о продукции теплоты насекомых при движении и под действием солнечной радиации. // Изв. Науч. ин-та им. П.Ф.Лесгафта. 1935 а. Т. 19. Вып. 1. С. 243-255.
41. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и микроклимата на температуру тела и поведение личинок азиатской саранчи *Locusta migratoria* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1935 б. Т. 2. № 4. С. 637-734.
42. Стрельников И.Д. Солнечная радиация и микроклимат в экологии лугового мотылька // Изв. Научн. Ин-та им. Лесгафта. 1935 в. Т. 19. № 1. С. 1-76.
43. Стрельников И.Д. Перелеты лугового мотылька // Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта. 1935 г. Т. 19. № 1. С. 77-120.
44. Стрельников И.Д. О продукции тепла насекомыми под влиянием движений и под действием солнечной радиации. Изв. Научн. ин-та им. П.Ф. Лесгафта, 1935 д. Т. 19. № 1. С. 243-255.
45. Стрельников И.Д., Коников А.С. Питание гусениц лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) в природных условиях // Защита растений. 1935. № 2. С. 107-110.
46. Стрельников И.Д. Водный обмен и диапауза у лугового мотылька // ДАН СССР. 1936 а. Т. 1. № 6. С. 257-260.
47. Стрельников И.Д. Поведение животных во время солнечного затмения (К наблюдениям 19 июня 1936 г. в СССР) // Природа. 1936 б. № 4. С. 54-66.
48. Strelnikov I.D. Wasserumbsatz und diapause bei *Loxostege sticticalis* // Comptes Rendus (Doklady) de L'Academie des Sciences de l'USSR. 1936. Vol. 1. No. 6. P. 267-271.
49. Стрельников И.Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых. // Зоол. журн. 1940 а. Т. 19. № 3. С. 387-399.
50. Стрельников И.Д. Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов (К вопросу о факторах массового размножения и массовой гибели мышевидных грызунов) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940 б. № 2. С. 276-298.
51. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных насекомых // Зоол. ж. 1940 в. Т. 19. № 2. С. 218-237.
52. Стрельников И.Д. Значение теплопродукции при движении и под действием солнечной радиации в экологии дневных высокогорных насекомых // Зоол. ж. 1940 г. Т. 19. № 3. С. 387-406.
53. Стрельников И.Д. Теплопродукция при движении, ее значение в экологии ночных бабочек // Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта. 1940 д. Т. 23. С. 293-338.
54. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации и голодания на пульсацию сердца гусениц совки-гаммы (*Phytometra gamma*) // Труды Зоологического Института АН СССР. 1940 е. Т. 6. № 1/2. С. 266-288.
55. Стрельников И.Д. Избирательная способность хлопковой совки в питании и яйцекладке в связи с физиологией органов чувств // Сб. «Научная сессия» Лен. с/х ин-та. 1940 ж. С. 91-94.
56. Стрельников И.Д. Тепловой обмен у животных и его значение в зоотехнии (Значение поглощения солнечной радиацией и излучения организмом) // В кн.:

