



**научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ**

<https://ecopri.ru>



<https://petsu.ru>

Издатель

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<https://ecopri.ru>

№ 1 (35). Март, 2020

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. Gugolek
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@petsu.ru

<https://ecopri.ru>



© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»



Содержание № 1. 2020

От редакции

На перепутье

3

Оригинальные исследования

- | | | |
|---|--|-----------|
| Батурина М. А.,
Кононова О. Н.,
Елсаков В. В. | Гидробиологические характеристики рек
Вычегодского бассейна в различных единицах
ландшафтного деления | 4 - 26 |
| Боднарь И. С.,
Чебан Е. В. | Влияние 24-эпибрассинолида на ростовые
показатели, уровень окислительного стресса и
фотосинтетических пигментов ряски малой (<i>Lemna
minor</i> L.) после воздействия тяжелых металлов | 27 - 42 |
| Ваккер В. Г. | Вопросы экологии нематоды <i>Rhabdias bufonis</i>
(<i>Nematoda: Rhabdiasidae</i>) в степной зоне
Республики Казахстан | 43 - 67 |
| Ивантер Э. В. | К изучению равнозубой бурозубки (<i>Sorex isodon
Turov</i>) на северо-западной периферии ареала | 68 - 83 |
| Курбатов А. А.,
Сонина А. В. | Рост и оценка возраста эпилитного лишайника
<i>Protoparmeliopsis muralis</i> (Schreb.) M. Choisy в
южной Карелии | 84 - 94 |
| Матросова С. В.,
Кучко Т. Ю.,
Зорина А. А. | Зараженность беломорской наваги нематодами
семейства <i>Anisakidae</i> | 95 - 107 |
| Пархоменко А. Н. | Индикация экологического состояния городских
почв по некоторым химическим и
микробиологическим параметрам (на примере г.
Астрахани) | 108 - 120 |
| Чуева А. В.,
Гелашвили Д. Б.,
Якимов В. Н.,
Брагазин А. А.,
Муханов А. В. | Комплексный краниологический анализ
географически удаленных популяций ондатры
(<i>Ondatra zibethicus</i> Linnaeus, 1766) | 121 - 135 |
| Чулисов А. С.,
Константинов Е. Л.,
Вонгса Т. . | Анализ асимметрии фолидоза плоскохвостого
домового геккона <i>Hemidactylus platyrus</i>
(Schneider, 1792) (<i>Reptilia, Sauria, Gekkonidae</i>) на
территории городов Юго-Восточной Азии
(Вьентьянб, Пномпень, Бангкок) | 136 - 148 |



НА ПЕРЕПУТЬЕ

**КОРОСОВ
Андрей Викторович**

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

Получена:

21 марта 2020 года

Подписана к печати:

27 марта 2020 года

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

На сегодняшний день есть две новости.

Ситуация с присутствием нашего журнала в Перечне ВАК не прояснилась. Второй ответ на наш запрос в министерство был еще менее понятным и звучал примерно так: можете говорить, что ваше издание включено в Перечень. Чтобы расставить точки в нужном месте, мы в начале года оформили обычную заявку на включение нашего журнала в Перечень ВАК. Такую попытку мы предпринимали и раньше, но из-за его электронного формата возникли сложности с регистрацией. Теперь этот вопрос решился. Идет рабочий диалог.

А вот со Scopus надежды остались в прошлом: пришел ответ, что «остаются проблемы» («Although the journal could be included in Scopus, there remain concerns which need to be addressed before the journal can be indexed»). На мой взгляд, новая негативная оценка носит искусственный и предвзятый характер, учитывая, что мы выполнили все требования первого заключения. Но придумали новые. Отсеяв всю наносную аргументацию, я воспринимаю мнение эксперта в форме такой фразы: «Нам не нужен региональный русскоязычный экологический журнал». Возможно, стоит сделать анализ этого заключения, чтобы поискать его истоки. Но факт, конечно, интересный.

В чем же состоит «перепутье»?

А вдруг и правда такой журнал не нужен? Когда на голом энтузиазме журнал только создавался, хотелось видеть издание, в котором наши коллеги будут высказывать свои идеи, мысли, модели действительности, утверждать законы или улавливать и доказывать закономерности. К счастью, такие статьи есть, и уже одно это оправдывает наше существование. Однако в большинстве своем к нам идут факты, факты и факты. Десятки статей мы не взяли в печать по причине расхождения с нашей политикой «выявлять закономерности».

Круг. У нас нет статуса, значит, мало присылают «зажигательных» статей, значит, собираем с бору по сосенке. Расширение тематики трактуется как отсутствие направленности, отсутствие своего лица, избыточность в ряду других экологических журналов. Соответственно, отказывают в статусе (Scopus). Круг замкнулся. Кто виноват – понятно (главный редактор), что дальше делать – непонятно.

Работать мы продолжаем, но что-то надо менять в отношении к этому миру.

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

AT A CROSSROADS

KOROSOV
Andrey Victorovich

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

Received on:

21 March 2020

Published on:

27 March 2020



УДК 574.5:551.4(282.247.133)

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РЕК ВЫЧЕГОДСКОГО БАСЕЙНА В РАЗЛИЧНЫХ ЕДИНИЦАХ ЛАНДШАФТНОГО ДЕЛЕНИЯ

**БАТУРИНА
Мария
Александровна**

*к. б. н., Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН (ИБ Коми НЦ УрО РАН) (167982,
г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28),
baturina@ib.komisc.ru*

**КОНОНОВА
Ольга Николаевна**

*к. б. н., Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН (ИБ Коми НЦ УрО РАН) (167982,
г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28),
kon@ib.komisc.ru*

**ЕЛСАКОВ
Владимир
Валерьевич**

*к. б. н., Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН (ИБ Коми НЦ УрО РАН) (167982,
г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28),
elsakov@ib.komisc.ru*

Ключевые слова: бассейн р. Вычегда, малые реки, средние реки, зоопланктон, зообентос, ландшафтный подход

Рецензент:
С. В. Баканев

Получена:
29 ноября 2019 года

Подписана к печати:
20 марта 2020 года

Аннотация. Разнообразие природных условий ландшафтных комплексов, различия в геологическом строении и рельефе водосборных площадей бассейна р. Вычегда лежат в основе формирования основных гидробиологических характеристик ее притоков. Для дифференциации малых и средних притоков р. Вычегды предложено использовать районирование, основанное на различиях в строении геологического фундамента, геоморфологии, современном рельефе, почвообразующих породах и растительном покрове. Для анализа особенностей распределения доминирующих наземных экосистем в пределах бассейна использованы результаты сегментации мозаик изображений Landsat. Приведены результаты гидробиологических и гидрохимических наблюдений на 59 малых и средних реках в пределах выделенных ландшафтных комплексов Лузско-Вычегодской и Вычегодско-Мезенской равнин и Тиманской гряды. Дан обзор многолетних исследований планктонных и донных сообществ водотоков Вычегодского бассейна. Установлено, что ландшафтная приуроченность малых и средних притоков реки Вычегда определяет особенности водных сообществ: ординация результатов измерений численности и массы бентоса методом многомерного неметрического шкалирования (NMDS) показала наличие и формирование полярных по локализации ядер по показателям общей численности и биомассы для Вычегодско-Мезенского и Тиманского ландшафтных районов. Промежуточное положение занимает группа Лузско-Вычегодской равнины. Многообразие экологических условий малых и средних водотоков обусловили взаимные «проникновения» и размытый характер выделенных групп. Не выявлено выраженной дифференциации для характеристик зоопланктона.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Бассейны малых притоков, являясь элементами, формирующими более крупные речные системы, определяют фоновый уровень их гидролого-биологических особенностей (Зинченко и др., 2018). Разнообразие природных условий, обусловленное характером рельефа, тектонико-геологическим строением и климатом, формирует высокую ландшафтную вариабельность в пределах их бассейнов (Жигулина, Михно, 2015), а водность и режим стока малой реки целиком определяются особенностями и сочетаниями ландшафтов ее водосборной площади (Богатов, 2013). В пределах крупных речных бассейнов, особенно когда река протекает через разные физико-географические зоны, организация речной биоты определяется не только континуумом, но и физико-географическими условиями водосбора, структурно-функциональными характеристиками прибрежных наземных сообществ (Богатов, Федоровский, 2017). Изменения в природных комплексах бассейнов отражаются на их состоянии (Неустроева, Деева, 2008). Поэтому для исследований малых водотоков, как первичных звеньев гидрологических сетей (Биоиндикация..., 2007; Особенности..., 2011; Богатов, Федоровский, 2017 и др.), необходимо привлечение комплексных ландшафтно-экологических подходов.

В связи с интенсивным развитием компьютерных технологий наряду с традиционными методами построения ландшафтных карт стали широко применяться данные дистанционного зондирования и ГИС-технологии, которые позволяют наиболее подробно отражать современное состояние ландшафтов. Однако если ранее большинство исследований, в которых сообщается о разработке и использовании ГИС, были ориентированы на приложения в управлении ресурсами (Landscape ecology...,

1993), то на сегодняшний день они демонстрируют широкие возможности использования в различных экологических исследованиях (Landscape ecology..., 1993; Трифонова и др., 2009; Савичев и др., 2011; Lee et al., 2013; Gartzia de Bikuña et al., 2015; Wang et al., 2015; Drewnik et al., 2017; Ивичева, Филоненко, 2019). Разработка ГИС малых рек считается одной из самых сложных задач при районировании территории России по условиям формирования водных ресурсов и оценке их качества (Koronkevich et al., 1994). Поэтому привлечение информационных технологий для статического и динамического картографирования бассейновых процессов только приобретает свою актуальность.

Река Вычегда (водосборная площадь 121 тыс. км²) протекает по территории Республики Коми и Архангельской области, является одной из крупных рек европейской части России (1130 км) и второй по площади бассейна рекой Республики Коми (84 % бассейна локализовано в пределах республики). Для региона каркасная роль Вычегодского бассейна определена объединением центральных, наиболее заселенных районов с развитым сельским хозяйством и лесоперерабатывающим производством, сформированными рекреационными зонами, и менее заселенных, мало используемых территорий, сохранивших свои природные особенности.

Являясь основными компонентами аккумулирующих и транзитных ландшафтных фаций, воды нижней и средней части течения р. Вычегды длительное время испытывают влияние сбросов многочисленных промышленных и сельскохозяйственных производств, коммунальных стоков и других источников, что в настоящее время отражается в отдельных характеристиках их качества (Государственный..., 2014). Анализ архивных материалов спутниковых съемок Landsat (TM4) и MODIS временного интервала 1984–2015 гг. показал, что в большей части наземных экосистем бассейна р. Вычегды присутствуют изменения, связанные с сукцессионными сменами состава растительных сообществ и зарастанием сельскохозяйственных земель (Елсаков, Щанов, 2016). Наиболее существенные изменения последних лет (2009–2014 гг.) отмечены в восточной части территории и связаны с интенсивными промышленными рубками, однако данные участки фрагментарны, на территории еще сохранены крупные массивы малонарушенных лесов. Для основного русла р. Вычегды, согласно спутниковым изображениям (Елсаков, Щанов, 2016), отмечены и температурные загрязнения: повышение температуры до 9–10 °С в начале шлейфов сброса вод ОАО «Монди-СЛПК», его превышение над фоновыми показателями на участках протяженностью до 15 км.

Многочисленные проводимые ранее гидрологические, гидробиологические и гидрохимические наблюдения на р. Вычегде и ее притоках основывались на разделении реки на верхнее, среднее и нижнее течение (Зверева, 1969; Власова, 1988; Шубина, 1997, 2006; Батурина и др., 2016), подчеркивая своеобразие рельефа и направление движения основного русла. При этом редко учитывались географические и геоэкологические условия территорий, оказывающие несомненное влияние на экологическое состояние и биоразнообразие протекающих по ним водотоков.

Известно, что именно ландшафты бассейнов малых и средних рек определяют экологическую ситуацию региона в целом (Трифонова и др., 2009; River ecosystem..., 2010; Особенности..., 2011 и др.). К бассейну Вычегды относится 127 водотоков первого порядка, для которых характерна разветвленная сеть притоков II и III порядков. Размеры площади их водосборов варьируют от 10.8 км² (р. Черная) до 25.6 тыс. км² (р. Вымь) и позволяют отнести их к категории малых и средних рек. Длительная геологическая история территории европейского северо-востока России, сложное геолого-геоморфологическое строение (чередование равнинных и увалистых частей) и расположение в различных природных подзонах формируют ландшафтное разнообразие, характеризующееся высокой степенью мозаичности (Ильчуков, 2010). Основная цель исследования состояла в выявлении особенностей и отличий в формировании гидробиологических характеристик притоков р. Вычегды в зависимости от их положения в различных единицах ландшафтного деления, а также в оценке

уровня вариабельности показателей между выделенными группами.

Материалы

Основой выполнения работы стали материалы полевых исследований 2006–2015 гг., проведенные авторами преимущественно в период межени (июль – август). Сбор и обработка гидробиологического материала (зоопланктон, зообентос) выполнялись стандартными методами (Методика..., 1975; Шубина, 1986). В составе зообентоса рассматривали как макро-, так и мейобентос в соответствии с ранними гидробиологическими исследованиями, проводимыми на водотоках бассейна. Корпус данных о количественном развитии зообентоса и зоопланктона включал гидробиологические сборы из 59 малых и средних притоков бассейна р. Вычегды (рис. 1), протекающих по территории трех ландшафтных зон: Лузско-Вычегодская и Вычегодско-Мезенская равнины, Тиманская гряда. Сбор в водоемах ландшафтной зоны Северных Увалов были разовые и не вошли в анализ. Всего было проанализировано около 600 количественных проб.

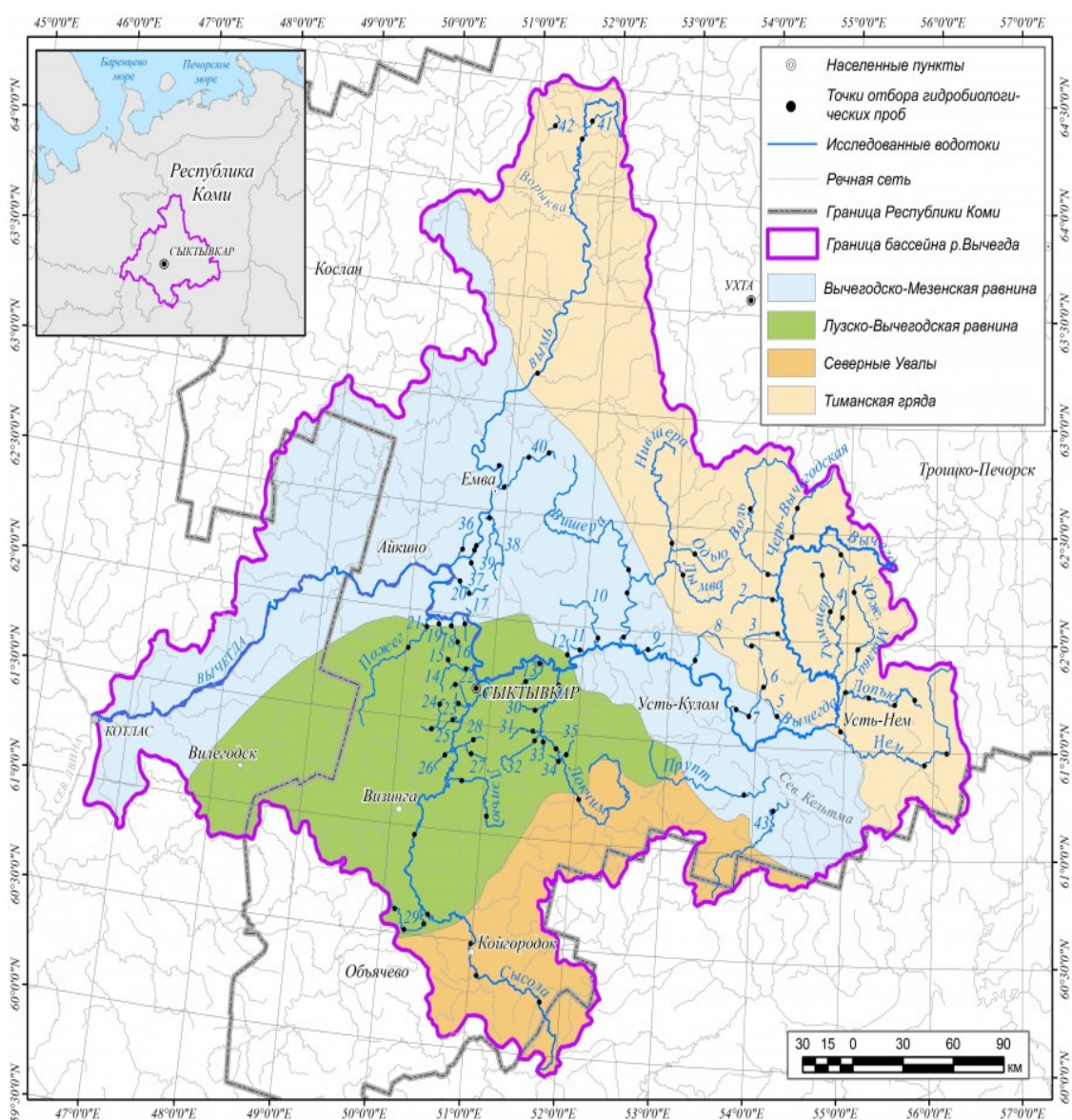


Рис. 1. Локализация Вычегодского бассейна и участков отбора гидробиологических образцов. Градацией качественного фона отмечены ландшафтные единицы (по: Ильчуков, 2010). Цифрами обозначены исследованные малые водотоки: 1 – р. Пузла; 2 – р. Помес; 3 – р. Пожег; 4 – р. Визаель; 5 – р. Жешим-ю; 6 – р. Кулом-ю; 7 – канал Донвис; 8 – р. Кужоб-ю; 9 – р. Новик; 10 – р. Нёбью; 11 – р. Чортас; 12 – р. Ель; 13 – р. Кия-ю; 14 – р. Човью; 15 – руч. Безимянный; 16 – р. Язель; 17