Научн.-производ. Конференция Молотовского и Ленинградского с-х институтов. 1943. Молотов. 2 с.
57. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации в экологии высокогорных рептилий // Зоол. ж. 1944. Т. 23. № 5. С. 250-256.
58. Стрельников И.Д. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых литоральных животных // ДАН АН СССР. 1945. Т. 47. № 8. С. 626-628.
59. Strelnikov I.D. Effect of radiation upon body temperature of certain littoral animals // Comptes Redus (Doklady) de l'Academie de l'USSR. 1945. Vol. 47. No 8. P. 602-604.
60. Стрельников И.Д. Воспоминания о П.Ф.Лесгафте (1906-1909). // В кн.: Памяти П.Ф.Лесгафта. 1947. М. С. 53-64.
61. Стрельников И.Д. Значение солнечной радиации и взаимодействия физико-географических факторов в экологии животных различных ландшафтов (К вопросу о значении физической географии в экологии животных) // Проблемы физ. географии. 1948. № 13. С. 145-155.
62. Стрельников И.Д. Температура тела медоносной пчелы // Пчеловодство. 1949. № 10. 4 с.
63. Стрельников И.Д. Значение гнезда в тепловом режиме грызунов // Тезисы докладов. Ч 2. 1950. Киев. С. 97-101.
64. Стрельников И.Д. Эволюция теплокровности в связи с условиями среды /К вопросу о физиологических основах экологии/ В кн.: Вторая экологическая конференция по проблеме: Массовые размножения животных и их прогнозы. Тезисы докладов. Ч. 2. Киев. 1950 б. С. 93-97.
65. Стрельников И.Д. Тепловые условия в экологии животных // Естественно-научный институт им. П.Ф.Лесгафта Академии педагогических наук РСФСР. Тезисы докладов. 1950 в. С. 27-29.
66. Стрельников И.Д. О соотношении величины мозга и теплопродукции у грызунов // ДАН СССР. 1953. Т. 88. № 2. С. 377-380.
67. Стрельников И.Д., Сегаль А.Н., Скворцова Т.А. Влияние света на газообмен и двигательную активность птиц в связи с величиной мозга и глаз // В кн.: Третья экологическая конференция. Ч. 4. 1954. Киев. С. 329-331.
68. Стрельников И.Д. Лесгафт П.Ф. (1837-1909). Большая Советская энциклопедия. 1954. Т. 24. С. 407.
69. Стрельников И.Д. Микроклимат нор и гнезд грызунов // Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. 1955 а. № 9. С. 140-166.
70. Стрельников И.Д. О значении взаимосвязи величины и строения мозга с величиной тела и образом жизни в эволюции животных // Тез. и реф. докл. Совещ. по вопр. эволюцион. физиол. нервной системы 7-10 марта 1955. 1955 б. Л. С.35.
71. Стрельников И.Д. О значении взаимосвязи величины и строения мозга с величиной тела и образом жизни в эволюции животных // Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тез. и реф. докл. 1956. Л.: Изд. Инст. Эксперим. Медиц. АМН СССР. С. 150-152.
72. Стрельников И.Д. Задачи экологической физиологии насекомых // В кн.: Третье совещание Всесоюзного энтомологического общества. Тезисы докладов. 1957 а. М.-Л. С. 66-68.
73. Стрельников И.Д. О физиологических основах географии наземно-воздушных животных. // В кн.: Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши. 1957 б. С. 138-139.
74. Стрельников И.Д., Сегаль А.Н., Скворцова Т.А. Влияние света на газообмен и двигательную активность птиц в связи с величиной и некоторыми особенностями строения мозга и глаз // Вопросы экологии (Киевский университет). 1957. Т.2. С. 262-268.
75. Стрельников И.Д. Экологическая терморегуляция у некоторых наземных беспозвоночных (насекомых) и позвоночных (рептилии и млекопитающие) // В кн.: Совещ. по экол. физиологии. Тез. Докл. 1958 а. М.-Л. Изд АН СССР. Вып. 1. С. 61-63.
76. Стрельников И.Д. О взаимосвязи величины, строения мозга и метаболизма (потребления кислорода и теплопродукции) у теплокровных животных в связи с величиной тела и образом жизни. // Тезисы докладов 7-го Всесоюзного съезда

анатомов, гистологов и эмбриологов в Киеве 2-9 июля 1958 года. 1958 б. Харьков. С 240-241.
77. Стрельников И.Д. О терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий // Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. 1959 а. М.: Гос. научно-техническое изд-во литературы по геологии и охране недр. С. 129-143.
78. Стрельников И.Д. О значении величины тела в их строении, физиологии и в отношении к среде // В кн.: Тезисы докладов 4 съезда Всесоюзного энтомологического общества. 1. 1959 б. М.-Л. С. 169-170.
79. Стрельников И.Д. Значние величины тела птиц в их морфологии, физиологии и экологии // В кн.: Тезисы докладов Второй Всесоюзной орнитологической конференции. 1959 в. М. С. 26-28.
80. Дружелюбова Т.С., Гейспиц К.А., Стрельников И.Д., О соотношении величины мозга и газообмена в онтогенезе некоторых насекомых // Casopis Ceskoslovenske spolegnosti entomologike (Acta Societatis entomologicae Cechosloveniae). 1960. . 7. No. 4. P. 343-347.
81. Стрельников И.Д. О взаимосвязи величины, строения мозга и метаболизма (потребление кислорода и теплопродукции) у теплокровных животных в связи с величиной тела и образом жизни // В кн.: Труды VI Всесоюзного съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Т. 1. Харьков. 1961. С. 489-490.
82. Стрельников И.Д. Значение нервной системы в экологии животных // В кн.: Вопросы экологии. Ч. 4. 1962 а. Киев. С. 77-79.
83. Стрельников И.Д. Памяти Е.В.Аликиной (1919-1961) // Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. 1962 б. Т. 87. С. 130-133.
84. Стрельников И.Д. О сложных формах поведения птиц и млекопитающих в соотношении с разными размерами и строением их мозга и величинами метаболизма // В кн.: Физиологические основы сложных форм поведения. Рефераты докладов. 1963. М.-Л. С. 32-33.
85. Стрельников И.Д. О взаимосвязи величины тела позвоночных животных с их физиологией и экологией. // Тр. VII сессии Всесоюзн. палеонтологич. общ-ва. 1964 а. М.: Недра. С. 128-142.
86. Стрельников И.Д. О значении соотношений величины мозга и тела у земноводных и пресмыкающихся. // Вопросы герпетологии. 1964 б. Л. С. 65-66.
87. Стрельников И.Д. Животные тропического леса // Детская энциклопедия. Растения и животные. 2-е изд. 1965 а. М.: Просвещение. С. 291-300.
88. Стрельников И.Д. Значение П.Ф. Лесгафта в развитии биологии и биологических основ физического воспитания и образования в России и Советском Союзе. // Учен. зап. ГДОИФК им. П. Ф. Лесгафта. 1965 б. Вып. 10. С. 19-55.
89. Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования птиц. Значение взаимосвязи величины тела, мозга, потребления кислорода, теплопродукции и двигательной активности в видообразовании птиц // Зоол. ж. 1966 а. Т. 45. № 9. С. 1336-1354.
90. Стрельников И.Д. Из истории палеонтологии в России // В кн.: Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука. 1966 б. С. 7-13.
91. Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования птиц. (Значение взаимосвязи величины тела, мозга, потребления кислорода, теплопродукции и двигательной активности в видообразовании птиц) // Зоол. ж. 1966. Т. 45. №9. С. 1336-1354.
92. Крышталь А.Ф., Стрельников И.Д. Памяти Владимира Николаевича Щеголева (1890-1966) // Вестник зоологии. 1967. № 3. С. 1-13.
93. Стрельников И,Д. Анатомо-физиологические основы видообразования пресмыкающихся. Вестник зоологии. 1968 а. № 1. С. 3-13.
94. Стрельников И.Д. Памяти Сергея Ивановича Малышева (1884-1967) // Энтомологическое обозрение. 1968 б. Т. 47. № 3. С. 688-693.
95. Стрельников И.Д., Геккер Ф. Истоки идей В.О.Ковалевского и других русских исследователей по эволюционной палеонтологии. 1968. М.: Наука. С. 84-91.
96. Strelnikov I.D., Hecker R.F. Origin of the ideas of W.O.Kovalevsky and their influence on