– р. Ю; 18 – р. Кылог; 19 – р. Пычим; 20 – р. Юромка; 21 – р. Бол. Ёль; 22 – р. Важелью; 23 – р. Тыла-ю; 24 – р. Ю-ил; 25 – р. Кылтымью; 26 – р. Сопь; 27 – р. Нювчим; 28 – р. Дендель; 29 – р. Тыб-ю; 30 – р. Собинка; 31 – р. Мал. Певк; 32 – р. Бол. Певк; 33 – р. Лек-шор; 34 – р. Седъель; 35 – р. Мор; 36 – р. Ерыч; 37 – р. Ачим; 38 – р. Нижн. Кылтовка; 39 – руч. Емваль; 40 – р. Верхн. Кылтовка; 41 – р. Верхн. Видзью; 42 – руч. Черный; 43 – р. Воч. На средних реках участки отбора отмечены точками без номеров ($n = 16$)

Fig. 1. The localization of the Vychegda river basin and hydrobiological sampling sites. Landscape units are marked by gradation of qualitative background (Ref.: Il'chukov, 2010).

The small river names: 1 – Puzla; 2 – Pomes; 3 – Pozheg; 4 – Vizael'; 5 – Zheshim-yu; 6 – Kulom-yu; 7 – kanal Don-vis; 8 – Kuzhob-yu; 9 – Novik; 10 – Nyob'yu; 11 – Chortas; 12 – El'; 13 – Kiya-yu; 14 – Chov'yu; 15 – Bezimyannyj; 16 – Yazel'; 17 – Yu; 18 – Kylog; 19 – Pychim; 20 – Yuromka; 21 – Bol. El'; 22 – Vazhel'yu; 23 – Tyla-yu; 24 – Yu-il; 25 – Kyltym'yu; 26 – Sop'; 27 – Nyuvchim; 28 – Dendel'; 29 – Tyb-yu; 30 – Sobinka; 31 – Mal. Pevk; 32 – Bol. Pevk; 33 – Lek-shor; 34 – Sed-el'; 35 – Mor; 36 – Erych; 37 – Achim; 38 – Nizhn. Kyltovka; 39 – Emval'; 40 – Verhn. Kyltovka; 41 – Verhn. Vidz'yu; 42 – Chernyj; 43 – Voch. The empty dots mark sites on medium-sized rivers ($n = 16$)

Методы

В качестве основных показателей учитывали таксономический состав, численность и биомассу организмов зоопланктона и зообентоса для каждого водотока. В рамках данных исследований анализировали показатели только для крупных таксономических единиц в притоках разного порядка и для каждой выделенной ландшафтной зоны. Выборка данных разделялась по типам водотоков (малый или средний) и порядку исчисления притоков (I, II, III) относительно русла главной реки (р. Вычегда) (Ткачев, Булатов, 2002).

Ординация проб проводилась методом неметрического многомерного шкалирования (non-metric multidimensional scaling – NMDS) в программе ExStatR (Новаковский, 2016). Сравнение групп осуществлялось медианным методом на основе непараметрического критерия Краскела – Уоллиса (Москалев, Новаковский, 2014), для визуализации использовали статистический пакет R (V. 3.5.2).

Отбор гидрохимических проб и донных отложений выполняли параллельно сбору гидробиологического материала. Температуру воды, pH и концентрацию растворенного кислорода измеряли портативным анализатором «Multi 340i/SET» (Германия). Прозрачность воды определяли с помощью диска Секки. Количественный химический анализ проб природной поверхностной воды выполнен в экоаналитической лаборатории ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257) по аттестованным методикам измерений.

Ландшафтная фрагментация бассейна р. Вычегды выполнена по территориальным единицам, представленным в работе С. В. Ильчукова (2010). Площадь водосбора включает ландшафтные комплексы Лузско-Вычегодской и Вычегодско-Мезенской равнин, Тиманской гряды и Северных Увалов (см. рис. 1), различающиеся друг от друга по геологическому фундаменту, геоморфологии, современным рельефам и локальным климатам, почвообразующим породам, гидрологическому режиму и растительному покрову. Основным методологический подход, использованный для создания деления (Ильчуков, 2010), – «пошаговое последовательное классифицирование территории за счет корректного представления о смене ведущего фактора дифференциации (критерия) до выбранных физико-географических типологических выделов (географических ландшафтов)». Построение и обработку картографических материалов проводили в пакете ArcGIS 9.2.

Для оценки особенностей распределения доминирующих наземных экосистем в пределах бассейна использованы результаты анализа мозаик изображений Landsat 2009–2014 гг. (Елсаков, Щанов, 2016). В ходе проведенной классификации растительных сообществ выделено 9 классов поверхностей (рис. 2А). На основании соотношения площадей различных выделенных классов, участвующих в формировании бассейнов, выделенные ландшафтные районы сгруппированы в ряд кластеров (метод

среднего арифметического – UPGMA) (Факторный..., 1989). В группах представлены водосборы с различным режимом землепользования: сельскохозяйственное производство (луга), участки промышленного лесопользования и земли поселений (урбанизированные и нарушенные территории), малонарушенные лесные территории (хвойные и лиственные леса), болотные комплексы и водные поверхности.

Результаты

Разнообразие природных условий, обусловленное характером рельефа, сложностью тектонико-геологического строения, привело к формированию в бассейне р. Вычегды большого разнообразия ландшафтов. Кластеры выделенных ландшафтных зон по представленности преобладающих классов земной поверхности (рис. 2Б) объединили равнинные территории (Вычегодско-Мезенская и Лузско-Вычегодская равнины) и районы возвышенных гряд (Северные Увалы и Тиманская гряда). В пределах всех ландшафтных зон доминировали участки, представленные преимущественно производными лесными сообществами смешанных елово-березовых лесов (35.7 ÷ 42.1 %). Максимальные площади (до 36.3 %) нарушенных и восстанавливающихся через стадию лиственных лесов фитоценозов отмечены на территории Лузско-Вычегодской равнины. Своеобразие ландшафтов увалистых частей заключалось в преобладании малонарушенных хвойных лесов зеленомошных (40.2 ÷ 49.9 %) и лишайниковых (9.2 ÷ 13.5%) формаций. На заболоченных ландшафтах равнин показатели имели более низкие величины (30.7 ÷ 33.0 и 5.3 ÷ 8.6 % соответственно). Наибольшие площади болотных сообществ (до 18.2 %) отмечены на Вычегодско-Мезенской равнине. Ландшафты равнинной части характеризовались большей представленностью урбанизированных территорий (3.8 ÷ 4.1 %) и лугов, приуроченных к поймам главного русла (2.4 ÷ 2.6 %).

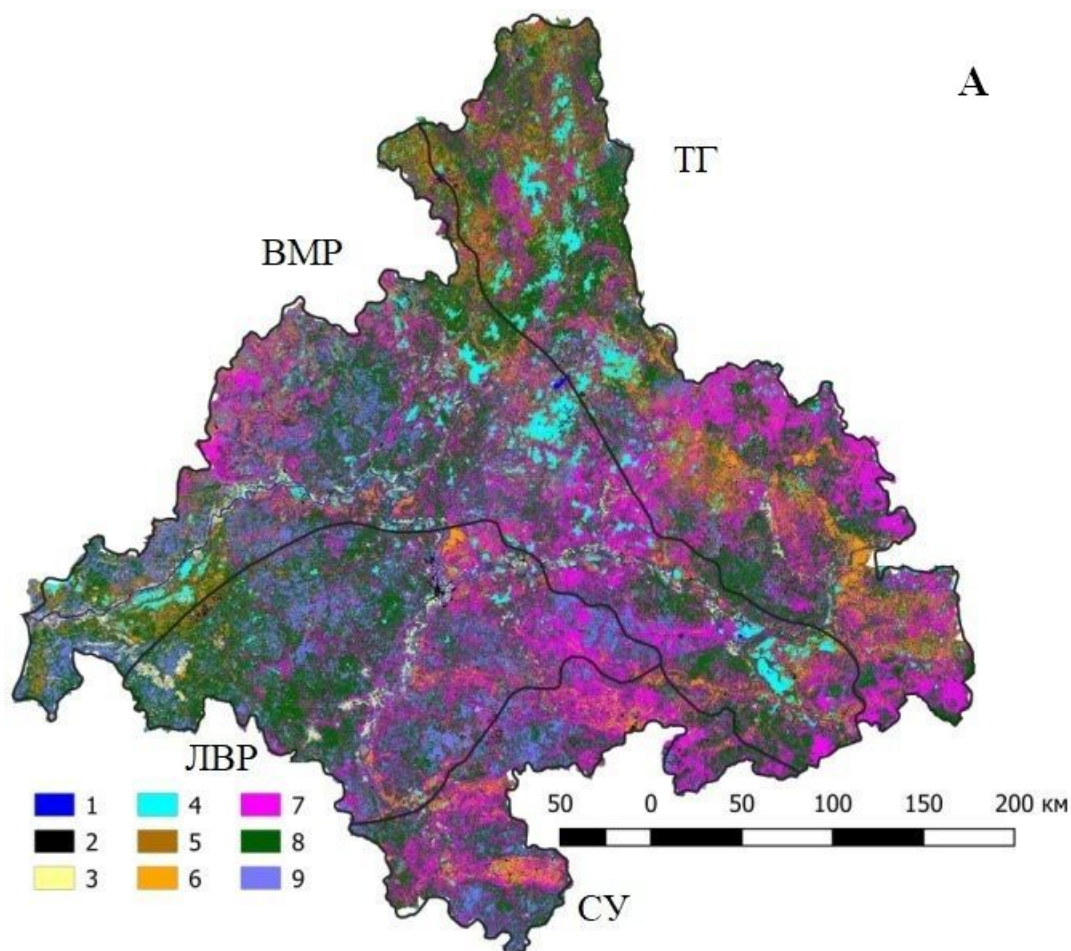




Рис. 2. Распределение доминирующих классов земной поверхности в пределах Вычегодского бассейна и выделенных ландшафтных районов (аббревиатурой отмечены: ВМР – Вычегодско-Мезенская равнина, ЛВР – Лузско-Вычегодская равнина, ТГ – Тиманская гряда, СУ – Северные Увалы). Цифрами обозначены классы: 1 – водные поверхности; 2 – урбанизированные и нарушенные территории; 3 – луга; 4 – болотные комплексы; 5 – сосновые сфагновые редколесья; 6 – сосняки зеленомошные лишайниковые; 7 – темнохвойные зеленомошные леса; 8 – смешанные елово-березовые леса; 9 – лиственные леса (А). Дендрограмма распределения сформированных кластеров выделенных ландшафтных зон по относительной представленности площадей доминирующих классов земной поверхности (эвклидово расстояние, метод группировки – UPGMA) (Б)

Fig. 2. The distribution of dominant classes on the earth's surface within the Vychegda river basin and selected landscape areas (the abbreviations are: VMR – Vychegodsko-Mezenskaya plain, LVR – Luzsko-Vychegodskaya plain, TG – Timan ridge, SU – Northern Uvaly). Classes are indicated by numbers: 1 – water surface; 2 – urbanized and disturbed areas; 3 – meadows; 4 – swamp complexes; 5 – pine sphagnum woodlands; 6 – green moss and lichen pine forests; 7 – dark coniferous green-moss forest; 8 – mixed spruce-birch forests; 9 – deciduous forests (A). The dendrogram of the formed clusters distribution of selected landscape zones according to the relative representation of the areas of the dominant classes of the earth's surface (Euclidean distance, grouping method – UPGMA) (B)

На территории **Лузско-Вычегодской равнины (ЛВР)** выделено преобладание комплексов ландшафтов аллювиальных песчаных равнин подзоны средней тайги. Рельеф представлен преимущественно водно-ледниковыми равнинами, выровненными в результате таяния ледника (Ильчуков, 2010). Степень заболоченности не превышает 2 %.

В анализ включены данные по малым и средним левобережным притокам Вычегды I-III порядка, в общей сложности: 4 средних и 22 малых. Наиболее крупные притоки р. Вычегды в этой зоне – Сысола и Локчим (см. рис. 1). Оба водотока (р. Сысола – протяженность 487 км и площадью водосбора 17200 км², р. Локчим – протяженность 272 км, площадь водосбора 6600 км²) – левобережные притоки I порядка. Реки имеют равнинный характер, практически на всем их протяжении наблюдается боковая эрозия (Зверева, 1955).

Дно большинства рек выстлано песками (табл. 1), в малых чаще отмечаются гравийно-галечные или валунные грунты, а на поверхности природного грунта на участках с замедленным течением скапливается детрит и наилот.

Таблица 1. Характеристика грунтов в малых и средних притоках р. Вычегды (% от общего числа проб)

	ВМР		ЛВР		ТГ	
	малые	средние	малые	средние	малые	средние
	n = 16	n = 3	n = 22	n = 4	n = 7	n = 7
Песок	87.5	100.0	86.4	100	100.0	100.0

Галька	37.5	66.7	63.6	25	-	57.1
Гравий	43.8	66.7	63.6	25	71.4	42.9
Валуны	12.5	33.3	9.1	-	-	28.6
Детрит	18.8	33.3	36.4	25	42.9	71.4
Наиллок	43.8	66.7	54.5	25	42.9	71.4
Глина	-	33.3	22.7	25	-	14.3
Торф	6.3	0.0	9.1	25	-	-
Известняк	-	-	-	-	-	14.3

Согласно ранним исследованиям (Власова, 1988) и полученным нами данным, высокая доля участия болотных вод в питании рек определяет преимущественно слабощелочную реакцию ($pH = 7.4$), высокую цветность вод (до 431 °С), обусловленную присутствием гумусовых веществ, и повышенное содержание железа (превышение $ПДК_{р\text{бх}}$ до 18.8) (Нормативы..., 2010) (табл. 2). Изменчивость pH в водотоках не велика: коэффициент вариации составляет 9 %. Кислородный режим в них благоприятный: концентрация кислорода находится в диапазоне 6.2–13.1 мг/дм³. Для малых и средних притоков показатели минерализации не превышают значение рыбохозяйственного $ПДК_{р\text{бх}}$ и изменяются в широком диапазоне: коэффициент вариации более 70 %. Однако во всех реках доминируют гидрокарбонатные ионы и ионы кальция.