Russian paleontologists // Abstracts of the papers presented at the Session of the International paleontological union. Prague, Czechoslovakia, August 20-27, 1968. 1968 a. P. 67-68.
97. Strelnikov I.D., Hecker R.F. Wladimir Kovaleasky's source of ideas and their importance for his work and for Russian evolutionary paleontology // Lethaia. An international journal of paleontology and stratigraphy. 1968 b. Vol. 1. No 3. Unoversitetsfooaget. Oslo. P. 219-229.
98. Стрельников И,Д. Памяти Льва Евгеньевича Аренса (1890-1967) // Энтомологическое обозрение. 1969. Т. 48. № 1. С. 223-226.
99. Стрельников И,Д. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных. 1970 а. Л.: Наука. 368 с.
.00. Стрельников И.Д. Закон взаимосвязи видообразования животных с величиной их тела, мозга и энергией физиологических процессов // Зоол. ж. 1970 б. №. 4. М.: Наука. С. 534-559.
.01. Стрельников И.Д., Дружелюбова Т.С. О соотношении величины мозга и газообмена в онтогенезе некоторых насекомых // Casopis Ceskoslovenske spolecnosti entomologicke. 1970. Roc. 57. Cis. 4.
.02. Стрельников И.Д. Значение нервной системы и органов чувств в поведении и экологии хлопковой совки *Heliothis* (*Chlorodea*) *obsoleta* F. // Труды ВИЗР. 1971. Вып 32. С. 115-160.
.03. Стрельников И.Д. Закон взаимосвязи видообразования животных с величиной их тела, мозга и энергией физиологических процессов. Статья вторая. О возможности по одному из известных свойств и функций анатомо-физиологических взаимосвязей организма млекопитающих и птиц определять и предсказывать другие неизвестные // Зоол. ж. 1973. Т. 52. № 3. С. 317-331.
.04. Стрельников И.Д. О соотношении функций и веса органов с весом тела у современных млекопитающих и птиц в связи с увеличением размеров организма в филогенетических ветвях // В кн.: Жизнь на древних континентах ее становление и развитие. 1977. Л. С. 73-74.
.05. Стрельников И.Д. Учитель жизни. Живое слово науки (очерки об ученых лекторах). 1981. М.: Знание. С. 52-56.
.06. Стрельников И.Д. Воспоминания о Н.А.Морозове. Николай Александрович Морозов ученый-энциклопедист. 1982. М.: Наука. С. 213-214.

***

В заключение выражаем огромную благодарность Нине Ивановне Стрельниковой за помощь, за ценные советы в работе над этой статьей.

[1] Скорее всего, здесь идет речь о, в определенном смысле, классическом понимании экологии, о том, что Иван Дмитриевич наблюдал в природе вокруг себя.

[2] Речь идет о статье № 42 в списке работ И. Д. Стрельникова, приведенном в данной статье.

[3] Речь идет о статьях № 42–46 в списке работ И. Д. Стрельникова, приведенном в данной статье.

[4] Речь идет о статье № 38 в списке работ И. Д. Стрельникова, приведенном в данной статье.

[5] Выделение наше.

[6] Выделение наше.

[7] На самом деле были и более ранние издания книги, которую имеет в виду И. Д. Стрельников – Buxton, 1923, 1924, и позже.

[8] Николай Николаевич Калитин (1884–1949) – российский/советский ученый-физик, метеоролог, доктор физико-математических наук, профессор, основатель актинометрии в СССР, заслуженный деятель науки РСФСР.

[9] Нами сохранена грамматика оригинальной статьи.

[10] Жук закаспийская чернотелка.

[11] Термины «Терморегуляция» и «Регулирование температуры»

(«Thermoregulation» и «Temperature regulation») – синонимы (Glossary…, 2003; p. 101).

[12] Биологический нуль – показатель температуры, ниже которого активное развитие живого организма невозможно.

[13] Выделение наше.

Библиография

Бахметьев П. И. Температура насекомых // Научное обозрение. 1898. Т. 5. № 9. С. 1602–1611.

Большой энциклопедический словарь . М.: Большая Российская энциклопедия, 2000. 1456 с.

Зенякин Л. К вопросу о методике определения предпочитаемой температуры насекомых // Энтомологическое обозрение. 1917. Т. 29. № 3/1.

Касьяненко В. Г. И. Д. Стрельников. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных . 1971. URL: http://mail.izan.kiev.ua/vz-pdf/1971/5/VZ%201971-5-19-Kasiyanenko.pdf.

Кашкаров Д. Н., Коровин Е. П. Жизнь пустыни . М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.

Коросов А. В. Простая модель баскинга обыкновенной гадюки (*Vipera berus L.*) // Современная герпетология. 2008. Т. 8. Вып. 2. С. 118–136.

Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюки на Севере . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.

Либерман С. С., Покровская И. В. Материалы по экологии прыткой ящерицы // Зоологический журнал. 1943. Т. 22. № 2. С. 247–256.

Морев Б. Ю. Предпочитаемые температуры среды и поведение ящериц в пустыне // Температурная компенсация и поведенческий гомеостазис. Л.: Наука, 1980. С. 101–105.

Поспелов В. П. Физиологическая теория перелетов саранчи // Защита растений. 1926. Т. 2. № 7. С. 423–435.

Сахаров Н. Л. К изучению холодостойкости насекомых // Журнал опытной агрономии Юго-Востока. 1928. Т. 6. № 2. С. 95–115.

Сергеев А. М. Температура пресмыкающихся в естественных условиях // Доклады АН СССР. 1939. Т. XXII. № 1. С. 49–52.

Скориков А. С. Шмели Петроградской губернии // Фауна Петроградской губернии. 1922. Т. 2. № 11. С. 1–51.

Стрельникова Н. И., Стрельников С. И., Стрельников К. С. Иван Дмитриевич Стрельников (1887–1981). Путь в жизни и в науке . СПб.: ЛЕМА, 2017. 148 с.

Черлин В. А. Сложности и возможные ошибки при полевых исследованиях по термобиологии рептилий // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: Статьи по материалам докладов Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.) / Зоологический институт РАН. СПб., 2013. С. 32–39.

Черлин В. А. Рептилии: температура и экология . Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2014. 442 с.

Черлин В. А. Современный взгляд на термобиологию с позиции изучения рептилий // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 47–67.

Черлин В. А. Значение изменений интенсивности сопряженного и несопряженного дыхания митохондрий в эволюции позвоночных животных // Успехи современной биологии. 2017. Т. 137. № 5. С. 479–497.

Черлин В. А. Иван Дмитриевич Стрельников. Ч. 1. Удивительная жизнь // Принципы экологии. 2018. № 3. С. 103–148.

Черномордиков В. В. О температурных реакциях пресмыкающихся // Зоологический журнал. 1943. Т. XXII. Вып. 5. С. 274–279.

Черномордиков В. В. Суточный цикл активности некоторых пресмыкающихся // Доклады АН СССР. 1947. Т. 7. № 5. С. 505–508.

Щербак Н. Н. Ящурки Палеарктики . Киев: Наукова думка, 1974. 296 с.

Щербак Н. Н. Изучение отношения пресмыкающихся к температуре // Руководство

по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев, 1989. С. 124–128.

Bachmetiev P. I. Der kritische Punkt und die normale Ersaurrungtemperatur der Insecten // Insecten. Soc. Entomol. 1899. N. XIV. No 1.

Bachmetiev P. I. Experimentelle entomoloische Studien. I. Tempeeraturverhaltnisse der Insecten. Leipzig, 1901. Leipzig.

Bachmetiev P. I. Einfluss der fusseren Factoren auf Insecten. Sophia, 1907. Sophia.

Baldwin F. M. Body temperature changes in turtles and their physiological interpretations (*Chrysemys marginata belli*, C. Gray and *Chelydra serpentina*, Lin.) // Amer. Jour. Physiol. 1925a. No 72. P. 210–211.

Baldwin F. M. The relation of body to environmental temperatures in turtles *Chrysemys marginata belli* (Gray) and *Chelydra serpentina* (Lin.) // Biol. Bull. 1925b. No 48. P. 432–445.

Benedict F. G. The physiology of large reptiles, with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. Washington, D.C.: Carnegie Institution, 1932. No 425. 539 p.

Buxton P. A. Animal life in deserts: A study of the fauna in relation to environment. London: Edward Arnold and Co, 1923. 176 p.

Buxton P. A. Heat, moisture and animal life in deserts // Proc. Roy. Soc. 1924. B 96. P. 123–131.

Carpenter C. C. Body temperatures of three species of Thamnophis // Ecology. 1956. Vol. 37. No 4. P. 732–735.

Cherlin V. A. The activity statuses and their significance in physiological ecology of reptiles and other ectothermic animals // Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015a. P. 11–54.

Cherlin V. A. Why the complex of thermobiological characters is so and not another? // Some important aspects of thermal biology of reptiles. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2015b. P. 55–116.

Cowles R. B., Bogert C. M. Preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles // Bulletin of the American Museum of Natural History. 1944. Vol. 83. Article 5. P. 261–296.

Franz H. Untersuchungen über den Wärmebaushalt der Poikilothermen // Biolog. Zentralblatt. 1930. Bd. 50. S. 158–181.

Glossary of terms for thermal physiology. Third Edition revised by The Commission for Thermal Physiology of the International Union of Physiological Sciences (IUPS Thermal Commission) // Journal of Thermal Biology. 2003. No 28. P. 75–106.

Hall F. G. The vital limit of exsiccation of certain animals // Biol. Bull. 1922. Vol. 42. P. 31–51.