Таблица 2. Гидрохимические показатели качества воды в малых (верхнее значение) и средних (нижнее значение) притоках р. Вычегды

Показатель	Лузско-Вычегодская равнина	Вычегодско-Мезенская равнина	Тиманская гряда
Водородный показатель, pH	4.53 ÷ 8.2 7.2 ± 0.1	5.44 ÷ 8.6 7.3 ± 0.3	5.73 ÷ 8.27 7.4 ± 0.13
Электропроводность, мкСм/см	33.0 ÷ 620.0 175.1 ± 28.1	32.2 ÷ 220.0 162.1 ± 25.4	79.0 ÷ 280.0 175.6 ± 16.5
Сумма ионов, мг/дм ³	26.0 ÷ 611.4 175.5 ± 21.7	15.6 ÷ 310.0 238.3 ± 39.7	66.5 ÷ 253.1 157.6 ± 13.0
Цветность, °С	22.0 ÷ 431.9 156 ± 23.4	20.0 ÷ 311.0 105 ± 27.3	37.0 ÷ 310.0 129.6 ± 25.4
Перманганатная окисляемость, мг/дм ³	5.9 ÷ 56.0 34.6 ± 5.5	4.0 ÷ 40.0 13.5 ± 3.4	4.9 ÷ 30.0 13.9 ± 2.5
ХПК, мг/дм ³	12.0 ÷ 109.0 52.3 ± 6.2	21.0 ÷ 76.0 45.5 ± 7.6	17.0 ÷ 68.0 38.8 ± 5.8
Главные ионы (мг/дм³)			
Хлориды, Cl^-	0.5 ÷ 7.2 1.9 ± 0.2	0.74 ÷ 5.0 2.5 ± 0.4	0.58 ÷ 1.2 0.9 ± 0.04

Сульфаты, SO_4^{2-}	0.06 ÷ 390.0 12.9 ± 9.9	1.1 ÷ 150.0 34.9 ± 11.0	0.28 ÷ 31.0 10.2 ± 2.4
Кальций, Ca^{2+}	5.7 ÷ 137.0 29.6 ± 4.5	4.0 ÷ 78.2 43.2 ± 7.4	13.2 ÷ 50.7 28.3 ± 2.9
Натрий, Na^+	0.09 ÷ 15.8 6.2 ± 0.7	0.08 ÷ 26.9 10.4 ± 2.6	1.06 ÷ 5.3 2.7 ± 0.4
Калий, K^+	0.22 ÷ 7.7 1.3 ± 0.2	0.26 ÷ 2.5 0.8 ± 0.2	0.2 ÷ 1.56 0.5 ± 0.1
Гидрокарбонаты, HCO_3^-	0.2 ÷ 300.0 125.7 ± 14.4	6.6 ÷ 250.1 138.6 ± 19.5	46.0 ÷ 176.0 109.5 ± 9.8
Магний, Mg^{2+}	1.2 ÷ 23.9 6.2 ± 0.8	0.98 ÷ 25.5 7.9 ± 1.6	3.0 ÷ 14.0 6.7 ± 0.8
Биогены			
$\text{P}_{\text{мин}}$, мг/дм ³	0.003 ÷ 0.94 0.08 ± 0.04	0.007 ÷ 0.049 0.023 ± 0.004	0.013 ÷ 0.043 0.024 ± 0.003
$\text{P}_{\text{общ}}$, мг/дм ³	н/о	0.011 ÷ 0.073 0.04 ± 0.008	0.023 ÷ 0.07 0.048 ± 0.01
NO_3^- , мг/дм ³	0.017 ÷ 0.21 0.08 ± 0.01	< 0.010	< 0.010
N-NH_4 , мг/дм ³	0.01 ÷ 0.48 0.15 ± 0.03	0.022 ÷ 0.25 0.11 ± 0.04	< 0.020
$\text{N}_{\text{общ}}$, мг/дм ³	0.14 ÷ 0.87 0.28 ± 0.05	0.26 ÷ 0.43 0.35 ± 0.06	0.14 ÷ 0.38 0.11 ± 0.04
$\text{Fe}_{\text{общ}}$, мг/дм ³	0.07 ÷ 1.88 0.86 ± 0.09	0.01 ÷ 0.74 0.31 ± 0.05	0.08 ÷ 1.37 0.49 ± 0.12

Примечание. Числитель – диапазон варьирования минимальных и максимальных значений, знаменатель – среднее.

Ландшафты подзоны средней тайги **Вычегодско-Мезенской равнины (ВМР)** представлены аллювиальными низменными равнинами. Помимо водно-ледниковых равнин на этой территории встречается такая форма рельефа, как озерно-ледниковые равнины – выровненные формы рельефа на месте днищ бывших приледниковых озерных бассейнов. Основной тип почвообразующих пород – песчаные или моренные суглинки, характеризующиеся высокой степенью дренированности и большей, по сравнению с Лузо-Вычегодской равниной, степенью заболоченности.

В анализ данных включены реки Вымь, Вишера и их притоки, также правобережные малые притоки р. Вычегды различного порядка на участке от с. Керчомье до впадения р. Локчим. Всего изучено 16 малых и 3 средних водотока (см. рис. 1). Вымь – крупнейший правый приток Вычегды, протекающий по территории

равнины (499 км, 25600 км²). На большем протяжении русла р. Вымь носит спокойный характер, но местами становится порожистой и отличается наличием глубинной эрозии.

Донные отложения рек в верховьях большинства правых притоков представлены каменистыми, галечно-песчаными грунтами (см. табл. 1), которые сменяются илисто-песчаными или песчаными и глинистыми грунтами, а в устьевых зонах рек преимущественно – заиленными песками.

На формирование химического состава правых притоков Вычегды сильное влияние оказывает приближенность Тиманского кряжа. По нашим данным, для рек характерна вариабельность показателя pH: от слабокислой (5.4) до щелочной (8.6) при коэффициенте вариации 14 %. Насыщение вод кислородом благоприятное и составляет 4.5–14.9 мг/дм³. В водотоках зарегистрированы наибольшие показатели минерализации, которые варьируют в широких пределах (коэффициент вариации составляет более 60 %). Среди ионов доминируют катионы Ca²⁺ и анионы HCO₃⁻ и SO₄²⁻, при этом с повышением минерализации увеличивается роль SO₄²⁻. Цветность воды в этих притоках хоть и изменяется в широких пределах (см. табл. 2), однако остается несколько ниже, чем, например, в левобережных реках Лузско-Вычегодской равнины. Среди биогенных элементов содержание минерального фосфора в этих притоках незначительно (см. табл. 2). В азотной группе содержание нитритной и аммонийной групп не превышают таковых показателей для рек других зон, в отличие от общего азота, концентрации которого выше в реках Вычегодско-Мезенской равнины, и изменения его незначительны (коэффициент вариации составлял около 40 %).

Ландшафты Тиманской среднетаежной провинции (**Тиманская гряда - ТГ**) характеризуются как возвышенности, приуроченные к метаморфическим и осадочным породам, местами с грядовым рельефом с елово-пихтовыми лесами на глеевых почвах, или как слабо расчлененная возвышенная равнина с карстовыми формами на палеозойских породах, или как зандровая равнина с сосновыми лесами на железистых подзолах с карстовыми формами. Большинство ландшафтов этой зоны сходно по типу рельефа, представленному возвышенными равнинами, образованными продуктами разрушения гор и выпуклостей, отложением продуктов выветривания в понижениях рельефа. Основной тип почвообразующих пород в этих ландшафтах песчаные, моренные суглинки или слабо галечниковые, а типы почв – подзолистые или болотно-подзолистые. Степень заболоченности района не более 6 %.

На территории Тиманской гряды исследованы 7 малых и 7 средних притоков различного порядка, верхнее течение р. Вымь с притоками (см. рис. 1). Самые крупные притоки р. Вычегды в этой зоне: реки Нем (260 км, 4230 км²), Воль (174 км, 1810 км²), Южная Мылва (132 км, 1510 км²), Лопь-ю (131 км, 1310 км²). Правобережные притоки (Воль, Пузла, Пожег, Вымь в верхнем течении) прорезают своими истоками Тиман. В области Тиманского кряжа течение рек отличается стремительностью и порожистостью, ниже, в пределах развития постплиоценовых отложений, скорость течения снижается.

Дно рек, пересекающих Южный Тиман, выстлано валунно-галечными грунтами (см. табл. 1), часто покрытыми намывами песка, в низовьях этих рек на дне часто распространены пески. Другие реки, берущие начало на равнинных ландшафтах, характеризуются преобладанием песчаных грунтов, в устьевых зонах часто заиленных или покрытых слоем скопившегося детрита.

По химическому составу вод притоки р. Вычегды, протекающие по территории Тиманской гряды, сильно различаются (Власова, 1988). Согласно данным, полученным ранее (Власова, 1988), и результатам наших наблюдений, по концентрации водородных ионов (м. табл. 2) воды притоков имеют слабощелочную реакцию (коэффициент вариации 6 %). Кислородный режим рек благоприятный. Во все периоды исследований отмечается высокая минерализация вод. Состав вод преимущественно гидрокарбонатно-кальциевый. Раньше (Власова, 1988; Шубина, 2006) для ряда

притоков указывался сульфатно-кальциевый состав вод за счет распространения в бассейнах этих рек гипсоносных пород. В наших исследованиях анионы SO_4^{2-} выделяются в составе главных ионов, но доминируют во всех притоках HCO_3^- . Из биогенных элементов относительно высоко содержание железа, изменчивость этого показателя между притоками невысока (коэффициент вариации составляет 8 %). Показатели цветности в водотоках варьируют в широких пределах (коэффициент вариации 66 %). Наибольшие показатели цветности зафиксированы в притоках, протекающих по болотистой местности.

Ландшафты подзоны средней тайги **Северных Увалов (СУ)** характеризуются как ярусные возвышенные равнины, приуроченные к осадочным породам, с сосновыми лесами или как моренная равнина с еловыми лесами на подзолистых, подзолисто-железистых или болотно-подзолистых почвах. Преобладающий тип почвообразующих пород на этой территории – песчаные или пылеватые суглинки. Степень заболоченности района не более 8 %. К территории относятся верхние течения рек Сысола и Локчим, отдельные участки притоков Северной Кельтмы.

Известно, что ландшафты прямо или косвенно влияют на структуру и состав биологических сообществ (Sandin, Johnson, 2004). Например, водосбор воздействует на прибрежные зоны, субстраты и гидрологический режим, и, как следствие, на места обитания организмов, определяя пространственные закономерности в структуре и составе водных сообществ (Townsend et al., 2003). Опираясь на это, мы провели анализ количественных показателей развития донных и планктонных сообществ беспозвоночных в масштабах бассейна одной крупной реки – Вычегды, объединив ее средние и малые притоки в группы по расположению в выделенных ландшафтных зонах.

Состав бентоса в водотоках **Лузско-Вычегодской равнины** разнообразен. Всего здесь отмечено 26 таксономических групп (табл. 3), при этом в малых притоках их число заметно выше, чем в средних. На песчано-галечных и песчано-гравийных, часто заиленных или покрытых детритом грунтах малых притоков, независимо от их порядка, развивается сходная по количественным характеристикам фауна. В средних притоках как численность, так и биомасса бентоса ниже (рис. 3А, Б), чем в малых. Состав доминирующих групп бентоса в малых реках в целом сходен. Абсолютным доминантом во всех типах и порядках притоков являются личинки Chironomidae. В малых притоках им сопутствуют преимущественно Oligochaeta и Mollusca. Также велика доля мейобентических Crustacea в общей численности и личинок нехируномидных групп амфибиотических насекомых с преобладанием личинок Ephemeroptera – в общей биомассе бентоса.

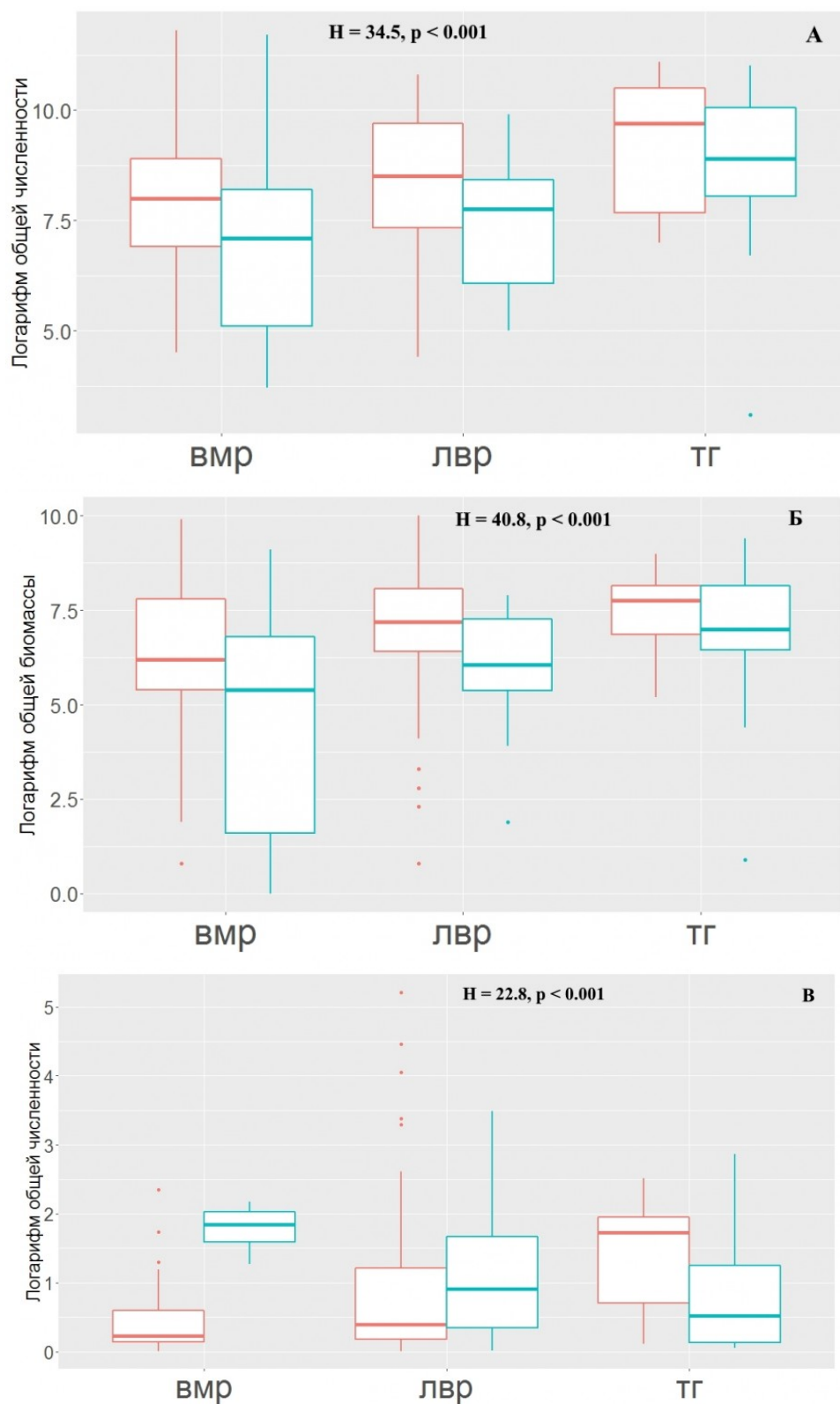
Таблица 3. Распределение численности ($N \pm m$) и биомассы ($B \pm m$) зообентоса в притоках р. Вычегда

Table 3. Distribution of abundance ($N \pm m$) and biomass ($B \pm m$) of zoobenthos in tributaries of the Vychegda River

Типы рек	Малые (10–100 км)			Средние (100–1000 км)		
Порядок притока	I	II	III	I	II	III
Лузско-Вычегодская равнина						
Число групп	22 (n = 16)	26 (n = 84)	18 (n = 4)	23 (n = 27)	16 (n = 6)	нд
N, тыс. экз./м ²	11.4 ± 3.7	10.6 ± 1.4	9.7 ± 2.5	3.1 ± 0.8	3.4 ± 0.9	нд
B, г/м ²	1.7 ± 0.4	3.3 ± 0.6	2.7 ± 0.6	0.8 ± 0.2	0.9 ± 0.4	нд
Доминирующие группы (N/B), %:						
Chironomidae, lv	38.0/13.7	40.5/39.5	35.3/33.1	58.7/33.1	71.5/16.8	нд

<i>Crustacea</i>	28.6/-	-	25.8/-	13.5/-	-	нд
<i>Oligochaeta</i>	-	24.0/13.7	-	-	-	нд
<i>Mollusca</i>	-	-/14.7	13.3/36.4	-	-	нд
пр. амф.*	-/51.5	-	-	12.1/39.4	-/72.4	нд
Вычегодско-Мезенская равнина						
Число групп	22 (n = 17)	19 (n = 46)	13 (n = 3)	25 (n = 56)	20 (n = 4)	нд
N, тыс. экз./м ²	5.6 ± 1.2	9.7 ± 3.7	3.0 ± 2.6	7.4 ± 2.7	24.5 ± 13.2	нд
B, г/м ²	1.2 ± 0.3	1.8 ± 0.5	0.6 ± 0.4	1.1 ± 0.3	1.4 ± 0.5	нд
Доминирующие группы (N/B), %:						
<i>Chironomidae</i> , lv	46.7/13.3	41.4/21.8	78.6/22.5	37.7/24.9	28.8/14.7	нд
<i>Crustacea</i>	-	29.5/-	-	21.2/-	55.1/47.2	нд
<i>Oligochaeta</i>	-	-	-/49.5	-	-	нд
пр. амф.*	28.3/62.2	20.2/55.3	-	-/37.0	-/24.2	нд
Тиманская гряда						
Число групп	22 (n = 7)	19 (n = 4)	20 (n = 3)	32 (n = 29)	18 (n = 2)	20 (n = 2)
N, тыс. экз./м ²	4.6 ± 2.8	23.5 ± 8.8	41.1 ± 12.4	13.1 ± 3.3	45.7 ± 9.3	35.3 ± 23.6
B, г/м ²	1.0 ± 0.3	4.5 ± 1.8	4.1 ± 0.6	2.3 ± 0.6	3.1 ± 0.3	4.5 ± 0.4
Доминирующие группы (N/B), %:						
<i>Chironomidae</i> , lv	37.4/26.5	72.9/24.9	33.6/20.7	44.0/27.0	41.7/19.1	31.1/-
<i>Crustacea</i>	23.7/-	-	-	19.4/-	46.5/48.7	24.9/-
<i>Oligochaeta</i>	-	-	18.6/20.5	-/14.9	-/24.2	-/13.3
<i>Mollusca</i>	-/17.0	-	-	-	-	-
пр. амф.*	-/38.6	-/49.3	24.8/23.6	18.1/30.4	-	35.2/60.2

Примечание. Здесь и далее: пр. амф.* – прочие амфибиотические насекомые, кроме *Chironomidae*: *Ephemeroptera*; *Plecoptera*; *Trichoptera*; *Megaloptera*; прочие *Diptera*. *Crustacea* – мелкие бентические ракообразные: *Cladocera*, *Harpacticoida*, др. *Copepoda*, *Ostracoda*. n – число проб. «-» – группа не является доминирующей по показателю, нд – нет данных.



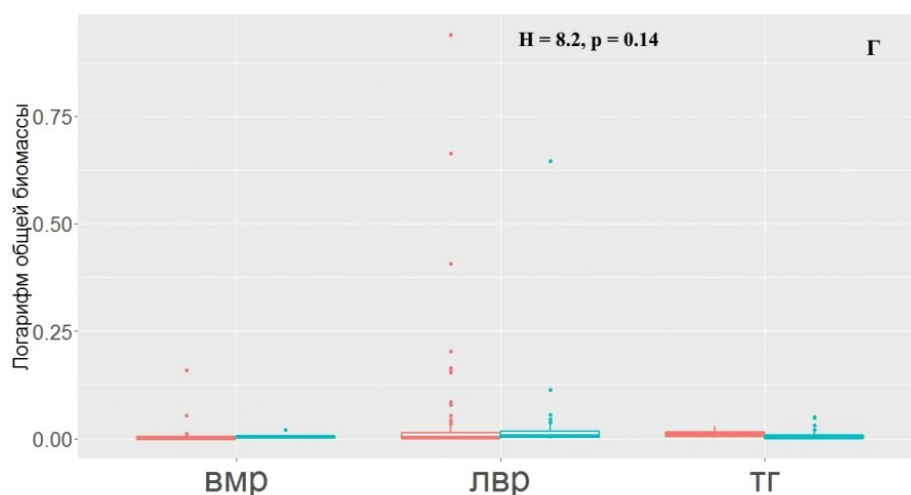


Рис. 3. Бокс-плоты по численности и биомассе для зообентоса (А, Б) и зоопланктона (В, Г). Цветом выделены малые (красный) и средние (зеленый) водотоки. Аббревиатурой отмечены выделенные ландшафтные единицы (ось Х): ВМР – Вычегодско-Мезенская равнина; ЛВР – Лузско-Вычегодская равнина; ТГ – Тиманская гряда. По оси ординат логарифмы значений рассмотренных показателей. Представлены медиана – горизонтальные полосы, межквартильный сегмент – коробка, полный диапазон данных – линии разброса. Отмечены значения критерия Краскелла – Уоллиса (H)

Fig. 3. Box rafts by abundance and biomass for zoobenthos (A, Б) and zooplankton (B, Г). Small (red) and medium (green) watercourses are highlighted in color. The abbreviation indicates the selected landscape units (X axis): VMR – Vychegodsko-Mezenskaya plain; LVR – Luzsko-Vychegodskaya plane; TG – Timan ridge. The Y-axis – the logarithms of the values of the considered indicators. In the scheme: median – horizontal stripes, interquartile segment – box, full data range m scatter lines are presented. The values of the Kruskell – Wallis test (H) are noted

Зоопланктон в этих реках отличается относительно высокими количественными показателями (табл. 4). Обилие планктонных организмов обусловлено доминированием во всех типах притоков веслоногих раков (Copepoda) и коловраток (Rotifera). Притоки р. Вычегды на этом участке в силу особенностей рельефа и типов грунтов отличаются развитием стариц, прирусловых озер и многочисленных заводей, зачастую заросших водными макрофитами. В водотоках, вне зависимости от их типа и порядка, можно наблюдать богатые видами планктонные сообщества, образующие значительные показатели численности и биомассы. Кроме того, большое значение для обогащения речной планктонной фауны здесь имеют и пойменные озера (Кононова, 2009), которые служат рефугиумами, пополняя и возобновляя состав зоопланктона рек, обедненных вследствие влияния природных и антропогенных факторов.

Таблица 4. Распределение численности ($N \pm m$) и биомассы ($B \pm m$) зоопланктона в притоках р. Вычегды

Типы рек	Малые (10–100 км)			Средние (100–1000 км)		
Порядок притока	I	II	III	I	II	III
Лузско-Вычегодская равнина						
N, тыс. экз./м ³	27.0 ± 22.5 (n = 8)	3.3 ± 1.1 (n = 98)	1.1 ± 0.7 (n = 3)	3.7 ± 0.9 (n = 42)	4.3 ± 2.1 (n = 6)	нд
B, г/м ³	0.185 ± 0.125	0.032 ± 0.016	0.020 ± 0.017	0.035 ± 0.021	0.016 ± 0.008	нд

Доминирующие группы (N/B), %:

<i>Copepoda</i>	49.0/76.0	41.0/55.0	55.0/92.0	-	46.0/65.0	нд
<i>Rotifera</i>	45.0/-	46.0/-	42.0/-	59.0/50.0	45.0/-	нд

Вычегодско-Мезенская равнина

N, тыс. экз./м ³	0.7 ± 0.3 (n = 15)	113.5 ± 112.0 (n = 11)	0.34 (n = 1)	5.3 ± 0.8 (n = 6)	нд	нд
B, г/м ³	0.017 ± 0.012	2.025 ± 2.017	0.03	0.007 ± 0.003	нд	нд

Доминирующие группы (N/B), %:

<i>Copepoda</i>	51.0/62.0	-	71.0/84.0	-	нд	нд
<i>Rotifera</i>	32.0/-	44.0	-	85.0/40.0	нд	нд
<i>Cladocera</i>	-	35.0/48.0	-	-/47.0	нд	нд

Тиманская гряда

N, тыс. экз./м ³	3.8 ± 1.7 (n = 6)	6.9 (n = 1)	5.8 (n = 1)	12.7 ± 8.0 (n = 31)	1.5 (n = 1)	5.0 (n = 1)
B, г/м ³	0.015 ± 0.005	0.011	0.020	0.028 ± 0.015	0.006	0.032

Доминирующие группы (N/B), %:

<i>Copepoda</i>	38.0/33.0	-/51.0	-	-/36.0	38.0/38.0	-/58.0
<i>Rotifera</i>	59.0/59.0	99.0/49.0	61.0/-	65.0/41.0	44.0/-	58.0/-
<i>Cladocera</i>	-	-	-/76.0	-	-/52.0	-/33.0

В реках **Вычегодско-Мезенской равнины** отмечено 22 таксономические группы донных беспозвоночных (см. табл. 3). Наиболее разнообразен зообентос в притоках I и II порядков. Так, в притоках II порядка бассейна Выми, на преобладающих в верхних участках русла каменистых, часто с обрастаниями грунтах отмечаются наибольшие показатели развития зообентоса, которые формируются за счет личинок амфибиотических насекомых (от 40 до 80 % общей численности бентоса), преимущественно Chironomidae, Ephemeroptera, Trichoptera. За счет развития этих же групп отмечаются высокие значения биомассы бентоса в указанных водотоках. На песчаных грунтах правых и левых притоков основу численности зообентоса составляют личинки Chironomidae, Nematoda, Oligochaeta и мелкие ракообразные (Cladocera, Ostracoda). Эти же группы макробентоса совместно с Mollusca формируют основу его биомассы.

Вместе с тем в малых водотоках Вычегодско-Мезенской равнины отмечены низкие показатели количественного развития зоопланктона (см. табл. 4). Как и в большинстве рек Вычегодского бассейна, в планктонном сообществе преобладают веслоногие раки и коловратки (см. табл. 4). В ряде притоков второго порядка большее значение имеют ветвистоусые раки – представители семейств Chydoridae, Daphniidae и рода *Bosmina*.

В водотоках, протекающих по территории **Тиманской гряды**, донное население представлено 27 таксономическими группами (см. табл. 3), при этом более разнообразно оно в малых и средних притоках I порядка (22 и 27 групп

соответственно). На песчаных с наилком, местами мелким гравием грунтах этих водотоков отмечаются и максимальные показатели численности, которая формируется преимущественно за счет численности личинок Chironomidae, местами Oligochaeta и мейобентических ракообразных (см. табл. 3), и биомассы бентоса, которая формируется также в основном за счет личинок хирономид, Nematoda и Oligochaeta. Количественные показатели развития бентосного населения варьируют в широких пределах и отличаются по порядкам притоков (табл. 5).

Таблица 5. Сравнение медианных значений численности и биомассы основных групп организмов по 16 выделенным группам водоемов

Группа	Численность		Биомасса	
	Н	р	Н	р
Зообентос				
Chironomidae, lv	42.012	0.00022*	29.212	0.01510
Oligochaeta	71.543	0.000001*	58.087	0.000001*
Mollusca	57.108	0.000001*	52.258	0.00001*
Прочие амфибиотические насекомые, lv	51.446	0.00001*	50.169	0.00001*
Crustacea	82.237	0.000001*	83.037	0.000001*
Зоопланктон				
Rotatoria	37.37067	0.00065*	44.77475	0.00004*
Cladocera	25.26067	0.03208	19.66798	0.14096
Copepoda	13.97582	0.45151	16.89717	0.26170

Примечание. Н – значение критерия Краскела – Уоллиса, р – уровень значимости, * – выделены значимо ($p < 0.01$) различающиеся группы. Бентосные ракообразные Crustacea – Cladocera, Ostracoda, Harpacticoida, другие Copepoda; прочие амфибиотические насекомые – кроме Chironomidae: Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Megaloptera и прочие Diptera.

В зоопланктоне рек Тиманской гряды лидируют коловратки (см. табл. 4), что обусловлено, в большей мере, полугорным характером водотоков. Течение и практически отсутствие высших водных растений в руслах рек Тиманской гряды определяют низкие количественные показатели зоопланктона. Лидируют в планктонных сообществах коловратки (см. табл. 4), в основном за счет форм, обитающих в прибрежье. Наибольшая численность планктонных ракообразных отмечена в средних притоках I порядка.

Ординация результатов измерений численности и массы бентоса методом многомерного неметрического шкалирования (NMDS) показала наличие и формирование ядер по показателям общей численности (рис. 4А) и биомассы (рис. 4Б) у полярных групп выделенных ландшафтных районов: Вычегодско-Мезенской (синий) и Тиманский (красный). Промежуточное положение занимает группа Лузско-Вычегодской равнины (зеленый). Ядро ВМР обнаруживает большее приближение к ЛВР, что, вероятнее всего, обусловлено преобладанием равнинных ландшафтов в обеих зонах (см. рис. 2Б). Взаимные «проникновения» и размытый характер выделенных групп сформированы сходством наблюдаемых величин и многообразием экологических условий, как природных, так и антропогенных, в малых и средних водотоках. Для зоопланктона группирование показателей не выявлено.

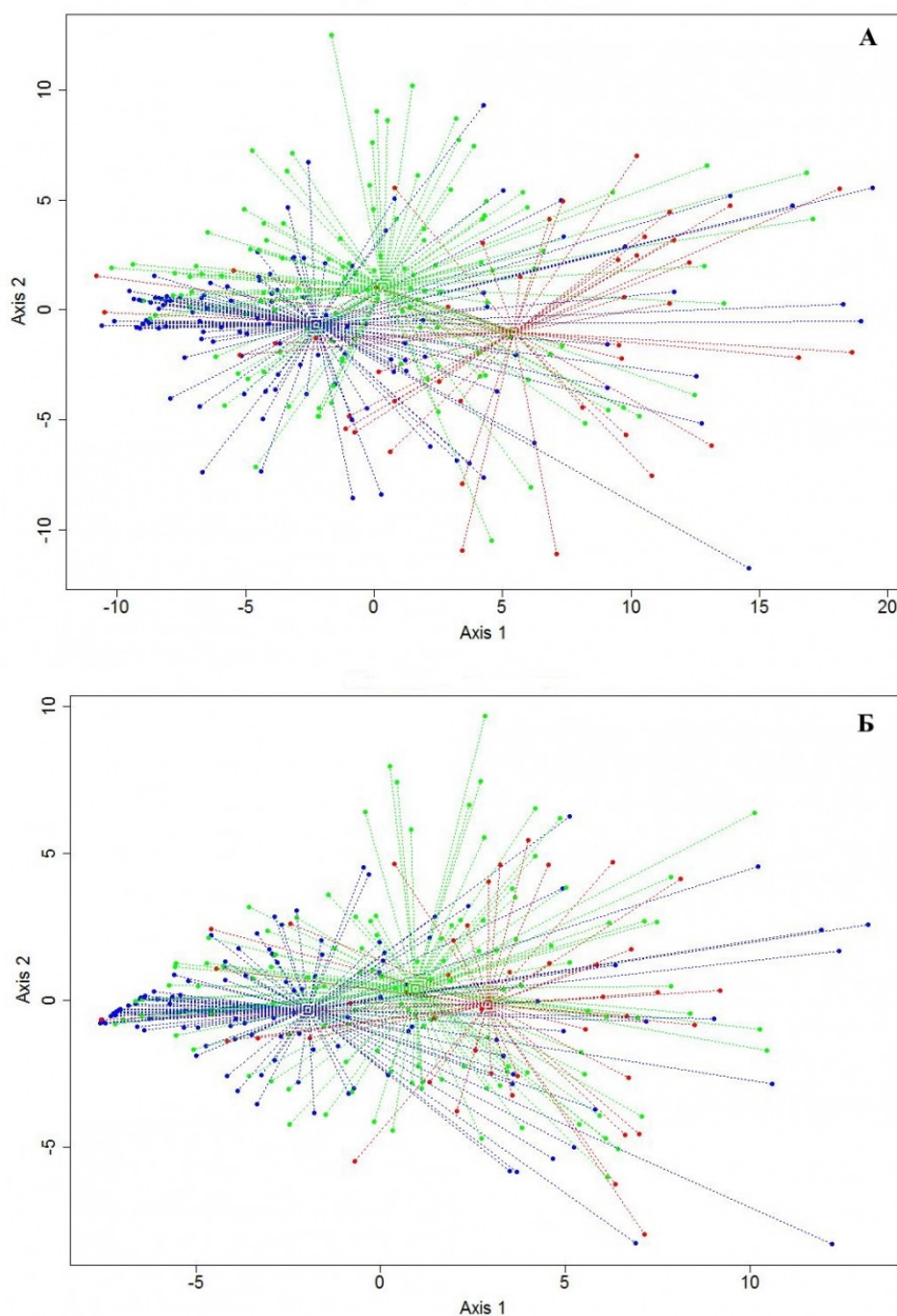


Рис. 4. Ординационные диаграммы многомерного неметрического шкалирования (NMS), отражающие параметры общей численности (А) и биомассы (Б) для зообентоса Вычегодско-Мезенской (синий), Лузско-Вычегодской (зеленый) и Тиманской (красный) ландшафтных зон

Fig 4. Ordination diagrams of nonmetric multidimensional scaling (NMS), defining grouping of species/sites (A) and the biomass for zoobenthos for Vychegodsko-Mezenskaya (blue), Luzsko-Vychegodskaya (green) and Timan (red) landscape zones

Обсуждение

В настоящее время на территории многих российских регионов наблюдается ухудшение ландшафтно-экологического состояния бассейнов малых рек. Об этом свидетельствует снижение ландшафтного разнообразия, сокращение пойм, увеличение площади земель, подверженных эрозии и загрязнению, деградация лесных комплексов (Сохранение..., 2008; Жигулина, Михно, 2013, 2015; Богатов, Федоровский, 2017). Возникающая при этом экологическая напряженность сказывается на

водосборах средних и крупных водотоков (Ткачев, Булатов, 2002). В связи с этим формируется задача поддержания оптимальных ландшафтно-экологических условий на территории бассейнов малых рек, решение которой требует разносторонней информации об их природных особенностях, состоянии и направленности развития (Михно и др., 2018).