Herter K. Die Vorzungstemperaturen bel Landtieren. Naturwissenschaften, Berlin, 1941. Vol. 29. S. 155–164.

Krüger P., 1924a Biolog. Zentralbl., 49, 65-82 (цит. по Стрельников, 1934)

Krüger P., 1924b. Kern. Pflügers Arch., 202, 119-138 (цит. по Стрельников, 1934)

Krüger P. Uber die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen // Biol. Zbl. 1929. No 49. P. 65–82.

Richet Ch. La chaleur animale. F. Alcan, ed. Paris: Ancienne Librairie Germer Bailliere et Co. 1889. 307 p.

Stieve H. Untersuchungen uber die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkorper und Keimdrusen. // Mitt 2, Arch. Mikrosk. Anat. Entwicklungmech., 1923. Vol. 99. No 2. Pp. 390–560.

Valensiennes A. Observations faites pendat I’incubation d’une femelle du python a deux raies (*Python bivittatus*, Kuhl.) pendant les mois de mai et de juin 1841 // Comp. Rend., Acad. Sci. Paris. 1841. V. 13. P. 126-133.

Weese A. O. An experimental study of the reactions of the horned lizard, *Phrynosoma modestum* Gir., a reptile of the semi-arid desert // Biol. Bull. 1917. No 32. P. 98–116.

Weese A. O. Environmental reactions of *Phrynosoma* // Amer. Naturalist. 1919. No 53. P. 33–54.

Werner F. Beiträge zur Kenntniss der Reptilien von Istrien und Dalmatien.

Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 1891. V. 41. P. 751–768.

Woodbutu A. M., Hardy R. Studies of the desert tortoise *Gopherus agassizii* // Ecol. Monogr. 1948. No 18. P. 145–200.

IVAN DMITRIEVICH STRELNIKOV. PART 2. SCIENTIFIC ACTIVITIES

CHERLIN Vladimir Alexandrovich

PhD, Zoo of Saint-Petersburg (197198, Saint-Petersburg, Aleksandrovsky park, 1), cherlin51@mail.ru

Keywords: Biography,ecology, experimental ecology, physiological ecology, evolution

Received on: 11 June 2018
Published on: 28 March 2019

Summary: The article describes and analyzes the scientific activity of the remarkable Russian / Soviet biologist Ivan Dmitrievich Strelnikov. In his long and eventful life, the main areas of his scientific work were: immunology, border areas between ecology and physiology (physiological ecology, the influence of sunlight and temperature on physiology and ecology of different groups of animals – insects, mollusks, crustaceans, reptiles and mammals). He was the first to clarify and place emphasis on the fact that body temperature in the state of "active life" in many (especially flying) insects, reptiles and other ectothermic animals on land is as high as that in endothermic mammals (about 35–40º). He was the first to apply the methodological complex of research, which can be called "experimental ecology" and became the full founder of such an area of science as physiological ecology, which is important in theoretical and applied terms. He studied the allometric dependencies between body size, brain size, the intensity of physiological processes, speed and quality of adaptive processes, speciation. The smaller a body size, the more intense the physiological processes, and the more species in a genus. The more complex the habitat (three-dimensionality, etc.), the more complex the animals' behavior, and the larger their brain.

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

КАК ЖИВЕШЬ, БЕНТОС?

КАЛИНКИНА Наталия Михайловна — *д. б. н., Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН (Россия, Республика Карелия, 185030, г. Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50,), cerioda@mail.ru*

Получена:
26 марта 2019 года
Подписана к печати:
16 апреля 2019 года

Сотрудник ЗИН РАН Алексей Александрович Максимов недавно опубликовал книгу о макрозообентосе Финского залива (Максимов, 2018).