Исторически сложившиеся и антропогенно изменяющиеся ландшафты бассейнов воздействуют на разнообразие речных систем (Богатов, 2013; Богатов, Федоровский, 2017; Зинченко и др., 2018; Ivicheva et al., 2018). Вследствие своеобразия географического положения региона и особенностей природных условий в бассейне р. Вычегды формируются уникальные комплексы, соответствующие типам рельефа, подстилающих и преобладающих почв, типам растительности, степени дренирования и заболоченности территории. Они характеризуются мозаичностью экосистем и биотопов, наличием локальных флор и фаун с повышенным биологическим разнообразием (Мартыненко и др., 2008; Кононова, 2009; Baturina, 2012; Шушпанникова, Ямалов, 2012; Батурина и др., 2016 и т. д.), включающим в том числе редкие виды, занесенные в Красную книгу Республики Коми. Вместе с тем функционирование экосистем большинства малых притоков р. Вычегды оказывается под прессом антропогенного влияния, комплексный эффект от которого на бассейновые ландшафты вызывает изменения гидрологического режима, почвенного покрова, микроклимата и т. д., определяя перестройки сообществ животного населения водоемов. Отдельные сведения об этом приводятся в работах (Шубина, 2006, 2010; Кононова и др., 2008; Батурина и др., 2017).

Река Вычегда и ее притоки, протекая в широтном и меридиональном направлении, пересекают Лузско-Вычегодскую и Вычегодско-Мезенскую равнины, Тиманскую гряду и Северные Увалы. Разнородность складывающихся на этой территории геологических, геоморфологических и гидрологических условий оказывает влияние на неоднородность химического состава поверхностных вод ее бассейна. Так, в реках, пересекающих Тиманский кряж, нами отмечается повышенная минерализация, вероятно, за счет питающих их грунтовых вод (Полетаев, 1962). Воды притоков, протекающих по территории Лузско-Вычегодской равнины, более других обогащены органическими веществами. Кроме того, высокое содержание главных ионов, отмеченное для ряда рек, связано с распространением по этой территории пластово-поровых вод юрских отложений с преобладанием гидрокарбонатных анионов и катионов кальция (Полетаев, 1962). Водотоки Вычегодско-Мезенской равнины часто в верховьях попадают под влияние Тиманского кряжа, что определяет их горный характер и является причиной высокой минерализации их вод, снижающейся с выходом рек на равнину.

Разнообразие условий в каждой ландшафтной зоне определяет вариации планктонных и донных сообществ текущих по ним рек. На различных грунтах вычегодских притоков, протекающих по территории Тиманской гряды, численность и биомасса донной фауны превышают таковые показатели для водотоков Вычегодско-Мезенской и Лузско-Вычегодской равнин (см. рис. 3А, Б). Наименьшие численность и биомасса бентоса установлены в реках Вычегодско-Мезенской равнины. При этом количественные показатели развития зообентоса в малых реках зачастую превышают таковые в средних (см. рис. 3А, Б). В составе зообентоса всех исследованных притоков р. Вычегда отмечены 32 таксономические группы донных беспозвоночных. Состав групп в малых водотоках (29 групп) близок к средним притокам (28). Однако водотоки исследованных ландшафтных зон различаются количественными характеристиками развития доминирующих групп (см. табл. 5). Так, в притоках Вычегды, протекающих по территории Тиманской гряды и Вычегодско-Мезенской равнины, к числу доминантов чаще всего относятся личинки амфибиотических насекомых. В притоках, протекающих по Лузо-Вычегодской равнине, по численности и биомассе преобладают личинки хирономид, моллюски, малощетинковые черви, а среди мейобентоса – низшие ракообразные.

В отличие от бентосных сообществ максимальные показатели количественного

развития планктонных организмов отмечены для водотоков Вычегодско-Мезенской равнины. Наибольшие показатели количественного развития зоопланктона были характерны для равнинных средних рек (см. рис. 3В, Г), в то время как в реках Тиманской гряды, отличающихся высокими скоростями течения, напротив, высокой численности зоопланктон достигал в малых реках. Доминировали в планктонных сообществах преимущественно веслоногие раки и коловратки.

Установленные в результате проведенного анализа закономерности в распределении планктонных и бентосных беспозвоночных в исследованных водотоках согласуются с данными (Шитиков и др., 2012), что организмы макрозообентоса более чувствительны по отношению к условиям среды, которые определяются типом ландшафта, и это отражается на таксономическом составе и количественных характеристиках донных сообществ. Планктонные организмы более пластичны, а их распределение в реках в большей мере зависит от особенностей гидрологии и морфологии водотока. При этом наибольшие показатели развития зоопланктона отмечены в равнинных реках, в руслах которых есть старицы и участки с замедленным течением, часто заросшие водными макрофитами, а наименьшие – в притоках, имеющих полугорный характер.

Заключение

Высокое ландшафтное разнообразие структурных элементов бассейна р. Вычегды определяет множество естественных и антропогенных факторов, влияющих на экосистемы ее средних и малых притоков. При недостаточной гидрологической изученности территории ландшафтное районирование является начальной базовой ступенью для географических обобщений.

Привлечение картографических методов и возможностей ГИС для выполняемого исследования позволило комплексно подойти к анализу формируемых экологических особенностей водотоков с учетом состояния всего водосбора территории. В основе выполненного районирования малых и средних притоков р. Вычегды использованы различия в строении геологического фундамента, геоморфологии, современного рельефа, почвообразующих пород и растительного покрова (данные классификации мозаик спутниковых изображений Landsat). Проведенный анализ доминирующих наземных экосистем с использованием ландшафтного подхода позволил обобщить гидробиологическую характеристику трех ландшафтных зон бассейна Вычегды: Лузско-Вычегодской и Вычегодско-Мезенской равнин и Тиманской гряды. Основываясь на предположении о пространственном распределении водных беспозвоночных во взаимодействии с другими ценозами и факторами среды, зависящими от особенностей ландшафтов, на примере 59 рек бассейна р. Вычегды отмечены статистически значимые отличия в показателях количественного развития беспозвоночных, составе доминирующих групп в водотоках разных ландшафтов. При этом более четкая зависимость отмечается для бентосных сообществ, в то время как для планктонных достоверных отличий выявить не удалось.

Полученная информация может стать базовой при дальнейшей оценке роли ландшафтов и позволит вовремя определить снижение ландшафтного разнообразия, способного привести к ослаблению стабильности речных экосистем.

Библиография

Батурина М. А., Кононова О. Н., Фефилова Е. Б., Хохлова Л. Г., Зиновьева А. Н. Изученность водных беспозвоночных крупных рек Республики Коми (Печора и Вычегда) // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2016. № 3 (27). С. 42–53.

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.

Биоиндикация экологического состояния равнинных рек / Под ред. О. В. Бухарина, Г. С. Розенберга. М.: Наука, 2007. 404 с.

Богатов В. В. О закономерностях функционирования речных экосистем в свете базовых научных концепций // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 4. С. 90–99.

Богатов В. В., Федоровский А. С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 383 с.

Власова Т. А. Гидрохимия главных рек Коми АССР. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1988. 152 с.

Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Республики Коми в 2013 г.» / Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми, Государственное учреждение «ТФИ РК». Сыктывкар, 2014. 122 с.

Елсаков В. В., Щанов В. М. Спутниковые методы в анализе изменений экосистем бассейна р. Вычегда // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2016. Т. 13. № 4. С. 135–145.

Жигулина Е. В., Михно В. Б. Прогнозирование изменений ландшафтов бассейнов малых рек Воронежской области // Вестник ВГУ. Сер. География. Геоэкология. 2013. № 1. С. 172–178.

Жигулина Е. В., Михно В. Б. Оптимизация ландшафтов бассейнов малых рек Воронежской области // Вестник ВГУ. Сер. География. Геоэкология. 2015. № 2. С. 38–45.

Зверева О. С. Гидрографическое описание территории // Производительные силы Коми АССР. Т. II. Ч. II. Водные ресурсы. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 22–62.

Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука, 1969. 279 с.

Зинченко Т. Д., Промахова Е. В., Головатюк Л. В., Абросимова Э. В., Попченко Т. В., Шитиков В. К. Экологическая характеристика лотической системы на примере малых рек Волжского бассейна: методологические подходы исследований // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 5 (2). С. 167–179.

Ивичева К. Н., Филоненко И. В. Влияние освоенности водосбора реки Верхней Сухоны (Вологодская область) на зообентос ее притоков // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 1 (31). С. 19–31. DOI: 10.15393/j1.art.2019.8422.

Ильчуков С. В. Ландшафты Республики Коми. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 199 с.

Кононова О. Н. Структура и динамика зоопланктона водоемов бассейна реки Вычегда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 18 с.

Кононова О. Н., Батурина М. А., Тетерюк Б. Ю. Гидробиология малых рек бассейна средней Вычегды // Разнообразие и пространственно-экологическая организация животного населения европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2008. С. 81–101. (Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 184).

Мартыненко В. А., Груздев Б. И., Канев В. А. Локальные флоры таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми научный центр, 2008. 76 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.

Михно В. Б., Горбунов А. С., Быковская О. П., Бевз В. Н. Геосистемный подход к формированию стабилизирующей ландшафтно-экологической сети центрального Черноземья // Вестник Удмуртского университета. 2018. Т. 28. Вып. 1. С. 64–76.

Москалев А. А., Новаковский А. Б. Статистические методы в экологии с использованием R, Statistica, Excel и SPSS. Сыктывкар: СыктГУ, 2014. 197 с.

Неустроева М. В., Деева У. В. Ландшафтный подход в геоэкологических исследованиях бассейнов малых рек // Фундаментальные исследования. 2008. № 2. С. 16–18.

Новаковский А. Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник ИБ Коми УрО РАН. 2016. № 3. С. 26–33.

Нормативы качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативы предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения: Приказ Федерального агентства по Рыболовству от 18 января 2010 г. № 20.

URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/2070984/>.

Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Г. С. Розенберга, Т. Д. Зинченко. Тольятти: Касандра, 2011. 322 с.

Полетаев И. К. Карта подземных вод Коми АССР (Объяснительная записка) // Труды Института геологии Коми филиала АН СССР. 1962. Вып. 2. 160 с.

Савичев О. Г., Базанов В. А., Скугарев А. А. О влиянии заболоченности и лесистости водосборов на водный сток рек таежной зоны Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2011. № 311. С. 200–203.

Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области / Под ред. Н. Л. Болотовой, Н. К. Максutowой, А. А. Шабuнова. Вологда: Вологодский гос. пед. ун-т, 2008. 266 с.

Ткачев Б. П., Булатов В. И. Малые реки: современное состояние и экологические проблемы // Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы. 2002. Вып. 64. С. 1–114.

Трифоновa Т. А., Мищенко Н. В., Селиванова Н. В., Чеснокова С. М., Репкин Р. В. Бассейновый подход в экологических исследованиях . Владимир: ООО «ВладимирПолиграф», 2009. 80 с.

Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Под ред. И. С. Енюкова. М.: Финансы и статистика, 1989. 216 с.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д., Розенберг Г. С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели . Тольятти: Кассандра, 2012. 257 с.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала . Л.: Наука, 1986. 157 с.

Шубина В. Н. Водные беспозвоночные // Состояние изученности природных ресурсов Республики Коми. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1997. С. 78–92.

Шубина В. Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана . СПб.: Наука, 2006. 401 с.

Шубина В. Н. Зообентос водотоков бассейна р. Вымь в зоне влияния разработок бокситовых месторождений (Тиманский кряж) // Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2010. № 5 (151). С. 27–30.

Шушпанникова Г. С., Ямалов С. М. Флористическое разнообразие пойменных лугов бассейнов рек Вычегды и Печоры (Республика Коми) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1 (4). С. 1161–1164.

Baturina M. Distribution and diversity of aquatic Oligochaeta in small streams of the middle taiga // Turkish Journal of Zoology. 2012. Vol. 36. P. 75–84.

Gartzia de Bikuña B., López1 E., Leonardo J. M., Arratel J., Martínez1 A., Manzanos A. Development of a multimetric benthic macroinvertebrate index for assessing the ecological condition of Basque streams (north of Spain) // Fundamental and Applied Limnology. 2015. Vol. 187 (1). P. 21–32.

Drewnik A., Marcin Węławski J., Włodarska-Kowalczyk M. Benthic Crustacea and Mollusca distribution in Arctic fjord - case study of patterns in Hornsund, Svalbard // Oceanologia. 2017. Vol. 59. P. 565–575.

Ivicheva K. N., Makarenkova N. N., Zaytseva V. L., Philippov D. A. Influence of flow velocity, river size, a dam, and an urbanized area on biodiversity of lowland rivers // Biosystems Diversity. 2018. Vol. 26. N. 4. P. 292–302. DOI: 10.15421/011844.

Koronkevich N. I., Eliseev D. A., Yasinskii S. V. Conservation of water resources problems of small rivers in Russia // Hydrotechnical Construction. 1994. Vol. 28 (8). P. 411–415.

Landscape ecology and geographic information systems / Ed. Roy Haines-Young David R. Green Steven Cousins. London; New York; Philadelphia: Taylor & Francis, 1993. 329 p.

Lee Saro, Park Inhye, Koo Bon Joo, Ryu Joo-Hyung, Woo Han Jun. Macrobenthos habitat potential mapping using GIS-based artificial neural network models // Marine Pollution Bulletin. 2013. Vol. 67 (1–2). P. 177–186. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2012.10/023.

River ecosystem ecology / Ed. Gene E. Likens. Academic Press, 2010. 424 p.

Wang Shi-yan, Cheng Dong-sheng, Mao Zhan-po, Liu Chang, Du Yan-liang An aquatic ecoregion delineation approach based on GIS and spatial envaironmental data in Heihe River

Basin, Northwestern China // Quaternary International. 2015. Vol. 380–381. P. 272–281.

Sandin L., Johnson R. K. Local, landscape and regional factors structuring benthic macroinvertebrate assemblages in Swedish streams // Landscape Ecology. 2004. Vol. 19. P. 501–515. DOI:10.1023/b:land.0000036116.44231.

Townsend, C. R., Doledec, S., Norris, R., Peacock, K., Arbuckle, C. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: Description and prediction // Freshwater Biology. 2003. Vol. 48. P. 768–785.

Благодарности

Авторы выражают благодарности сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН Б. Ю. Тетерюку, Р. Р. Рафикову, А. Б. Захарову за содействие в отборе гидробиологических проб, Л. Г. Хохловой за научные консультации при интерпретации результатов гидрохимических исследований, А. Б. Новаковскому за консультации в области статистической обработки данных.

Работа выполнена в рамках госзадания отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ АААА-А17-117112850235-2).

HYDROBIOLOGICAL PARAMETERS OF TRIBUTARIES OF THE VYCHEGDA RIVER BASIN IN DIFFERENT UNITS OF LANDSCAPE DIVISION

**BATURINA
Maria**

PhD, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia), baturina@ib.komisc.ru

**KONONOVA
Olga**

PhD, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia), kon@ib.komisc.ru

**ELSAKOV
Vladimir**

PhD, Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia), elsakov@ib.komisc.ru

Keywords:

Vychegda River basin, small rivers, medium rivers, zooplankton, zoobenthos, landscape approach

Reviewer:

S. .. Bakanev

Received on:

29 November 2019

Published on:

20 March 2020

Summary:

The diversity of natural conditions of landscape complexes, differences in the geological structure and relief of the catchment areas of the Vychegda river basin are the basis for the formation of the main hydrobiological characteristics of its tributaries. To differentiate small and medium-sized tributaries of the Vychegda River, it was proposed to use zoning based on differences in the structure of the geological foundation, geomorphology, modern relief, soil-forming rocks and vegetation cover. The results of segmentation of Landsat image mosaic were used to analyze the distribution features of dominant terrestrial ecosystems within the basin. The results of hydrobiological and hydrochemical observations on 59 small and medium-sized rivers within the selected landscape complexes of the Luzhsko-Vychegodsky and Vychegodsko-Mezensky plains and the Timansky ridge were presented. A review of the results of long-term hydrobiological observations on watercourses of the Vychegda River basin with hydrochemical and biological characteristics of plankton and bottom communities was given. It was stated that the landscape confinement of small and medium-sized tributaries of the Vychegda River determined the characteristics of water communities. Ordination of the results of measurements of the number and mass of benthos by the method of multidimensional non-metric scaling (NMDS) showed the presence and formation of polar cores in terms of total population and biomass for the Vychegodsko-Mezensky and Timansky landscape areas. An intermediate position is occupied by the group of the Luzsko-Vychegodsky plain. The variety of environmental conditions of small and medium-sized watercourses caused mutual "penetrations" and the blurred nature of the selected groups. There was no pronounced differentiation found for the zooplankton characteristics.



УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА НА РОСТОВЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ, УРОВЕНЬ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ РЯСКИ МАЛОЙ (*LEMNA MINOR* L.) ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

БОДНАРЬ
Ирина Сергеевна

кандидат биологических наук, Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28), bodnar-irina@mail.ru

ЧЕБАН
Евгения Васильевна

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28), cheban.e@ib.komisc.ru

Ключевые

слова: ряска малая, 24-эпибрасинолид, тяжелые металлы, стронций, кадмий, медь, цинк, окислительный стресс

Получена:

24 июля 2019 года

Подписана к печати:

14 марта 2020 года

Аннотация. Одним из механизмов снижения токсического действия при избытке тяжелых металлов является продукция у растений фитогормонов брассиностероидов. Экзогенное применение 24-эпибрасинолида оказывало положительное влияние на рост и развитие различных видов растений при действии абиотических факторов. В данном исследовании изучены возможности 24-эпибрасинолида смягчать фитостресс у ряски малой при избыточном поступлении меди, кадмия, цинка, стронция. Предварительное культивирование лабораторной культуры ряски малой в среде с 24-эпибрасинолидом позволило увеличить скорость роста и снизить долю поврежденных растений в экспериментах с цинком (6.3-79 мкмоль/л), медью (12.6 мкмоль/л) и кадмием (5, 12.6 мкмоль/л). Ряд эффективности при экзогенном поступлении брассиностероида по снижению токсичности тяжелых металлов для ряски малой выглядит следующим образом: $Zn > Cd > Cu > Sr$. На фоне улучшения ростовых и морфометрических параметров ослабление окислительного стресса произошло только в экспериментах с высокой концентрацией стронция (1580 мкмоль/л). Уровень малонового диальдегида (МДА) у растений при совместном воздействии 24-эпибрасинолида и ионов меди был выше, чем только при добавлении металла ($p \leq 0.05$). Произошло изменение содержания каротиноидов и хлорофиллов. Применение брассиностероида позволило уменьшить потери хлорофилла а и каротиноидов при действии 12.6 мкмоль/л кадмия и цинка ($p \leq 0.05$). Но при отдельных концентрациях тяжелых металлов (например, 12.6 мкмоль/л меди) у предварительно обработанных 24-эпибрасинолидом растений содержание фотоассимилирующих пигментов и каротиноидов было ниже, чем у необработанных ($p \leq 0.05$).

Введение

Проблема устойчивости растений к антропогенному загрязнению окружающей среды является одной из приоритетных в современной экспериментальной биологии. Промышленное производство – это основная причина избыточного поступления тяжелых металлов в природные воды. Весомый вклад вносят сельское хозяйство, автотранспорт, бытовой мусор. Например, чрезвычайно токсичный для живых организмов кадмий широко используется в элементах питания, красках, его ежегодное потребление превышает 2500 тонн (Faulkner, Schwartz, 2009; Yuan et al., 2019). Особенно опасно попадание поллютантов в водотоки, это способствует распространению загрязняющих веществ на большие расстояния. С развитием общества возрастает антропогенная нагрузка, появляются новые источники поступления тяжелых металлов в окружающую среду, например, не так давно возникла проблема с утилизацией использованных электронных устройств. Сейчас их доля составляет 1–3 % от всех бытовых отходов, но в скором времени производство подобного мусора может существенно возрасти (Akram et al., 2019; Brevik et al., 2016).

Растения являются начальным звеном в цепях питания, эволюционно у них сложилась система ответа на различные абиотические факторы, в том числе и на избыточное поступление тяжелых металлов. Одним из способов снизить токсическое действие является продукция брассиностероидов. Брассиностероиды – группа стероидных соединений, выполняющих функцию эндогенных регуляторов роста растений (Mandava et al., 1988). Они найдены у всех растений от низших до высших, обнаружены во всех их частях (пыльца, цветочные почки, плоды, семена, листья, побеги, корни) (Bajguz, Tretyn, 2003). Наиболее распространен и изучен 24-эпибрасинолид (ЭПБ), полигидроксильрованное стероидное соединение, которое играет значимую роль в регуляции физиологических процессов (Clouse, Sasse, 1998). Он является основным действующим веществом препарата эпин-экстра, используемого в сельском хозяйстве в качестве адаптогена. ЭПБ способен снизить содержание металлов в различных органах растений, негативные последствия для клеток (Ефимова и др., 2014; Fariduddin et al., 2014). На сегодняшний день накоплены многочисленные сведения о действии брассиностероидов на различные виды растений (Shahzad et al., 2018). Подтверждено снижение поглощения тяжелых металлов и уровня токсичности в редисе, ячмене, помидоре, сахарной свекле (Janeczko et al., 2005; Ali et al., 2008; Xia et al., 2009). Брассиностероиды изменяют активность ферментов, мембранный потенциал, активируют синтез белков и нуклеиновых кислот, регулируют экспрессию пластидных генов, метаболизм жирных кислот, влияют на гормональный статус организма, что отражается на уровне целого растения усилением роста и повышением продуктивности (Ефимова и др., 2014; Ефимова, 2018; Choudhary et al., 2012; Efimova et al., 2017; Fridman, Savaldi-Goldstein, 2013; Siddiqui et al., 2018). Механизм действия брассиностероидов до конца не изучен. Имеющиеся данные по участию ЭПБ в ответе на фитостресс, вызванный избыточным поступлением тяжелых металлов, недостаточны, чаще всего получены для сельскохозяйственных растений, мало показаны изменения морфометрических и биохимических показателей в градиенте концентраций.

Целью настоящего исследования стало изучение способности брассиностероидов снижать фитостресс от воздействия тяжелых металлов (меди, кадмия, цинка, стронция). Выбранные металлы являются широко распространенными загрязнителями окружающей среды. Медь и цинк необходимы для нормального роста и развития растений, но при избыточном поступлении становятся токсичными. Кадмий и стронций не имеют доказанной функции в метаболизме растений, причем кадмий чрезвычайно токсичен. Изучение стабильных изотопов стронция необходимо для оценки последствий загрязнения радиоактивным стронцием-90 (Zheng et al., 2016).

Материалы

В качестве тест-объекта выбрали ряску малую (*Lemna minor* L.). Этот вид широко применяется при химическом и радиационном загрязнении природных, сточных вод, в фиторемедиации водоемов. В работе использовали лабораторную культуру ряски малой Института биологии ФИЦ КНЦ УрО РАН. Ряска малая – однодольное покрытосеменное растение семейства рясковые. Вид имеет простое строение, состоит из вегетативного тела – фронда (в литературе также встречается: листец, листоветь, вайя, щиток, пластинка), а также одиночного корня. Фронды имеют в своем составе в основном губчатый мезофилл с большими воздушными мешками, что позволяет растениям плавать на поверхности воды (Цаценко, Пасхалиди, 2018). Проксимальная часть фронда ряски расщеплена двумя боковыми кармашками, в них закладываются вегетативные почки, дающие начало дочерним растениям при вегетативном размножении (Тахтаджян, 1982). Ряска малая – неукорененный плейстофит, плавающий на поверхности пресных водоемов, достаточно широко распространен. Вид используется как тест-объект в экологических экспериментах, мониторинге состояния природных и сточных вод благодаря своей неприхотливости, способности к быстрому росту, преимущественно вегетативному размножению, способности реагировать на небольшие изменения состава среды обитания.

Методы

Для культивирования лабораторной культуры использовали среду Штейнберга (Steinberg, 1946). Растения содержали в климатической камере (KBWF 240, Binder, Германия), при температуре 24 ± 0.1 °C, фотопериодичности 16 ч свет/8 ч темнота, 70 % влажности, интенсивность света 8000 люкс (холодно-белый свет люминесцентных ламп). Предварительно ряску выдерживали 24 часа в среде Штейнберга с добавлением ЭПБ с концентрацией 1.25 нмоль/л. В качестве источника гормона использовали препарат эпин-экстра (Нэст М). После предобработки растения помещали в экспериментальные растворы, содержащие тяжелые металлы в различных концентрациях: 3.15, 6.3, 12.6 мкмоль/л Cu^{2+} ; 5, 12.6, 37.8 мкмоль/л Cd^{2+} ; 6.3, 12.6, 79 мкмоль/л Zn^{2+} ; 632, 1100, 1580 мкмоль/л Sr^{2+} . Среда Штейнберга содержит 0.63 мкмоль/л Zn^{2+} , для эксперимента концентрации подбирали в 5, 8, 10, 20 и т. д. раз выше, чем в среде, для остальных ионов тестировали сходные концентрации. Медь, кадмий, цинк, стронций добавляли к среде в виде стерильных растворов $\text{CuCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, CdCl_2 , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$. Перед экспериментом с тяжелыми металлами протестировали препарат эпин-экстра. Результат семидневного теста подтвердил, что он не токсичен для ряски малой, в том числе не вызывает угнетения удельной скорости роста.

Для расчета морфометрических показателей отбирали колонии из 2–4 фрондов и переносили в стерильные стеклянные емкости. В начале эксперимента каждая тестовая емкость содержала по 9–12 растений. В соответствии с рекомендациями OCDE (2006) ряску выдерживали на экспериментальной среде 7 суток, затем проводили подсчет растений, число поврежденных фрондов (некрозы, хлорозы), измеряли их площадь, учитывали цвет, а также фиксировали прочие изменения в колониях ряски малой. Эксперимент проводили в трех повторностях.

Средняя удельная скорость роста (темп роста) – логарифметическое увеличение темпа роста (OECD, 2006).

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

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

N_j – переменная теста в опыте во время j ,

N_i – переменная теста в контроле во время i ,

t – период времени от i до j .

У растений из контрольной группы удвоение числа фрондов должно было происходить менее чем за 60 часов.

Расчет площади фрондов проводили по фотографиям, анализируя изображение до воздействия и через семь дней после с помощью программного обеспечения Image J ([NIH](http://nih.gov), USA).

Маркером окислительного стресса служил малоновый диальдегид (МДА). МДА образуется в клетках при разрушении полинасыщенных жирных кислот активными формами кислорода (АФК). Уровень МДА рассчитывали через 4 суток после начала воздействия (Uruç et al., 2012). 50 мг растительного материала растирали с кварцевым песком, затем добавляли 1.5 мл 20 % трихлоруксусной кислоты (ТХУ), центрифугировали при 10000 *g* в течение 15 мин. Далее смешали супернатант (0.3 мл) и 1.2 мл 0.5 % тиобарбитуровой кислоты (ТБК) в 20 % трихлоруксусной кислоте. Смесь инкубировали 30 минут при 95 °С, быстро охлаждали, чтобы остановить реакцию, затем центрифугировали 15 мин при 10000 *g*. Оптическую плотность определяли при 532 нм и 600 нм. В качестве контроля использовали раствор тиобарбитуровой кислоты в трихлоруксусной кислоте. Содержание МДА определяли по формуле:

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

где C_x – содержание МДА, нмоль/г сырой массы; E – оптическая плотность раствора; V_e – объем экстракта, взятый для анализа, мл; k – коэффициент молярной экстинкции МДА: $156 \text{ mM}^{-1} \times \text{см}^{-1}$; m_s – масса образца для экстракции (Молекулярно-генетические и биохимические методы..., 2012).

Уровень хлорофиллов и каротиноидов определяли через четверо суток после начала воздействия. Навеску растительного материала (50 мг) растирали с добавлением небольшого количества кварцевого песка (для лучшего измельчения растений), карбоната кальция (для нейтрализации эндогенных кислот) и 0.7 мг 96 % водного раствора этанола. Затем выдерживали 30 минут при температуре 4 °С. Полученный гомогенат центрифугировали 10 мин при 13000 *g*. Экстракт сливали в чистую пробирку. К осадку добавляли раствор этанола и снова центрифугировали. Добавление новой порции растворителя и центрифугирование повторяли до серой окраски осадка. Оптическую плотность проб определяли на спектрофотометре «КФК-2». Концентрацию пигментов рассчитывали по формуле (Lichtenthaler, 1987).

Статистическую обработку проводили с использованием программного пакета Statistica 6.0. Статистическую значимость отличий между параметрами в опыте и контроле определяли с помощью критерия Стьюдента, Манна – Уитни.

Результаты

Удельная скорость роста

Воздействие тяжелых металлов в отдельных рассматриваемых концентрациях приводило к снижению ростовых параметров ($p \leq 0.05$). Добавление 3.15, 6.3, 12.6 мкмоль/л меди снизило темпы роста на 26, 56, 77 % соответственно относительно интактного контроля ($p \leq 0.05$). Благодаря предварительной обработке растений ЭПБ токсичность в варианте с 12.6 мкмоль/л меди уменьшилась, темпы роста ряски относительно растений без предобработки выше на 23 % ($p \leq 0.05$) (рис. 1).

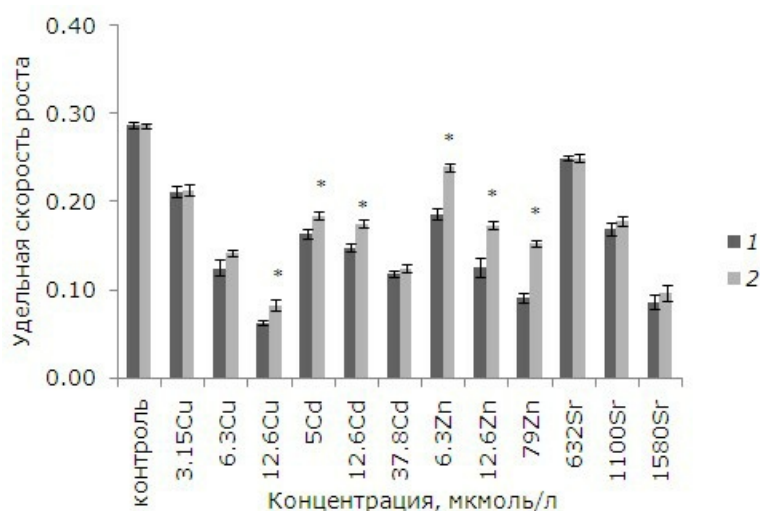


Рис. 1. Влияние 24-эпибрасинолида (эпб) на удельную скорость роста ряски малой при избытке меди, кадмия, цинка и стронция. * – отличия достоверны у растений, предобработанных 24-эпибрасинолидом, по сравнению с растениями без предобработки ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 1. The effect of 24-epibrassinolide (EPB) on the relative growth rate of *Lemna minor* L. with an excess of copper, cadmium, zinc and strontium. * – the differences are significant in plants pretreated with 24-epibrassinolide compared to plants without pretreatment ($p \leq 0.05$), Student's test

Медь является наиболее токсичным из рассматриваемых металлов. При равной концентрации 12.6 мкмоль/л меди, кадмия, цинка наименьшая удельная скорость роста была у растений после воздействия меди. На последнем месте в ряду токсичности стоит стронций. Ряд токсичности металлов по угнетению удельной скорости роста ряски: $\text{Cu} > \text{Cd} > \text{Zn} > \text{Sr}$.

При воздействии рассматриваемых концентраций кадмия (5, 12.6, 37.8 мкмоль/л) удельная скорость роста снизилась на 43, 52, 58 % относительно интактного контроля. После 5 и 12.6 мкмоль/л кадмия у растений, обработанных ЭПБ, удельная скорость роста выше, чем у необработанных ($p \leq 0.05$). При воздействии 6.3, 12.6, 79 мкмоль/л цинка удельная скорость роста снизилась на 35, 56, 68 % соответственно. У растений, которые предварительно помещали в среду с ЭПБ, снижение удельной скорости было не таким значительным. Удельная скорость роста у них на 22, 28, 40 % выше, чем у растений без предобработки. Однако предварительная обработка ЭПБ не снизила токсический эффект от стронция. В отличие от других металлов стронций менее токсичен, диапазон концентраций, приводящих к угнетению роста, на два порядка выше (632–1580 мкмоль/л).

Таким образом, предобработка ЭПБ позволила увеличить удельную скорость роста после воздействия цинка (во всех концентрациях), меди (12.6 мкмоль/л) и кадмия (5, 12.6 мкмоль/л).

Повреждение фрондов

При действии тяжелых металлов произошли изменения фрондов. При невысоких концентрациях начал разрушаться хлорофилл, появились хлорозы, в дальнейшем при увеличении химической нагрузки листья некротизировались. Доля фрондов с хлорозами и некрозами – важный диагностический признак при биотестировании.