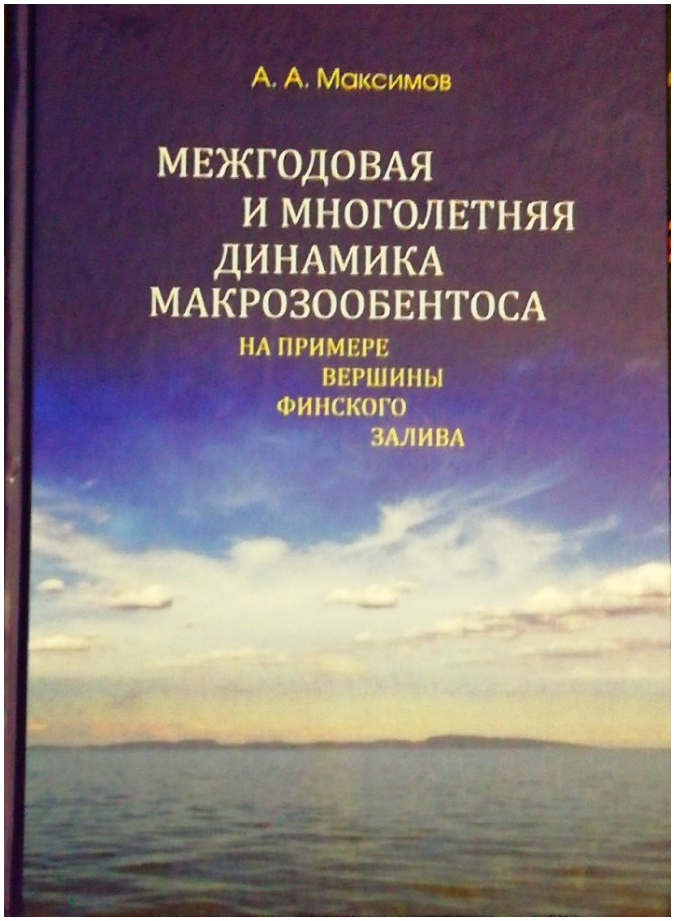
Книга написана по материалам докторской диссертации. Она посвящена одной из фундаментальных проблем гидробиологии – изучению причин и механизмов разномасштабных процессов динамики численности водных сообществ. Эта проблема решается на примере изучения бентосных сообществ эстуарной экосистемы в условиях современных климатических изменений и биоинвазий. Актуальность исследований определяется сильнейшими изменениями гидробиоценозов, которые наиболее ярко наблюдаются в настоящее время в экосистемах морей и крупных озер северных регионов мира. Главными факторами, которые вызывают коренные преобразования сообществ водных экосистем, являются глобальное потепление, усиление влияния водосборных территорий (изменение антропогенной нагрузки и возрастание стока аллохтонных веществ) и вселение чужеродных видов. Многофакторное воздействие определяет всю сложность выявления причин и механизмов преобразования водных сообществ на современном этапе глубокой трансформации водных экосистем. Особую сложность придает выбранный район исследований – эстуарий реки Невы – часть Финского залива, испытывающая влияние колебаний уровня речного стока, поступления загрязняющих веществ со сточными водами Санкт-Петербурга и влияние морских вод.

Автором выполнен большой объем работ. На протяжении 30 лет был собран большой уникальный материал о состоянии макрозообентоса, который использован для целей биомониторинга при изучении экологической ситуации и оценки биоресурсного потенциала Финского залива. Полученные данные позволяют предложить прогнозы состояния бентоса в быстро изменяющихся условиях, что имеет высокую практическую значимость.

А. А. Максимов рассматривает три основных масштаба изменчивости показателей макрозообентоса. Межгодовая изменчивость бентоса связана с внутрипопуляционными процессами регулирования. Многолетние изменения сообществ зависят от цикличности гидрометеорологических факторов, отражающих влияние климата. Наиболее сильные изменения связаны с обогащением фауны новыми видами, которые изменили направление эволюции бентосных сообществ и могут влиять на экосистему в целом.

Большое теоретическое значение имеют результаты по исследованию биогеохимической роли вселенцев в изменении соотношения биогенных элементов, что имеет значение для продуктивности залива в целом.

Работа будет интересна не только гидробиологам, но и экологам широкого профиля.



Библиография

Максимов А. А. Многолетняя и межгодовая динамика макрозообентоса на примере вершины Финского залива . СПб.: Нестор-История, 2018. 260 с.

HOW ARE YOU, BENTHOS?

KALINKINA Nataliya Michailovna *D. Sc., Northern Water Problems Institute, KRC RAN (Aleksander Nevsky st., 50 185030 Petrozavodsk, Republic of Karelia Russia), cerioda@mail.ru*

Received on:
26 March 2019
Published on:
16 April 2019