Поврежденность фрондов зависит от концентрации тяжелых металлов. В контроле доля растений с хлорозами и некрозами не превышала 1 %. При воздействии на ряску 3.15 мкмоль/л меди она возросла до 14 %, при 3.15 и 6.3 мкмоль/л составила 100 %. После предобработки ЭПБ уровень повреждений снизился, но не для всех концентраций металла (рис. 2). При высоких концентрациях меди, кадмия и стронция, когда повреждены все фронды, предобработка ЭПБ не оказала положительного эффекта. При воздействии 5, 12.6 мкмоль/л кадмия предобработка ЭПБ позволила

снизить долю поврежденных фрондов с 39 до 31 % и с 94 до 67 % соответственно. Растений без видимых изменений стало больше в экспериментах с 3.15, 6.3 мкмоль/л Cu ($p \leq 0.05$). При воздействии низкой и средней концентраций стронция доля поврежденных фрондов снизилась благодаря ЭПБ в 2.3 и 1.3 раза соответственно. Из всех рассматриваемых тяжелых металлов лучше всего ЭПБ снизил токсичность цинка: уменьшение доли фрондов с некрозами и хлорозами произошло для всех концентраций.

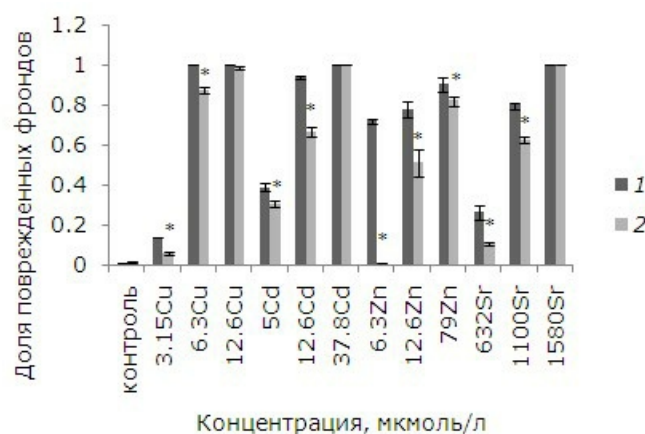


Рис. 2. Влияние 24-эпибрасинолида (эпб) на долю поврежденных фрондов ряски малой при избытке меди, кадмия, цинка и стронция. * – отличия достоверны у растений, предобработанных 24-эпибрасинолидом, по сравнению с растениями без предобработки ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 2. The effect of 24-epibrassinolide (EPB) on the proportion of damaged fronds of duckweed with an excess of copper, cadmium, zinc and strontium. * – the differences are significant in plants pretreated with 24-epibrassinolide compared to *Lemna minor* L. without pretreatment ($p \leq 0.05$), Mann – Whitney`s test

Таким образом, предобработка ЭПБ благоприятно отразилась на растениях во всех вариантах эксперимента, кроме высоких концентраций кадмия, стронция и меди.

Площадь фрондов

При воздействии тяжелых металлов на лабораторную культуру ряски малой изменилась площадь фрондов. При воздействии небольших, но «действующих» концентраций удельная скорость роста высокая, появляется достаточно дочерних растений, но с меньшей площадью, чем первоначальные, поэтому средняя площадь растений сокращается линейно в зависимости от концентрации тяжелого металла. При возрастании в среде для культивирования растений содержания токсиканта темпы роста падают. Выживаемость зачатков, т. е. способность развиваться в полноценное растение, снижается, новых растений появляется меньше, поэтому средняя площадь теперь близка к первоначальной. Предварительная обработка ЭПБ перед воздействием 632 мкмоль/л стронция способствовала увеличению площади фрондов относительно необработанных растений. Применение фитогормонов привело к повышению удельной скорости роста при воздействии меди, цинка (6.3, 12.6 мкмоль/л), появилось больше дочерних растений, меньших по размерам, но их средняя площадь уменьшилась (рис. 3).



Рис. 3. Влияние 24-эпибрасинолида (эпб) на площадь фрондов ряски малой при избытке меди, кадмия, цинка и стронция. S2/S1 – отношение площадей фрондов; S1 – первоначальная площадь фрондов, мм; S2 – площадь фрондов через 7 дней, мм. * – отличия достоверны у растений, предобработанных 24-эпибрасинолидом, по сравнению с растениями без предобработки ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 3. The effect of 24-epibrassinolide (EPB) on the fronds area of the duckweed with an excess of copper, cadmium, zinc and strontium. S2 / S1 is the area ratio of the fronds; S1 – the original area of fronds, mm; S2 – the area of fronds after 7 days, mm. * - the differences are significant for plants prepared with 24-epibrassinolide compared with plants without pretreatment ($p \leq 0.05$), Student's test

Содержание малонового диальдегида (МДА)

Окислительный стресс является причиной перекисного окисления липидов (ПОЛ), в результате нарушается структура клеточных мембран, снижается их пластичность, изменяется проницаемость. Одним из метаболитов при ПОЛ является малоновый диальдегид (МДА), и его увеличение показывает, что растения находятся в стадии высокого уровня окислительного стресса (Загоскина, Назаренко, 2016).

Брассиностероиды, по данным литературы (Zhao et al., 1990), снижают уровень окислительного стресса за счет стимулирования выработки антиоксидантов. Как показал анализ данных, снижение уровня МДА произошло только в варианте с высокой концентрацией стронция (1058 мкмоль/л). Медь – наиболее редокс-активный металл, поэтому уровень МДА у растений после воздействия меди выше по сравнению с другими металлами (Vidaković-Cifrek et al., 2015) (рис. 4). Избыток меди вызывает окислительный стресс у растений, при этом возрастает содержание высокотоксичных свободных радикалов (De Vos et al., 1991; Gupta et al., 1999; Luna et al., 1994; Shahid et al., 2014; Stohs, Bagchi, 1995). Предобработка ЭПБ привела к увеличению концентрации МДА в клетках после воздействия меди во всех вариантах эксперимента.



Рис. 4. Влияние 24-эпибрасинолида (эпб) на содержание малонового диальдегида (МДА) при избытке меди, кадмия, цинка и стронция. * – отличия достоверны у растений, предобработанных 24-эпибрасинолидом, по сравнению с растениями без предобработки ($p \leq 0.05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 4. The effect of 24-epibrassinolide (EPB) on the content of malondialdehyde (MDA) with an excess of copper, cadmium, zinc and strontium. * – the differences are significant in plants pretreated with 24-epibrassinolide compared to *Lemna minor* L. without pretreatment ($p \leq 0.05$), Mann – Whitney`s test

Содержание фотосинтетических пигментов

При высоких уровнях тяжелых металлов тормозились рост и развитие, появились хлорозы и некрозы. Как показал анализ данных, воздействие ионов меди, кадмия, цинка в выбранных концентрациях и 1.58 ммоль/л стронция привело к снижению содержания хлорофилла а относительно контрольных растений. У обработанных ЭПБ растений после воздействия 12.6 мкмоль/л кадмия и цинка уровень хлорофилла выше, чем у необработанных, на 14.5 и 31 % соответственно ($p \leq 0.05$). У лабораторной культуры после воздействия ЭПБ и 12.6 мкмоль/л меди содержание хлорофилла а, наоборот, понизилось на 31 % (рис. 5). Разнонаправленные эффекты наблюдаются после ЭПБ и при анализе содержания хлорофилла b. Предобработка перед воздействием 6.3 мкмоль/л меди привела к снижению токсического воздействия, содержание хлорофилла b увеличилось на 18.7 %, а при 3.15 и 12.6 мкмоль/л, наоборот, уменьшилось на 16.1 и 22.5 % соответственно (рис. 6). Снижение уровня хлорофилла b на 11.1 % по сравнению с необработанными растениями произошло и у растений, подвергшихся воздействию 1580 мкмоль/л стронция.

Уровень каротиноидов повысился у предобработанных ЭПБ растений после 12.6 мкмоль/л кадмия, цинка и 6.3 мкмоль/л меди ($p \leq 0.05$). После воздействия высоких концентраций меди, цинка, которые вызывают у 100 % растений повреждения фрондов, содержание каротиноидов выше у необработанных ЭПБ растений (рис. 7).

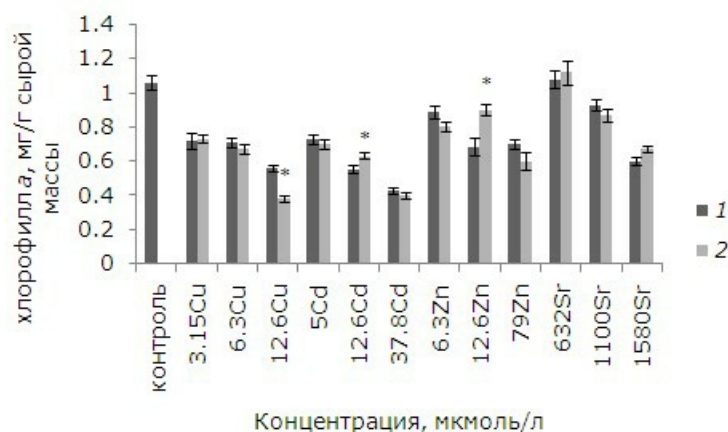


Рис. 5. Влияние 24-эпибрасинолида (эпб) на содержание хлорофилла а при избытке меди, кадмия, цинка и стронция. * – отличия достоверны у растений, предобработанных 24-эпибрасинолидом, по сравнению с растениями без предобработки ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 5. Effect of 24-epibrassinolide (EPB) on the content of chlorophylla with an excess of copper, cadmium, zinc and strontium. * – the differences are significant in *Lemna minor* L. pretreated with 24-epibrassinolide compared to plants without pretreatment ($p \leq 0.05$), Student's test

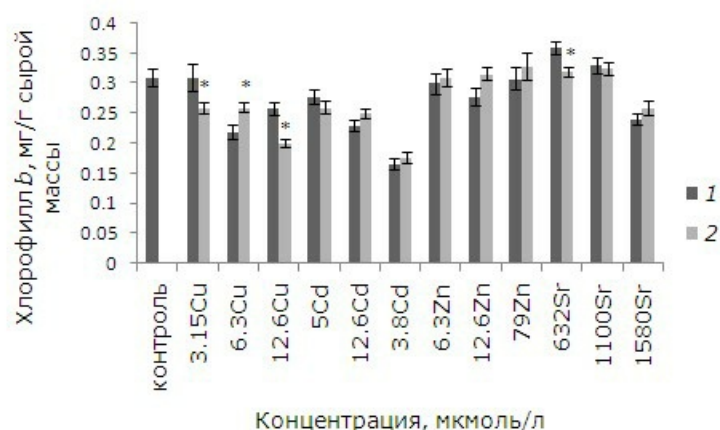


Рис. 6. Влияние 24-эпибрасинолида (эпб) на содержание хлорофилла *b* при избытке меди, кадмия, цинка и стронция. * – отличия достоверны у растений, предобработанных 24-эпибрасинолидом, по сравнению с растениями без предобработки ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 6. The effect of 24-epibrassinolide (EPB) on the content of chlorophyll *b* with an excess of copper, cadmium, zinc and strontium. * – the differences are significant in *Lemna minor* L. pretreated with 24-epibrassinolide compared to plants without pretreatment ($p \leq 0.05$), Student's test



Рис. 7. Влияние 24-эпибрасинолида (эпб) на содержание каротиноидов при избытке меди, кадмия, цинка и стронция. * – отличия достоверны у растений, предобработанных 24-эпибрасинолидом, по сравнению с растениями без предобработки ($p \leq 0.05$), критерий Стьюдента

Fig. 7. The effect of 24-epibrassinolide (EPB) on the content of carotenoids with an excess of copper, cadmium, zinc and strontium. * – the differences are significant in *Lemna minor* L. pretreated with 24-epibrassinolide compared to plants without pretreatment ($p \leq 0.05$), Student's test

Обсуждение

Основатель биогеохимии В. И. Вернадский в начале XX в. писал о значительной роли геохимических особенностей местности в морфологии и жизнедеятельности живых организмов (Вернадский, 1978). Он подчеркивал, что многие эволюционные изменения видов произошли «в связи с определенными свойствами химической среды, в которой они живут». Растения обладают эволюционно сложившейся системой защиты от стрессоров для адаптации к среде обитания, поэтому способны выжить при изменении ее условий. Изучение способности растений справляться с избытком различных химических веществ необходимо в связи с возросшим уровнем загрязнения почвы, воды, воздуха различными поллютантами, в том числе и тяжелыми металлами.

Тяжелые металлы оказывают значительное воздействие на растительный организм. Они способны связываться с ионами сульфгидрильных групп в белках, ингибировать активность или разрушать ферментные структуры (Hall, 2002). Поступление тяжелых металлов в клетку вызывает окислительный стресс, что провоцирует образование активных форм кислорода (АФК), таких как радикалы супероксида, пероксида, гидроксильного иона (Marschner, 1995). АФК разрушают мембраны за счет перекисного окисления липидов. Однако растения оснащены системой антиоксидантов для удаления АФК и могут адаптироваться к воздействию тяжелых металлов (Salin, 1988). Растительные фитогормоны регулируют производство антиоксидантов при действии тяжелых металлов, а также блокируют их поступление (Ashraf, Foolad, 2007). По литературным данным, брассиностероиды снижают уровень окислительного стресса. Применение ЭПБ уменьшало окислительную деградацию в клеточных органеллах и содержание МДА путем модуляции продукции антиоксидантов (Zhao et al., 1990). Есть сведения, что ЭПБ присоединяется к мембранным белкам и АФК, исключая вероятность ПОЛ (Cao et al., 2005). Экзогенное применение брассиностероидов модифицировало антиоксидантные ферменты (супероксиддисмутазу, каталазу, глутатионпероксидазу, аскорбатпероксидазу), неферментативные антиоксиданты (аскорбиновую кислоту, токоферолы, каротиноиды, глутатион). При связывании с мембранными участками ЭПБ усиливал ферментную и метаболическую активность и снижал токсичность тяжелых металлов (Хрипач и др., 1995). Брассиностероиды способны оказывать влияние на другие гормоны. Внесение экзогенного ЭПБ приводило к сдвигам в гормональном статусе (Bajguz, Hayat, 2009; Saini et al., 2013). Механизмы протекторного действия брассиностероидов до конца еще не изучены.

В данной работе изучено воздействие различных концентраций меди, кадмия, цинка и стронция на растения, предварительно на сутки помещенные в среду с добавлением ЭПБ. В результате эксперимента были получены противоречивые данные. Положительный эффект от применения ЭПБ наблюдался в увеличении удельной скорости роста, снижении доли растений с хлорозами и некрозами после воздействия отдельных тяжелых металлов в определенных концентрациях. Но после совместного использования ЭПБ и меди увеличилась продукция МДА. Произошло изменение содержания каротиноидов и хлорофиллов.

Медь – необходимый для жизнедеятельности растений элемент, но его избыток вызывает хлорозы и некрозы, задержку и ингибирование роста корней, побегов, листьев. В условиях избытка металла центральный ион молекулы хлорофилла Mg^{2+} замещается медью, что приводит к ухудшению функции хлорофильных комплексов, потому что металлозамещенный хлорофилл не подходит для фотосинтеза (Kürper, Kroneck, 2005). Снижение содержания хлорофилла и изменение структуры хлоропластов и состава тиллакоидных мембран были найдены в листьях шпината, риса, пшеницы, фасоли, опегано (Bazynski et al., 1988; Lidon, Henriques, 1991, 1993; Ciscato et al., 1997; Pätsikkä et al., 1998). На клеточном уровне избыток меди может инактивировать и нарушить структуру белка в результате неизбежного связывания с сульфгидрильными группами, тем самым ингибируя активность фермента. Токсичность может возникнуть вследствие индукции дефицита других эссенциальных ионов, нарушения процессов клеточного транспорта и окислительного стресса (Yruela, 2009). У ряски начиная с 0.3 мкмоль/л меди происходило снижение удельной скорости роста, увеличение доли поврежденных растений, концентрации МДА. Предварительная обработка ЭПБ способна смягчить токсическое действие меди. Темпы роста выше у обработанных растений по сравнению с необработанными при воздействии 12.6 мкмоль/л меди, доля растений с хлорозами и некрозами снижалась после 3.15 и 6.3 мкмоль/л меди. Уровень хлорофилла *b*, каротиноидов у растений после ЭПБ увеличился в экспериментах с 6.3 мкмоль/л меди ($p \leq 0.05$). У ряски наиболее чувствительны зачатки новых растений, поэтому стимулирование роста ЭПБ привело к появлению растений с более низкой площадью фронтов. По литературным данным, ЭПБ способен снижать окислительный стресс. Но, по результатам данного эксперимента, уровень

МДА выше у растений после ЭПБ по сравнению с необработанными ($p \leq 0.05$). Уровень хлорофилла *a* и каротиноидов выше у необработанных растений после воздействия 12.6 мкмоль/л меди.

Кадмий является переходным элементом с атомным весом 112.4 г, имеет 2 валентности, поэтому высоко реактивен по своей природе. Это необязательный элемент для живых организмов, хорошо усваивается растениями и влияет на морфологию, структурные, биохимические и физиологические функции (Ekmekci et al., 2008). Кадмий провоцирует развитие окислительного стресса, регулируя ферментативные и неферментативные антиоксиданты, которые обезвреживают АФК и обеспечивают выживаемость растений (Shahzad et al., 2018). Применение брассиностероидов снижало токсическое воздействие кадмия в *Raphanus sativus* L. за счет повышения уровня свободного пролина, повышения активности антиоксидантных ферментов, таких как каталаза, супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза (Anuradha, Rao, 2007). В данном исследовании положительный эффект по снижению токсического действия ЭПБ наблюдали после воздействия 5, 12.6 мкмоль/л кадмия: увеличилась удельная скорость роста ряски малой и снизился уровень повреждений фрондов. Применение фитогормона привело к повышению содержания хлорофилла *b*, каротиноидов у растений после 12.6 мкмоль/л. Но после ЭПБ у растений ниже по сравнению с необработанными концентрация каротиноидов при 37.8 мкмоль/л кадмия.

Цинк – эссенциальный микроэлемент, участвует в белковом, углеводном и фосфорном обмене, в биосинтезе витаминов и ауксинов, выступает в качестве кофактора или компонента нескольких ферментов, связанных с синтезом белков, а также нуклеиновых кислот и липидов, играет важную роль в поддержании целостности плазматических мембран, тем самым снижая окислительный стресс от присутствия токсикантов. Избыток цинка ингибирует рост и развитие растений (Елькина, 2009; Rout, Das, 2003). Применение ЭПБ при избытке цинка уменьшило его токсичность (Ramakrishna, Rao, 2012) благодаря смягчению окислительного стресса. Эффективность брассиностероидов и их накопление для хлореллы располагаются в следующем порядке: $Zn > Cd > Pb > Cu$ (Bajguz, 2000, 2002). Как для хлореллы, лучше всего ЭПБ снизил токсическое действие на ряску от избытка цинка. Во всех вариантах эксперимента у предобработанных гормоном растений увеличилась удельная скорость роста, при этом средняя площадь растений снизилась, стало меньше фрондов с хлорозами и некрозами. Положительный эффект был и в увеличении содержания хлорофилла *a*, каротиноидов после воздействия 12.6 мкмоль/л цинка. Уровень каротиноидов у ряски после применения ЭПБ ниже, чем у необработанных растений после 6.3 мкмоль/л цинка.

Стронций – щелочноземельный металл II группы, имеет стабильные (Sr-84, 86, 87, 88) и радиоактивные (Sr-85, 89, 90) изотопы. Химическое и биохимическое поведение стронция и радиостронция схожи в почве и воде. Стронций для растений не существенен, но способен замещать кальций и вызывать его недостаток в организме (Miller et al., 1993). Находясь в избытке, он вызывает окислительный стресс, что было показано на примере редьки посевной (Wang et al., 2012), ряски малой (Боднарь и др., 2018). Данных по механизму действия брассиностероидов при избытке стронция в литературе нет. Как показали результаты настоящего исследования, благодаря ЭПБ снизился уровень поврежденных растений (при 632, 1100 ммоль/л), увеличилась площадь фрондов (при 632 мкмоль/л). Показано смягчение окислительного стресса, концентрация МДА (при 1580 мкмоль/л) ниже, чем у растений без предварительного культивирования в среде с ЭПБ. При этом уровень хлорофилла *b* и каротиноидов после воздействия 632 мкмоль/л стронция оказался выше у растений, выращенных без применения ЭПБ.

Заключение

Применение ЭПБ повысило стрессоустойчивость ряски малой к действию тяжелых металлов, но эффективность зависела от концентрации металла. Окончательно неизвестно, модулируют ли брассиностероиды прямую или косвенную

реакцию растений на окислительный стресс. Уровень МДА снизился в варианте 1580 мкмоль/л стронция. Предварительное применение экзогенного ЭПБ в условиях медного стресса привело к увеличению темпов роста, снижению доли растений с хлорозами и некрозами, но при этом повысилось содержание МДА, снизился уровень фотоассимилирующих пигментов при отдельных концентрациях меди. Наиболее эффективен ЭПБ при цинковом стрессе: во всех концентрациях увеличились темпы роста, снизилась доля поврежденных фрондов.

Библиография

- Боднарь И. С., Чебан Е. В., Зайнуллин В. Г. Особенности воздействия ионов меди и стронция на ряску малую (*Lemna minor* L.) // Принципы экологии. 2018. № 2. С. 3–21.
- Вернадский В. И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 363 с.
- Елькина Г. Я. Поведение цинка в системе почва-растение в условиях европейского Северо-Востока // Агрохимия. 2009. № 11. С. 57–64.
- Ефимова М. В. Физиологические механизмы повышения солеустойчивости растений *Solanum tuberosum* L. брасиностероидами в зависимости от способа воздействия // Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды: Сборник материалов Годичного собрания Общества физиологов растений России, Всероссийской научной конференции с международным участием и школы молодых ученых, Иркутск, 10–15 июля 2018 г. Иркутск: Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2018. Ч. I. С. 316–318.
- Ефимова М. В., Савчук А. Л., Хасан Дж. А. К., Литвиновская Р. П., Хрипач В. А., Холодова В. П., Кузнецов Вл. В. Физиологические механизмы повышения солеустойчивости растений рапса брасиностероидами // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 6. С. 778–789.
- Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник МГПУ. Сер.: Естественные науки. 2016. № 2. С. 9–23.
- Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / Под ред. Вл. В. Кузнецова, В. В. Кузнецова, Г. А. Романова. М.: БИНОМ, 2012. С. 348–349.
- Тахтаджян А. Л. Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982. С. 493–500.
- Хрипач В. А., Жабинский В. Н., Лахвич Ф. А. Перспективы практического применения брасиностероидов – нового класса фитогормонов: Обзор // Сельскохозяйственная биология. Сер.: Биология растений. 1995. № 1. С. 3–11.
- Цаценко Л. В., Пасхалиди В. Г. Рясковые как модельный объект в биотестировании водной и почвенной среды // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. 2018. Вып. 4 (176). С. 146–151.
- Ashraf M., Foolad M. R. Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress resistance // Environmental and Experimental Botany. 2007. Vol. 59. P. 206–216.
- Akram R., Natasha, Fahad S., Hashmi M. Z., Wahid A., Adnan M., Mubeen M., Khan N., Rehmani M., Awais M., Abbas M., Shahzad K., Ahmad S., Hammad H. M., Nasim W. Trends of electronic waste pollution and its impact on the global environment and ecosystem // Environmental Science and Pollution Research Serves the International. 2019. № 17. P. 16923–16938. DOI: 10.1007/s11356-019-04998-2
- Ali B., Hasan S. A., Hayat S., Hayat Q., Yadav S., Fariduddin Q., Ahmad A. A. Role for brassinosteroids in the amelioration of aluminium stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek) // Environmental and Experimental Botany. 2008. Vol. 62. № 2. P. 153–159.
- Anuradha S., Rao S. S. R. Effect of brassinosteroids on radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings growing under cadmium stress // Plant, Soil and Environmental. 2007. Vol. 53. P. 465–472.
- Bajguz A. Blockade of heavy metals accumulation in *Chlorella vulgaris* cells by 24-epibrassinolide // Plant Physiology and Biochemistry. 2000. Vol. 38. P. 797–801.
- Bajguz A. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatin synthesis in

Chlorella vulgaris // Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 159. P. 321–324.

Bajguz A., Hayat S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses // Plant Physiology and Biochemistry. 2009. Vol. 47. № 6. P. 1–8.

Bajguz A., Tretyn A. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants // Phytochemistry. 2003. Vol. 62. № 7. P. 1027–1046.

Baszynski T., Tukendorf A., Ruszkowska M., Skórzynska E., Maksymiec W. Characteristics of the photosynthetic apparatus of copper nontolerant spinach exposed to excess copper // Journal of Plant Physiology. 1988. Vol. 132. P. 708–713.

Breivik K., Armitage J. M., Wania F., Sweetman A. J., Jones K. C. Tracking the global distribution of persistent organic pollutants accounting for E-waste exports to developing regions // Environmental Science and Technology. 2016. Vol. 50. P. 798–805.

Cao S., Xu Q., Cao Y., Qian K., An K., Zhu Y., Binzeng H., Zhao H., Kuai B. Loss of function mutations in DET2 gene lead to an enhanced resistance to oxidative stress in Arabidopsis // Physiologia Plantarum. 2005. Vol. 123. P. 57–66.

Choudhary S. P., Yu J. Q., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L. S. Benefits of brassinosteroid crosstalk // Trends in Plant Science. 2012. Vol. 17. P. 594–605.

Ciscato M., Valcke R., van Loven K., Clijsters H., Navari-Izzo F. Effects of in vivo copper treatment on the photosynthetic apparatus of two *Triticum durum* cultivars with different stress sensitivity // Physiologia Plantarum. 1997. Vol. 100. P. 901–908.

Clouse S. D., Sasse J. M. Brassinosteroids: Essential Regulators of Plant Growth and Development // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1998. Vol. 49. P. 427–451.

De Vos C. H. R., Schat H., De Waal M. A. M., Voojjs R., Ernst W. H. O. Increased resistance to copper-induced damage of the root cell plasmalemma in copper tolerant *Silene cucubalus* // Physiologia Plantarum. 1991. Vol. 82. P. 523–528.

Ekmekci Y., Tanyolaç D., Ayhan B. Effects of cadmium on antioxidant enzyme and photosynthetic activities in leaves of two maize cultivars // Journal of Plant Physiology. 2008. Vol. 165. P. 600–611.

Efimova M. V., Vankova R., Kusnetsov V. V., Litvinovskaya R. P., Zlobin I. E., Dobrev P., Vedenicheva N. P., Sauchuk A. L., Karnachuk R. A., Kudryakova N. V., Kuznetsov V. V. Effects of 24-epibrassinolide and green light on plastid gene transcription and cytokinin content of barley leaves // Steroids. 2017. Vol. 120. P. 32–40.

Fariduddin Q., Yusuf M., Ahmad I., Ahmad A. Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses // Biologia Plantarum. 2014. Vol. 58. P. 9–17.

Faulkner E. B., Schwartz R. J. High performance pigments. N. Y.: John Wiley and Sons, 2009. 516 p.

Fridman Y., Savaldi-Goldstein S. Brassinosteroids in growth control: How, when and where // Plant Science. 2013. Vol. 209. P. 24–31.

Hall J. L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // Journal of Experimental Botany. 2002. № 53. P. 1–11.

Gupta M., Cuypers A., Vangronsveld J., Clijsters H. Copper affects the enzymes of the ascorbate-glutathione cycle and its related metabolites in the roots of *Phaseolus vulgaris* // Physiologia Plantarum. 1999. Vol. 106. P. 262–267.

Janeczko A., Koscielniak J., Pilipowicz M., Szarek-Lukaszewska G., Skoczowski A. Protection of winter rape photosystem 2 by 24-epibrassinolide under cadmium stress // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 293–298.

Küpper H., Kroneck P. M. H. Heavy metal uptake by plants and cyanobacteria // Metal Ions in Biological Systems. 2005. Vol. 44. P. 97–144.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. № 148. P. 350–382.

Lidon F. C., Henriques F. S. Limiting step in photosynthesis of rice plants treated with varying copper levels // Journal of Plant Physiology. 1991. Vol. 138. P. 115–118.

Lidon F. C., Henriques F. S. Changes in the thylakoid membrane polypeptide patterns triggered by excess Cu in rice // Photosynthetica. 1993. Vol. 28. P. 109–117.

Luna C. M., González C. A., Trippi V. S. Oxidative damage caused by excess of copper in

oat leaves // *Plant & Cell Physiology*. 1994. Vol. 35. P. 11–15.

Mandava N. B. Plant growth-promoting brassinosteroids // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1988. Vol. 39. № 1. P. 23–52.

Marschner H. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, 1995. 889 p.

Miller E. K., Blum J. D., Friedland A. J. Determination of soil exchangeable cation loss and weathering rates using Sr isotopes // *Nature*. 1993. Vol. 362. P. 438–441.

OECD Guidelines for the testing chemicals. *Lemna* sp. Growth Inhibition Test. Organisation for Economic Co-operation and Development. Paris, 2006.

Pätsikkä E., Aro E.-M., Tyystjärvi E. Increase in the quantum yield of photoinhibition contributes to copper toxicity in vivo // *Plant Physiology*. 1998. Vol. 117. P. 619–627.

Ramakrishna B., Rao S. S. R. 24-Epi brassinolide alleviated zinc-induced oxidative stress in radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings by enhancing antioxidative system // *Plant Growth Regulators*. 2012. Vol. 68. P. 249–259.

Rout G. R., Das P. Effect of metal toxicity on plant growth and metabolism // *Agronomie*. 2003. Vol. 23. P. 3–11.

Saini S., Sharma I., Kaur N., Pati P. K. Auxin – a master regulator on plant root development // *Plant Cell Reports*. 2013. Vol. 32. № 6. P. 741–757.

Salin M. L. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast // *Physiologia Plantarum*. 1988. Vol. 72. P. 681–689.

Shahid M., Pourrut B., Dumat C., Nadeem M., Aslam M., Pinelli E. Heavy-metal-induced reactive oxygen species: phytotoxicity and physicochemical changes in plants // *Reviews Environmental Contamination Toxicology*. 2014. Vol. 232. P. 1–44.

Shahzad B., Tanveer M., Che Z., Rehman A., Alam Cheema S., Sharma A., Song H., Rehman S., Zhaorong D. Role of 24-epibrassinolide (EBL) in mediating heavy metal and pesticide induced oxidative stress in plants: A review // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2018. Vol. 147. P. 935–944.

Siddiqui H., Hayat S., Bajguz A. Regulation of photosynthesis by brassinosteroids in plants // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2018. Vol. 40 (3). P. 59.

Steinberg R. Mineral requirement of *Lemna minor* L. // *Plant Physiol*. 1946. Vol. 21. P. 42–48.

Stohs S. J., Bagchi D. Oxidative mechanisms in the toxicity of metal ions // *Free Radical Biology & Medicine*. 1995. Vol. 18. P. 321–336.

Uruç Parlac K., Demirezen Yılmaz D. Response of antioxidant defences to Zn stress in three duckweed species // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2012. № 85. P. 52–58.

Vidaković-Cifrek Ž., Tkalec M., Šikić S., Tolić S., Lepeduš H., Pevallek-Kozlina B. Growth and photosynthetic responses of *Lemna minor* L. exposed to cadmium in combination with zinc or copper // *Archives of Industrial Hygiene and Toxicology*. 2015. Vol. 66. P. 141–152.

Wang D., Wen F., Xu C., Tang Y., Luo X. The uptake of Cs and Sr from soil to radish (*Raphanus sativus* L.) – potential for phytoextraction and remediation of contaminated soils // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2012. Vol. 110. P. 78–83.

Xia X. J., Zhang Y., Wu J. X., Wang J. T., Zhou Y. H., Shi K., Yu Y. L., Yu J. Q. Brassinosteroids promote metabolism of pesticides in Cucumber // *Journal of agricultural and food chemistry*. 2009. Vol. 57. P. 8406–8413.

Yuan Z., Luo T., Liu X., Hua H., Zhuang Y., Zhang X., Zhang L., Zhang Y., Xu W., Ren J. Tracing anthropogenic cadmium emissions: From sources to pollution // *Science Total Environment*. 2019. P. 87–96.

Yruea I. Copper in plants: acquisition, transport and interactions // *Functional Plant Biology*. 2009. Vol. 36. P. 409–430.

Zhao Y. J., Xu R. J., Luo W. H. Inhibitory effects of abscisic acid on epibrassinolide-induced senescence of detached cotyledons in cucumber seedlings // *Chinese Science Bulletin*. 1990. Vol. 35. P. 928–931.

Zheng G., Pemberton R., Li P. // Bioindicating potential of strontium contamination with Spanish moss *Tilandsia usneoides* // *Journal of Environmental Radioactivity*. 2016. Vol. 152. P. 23–27.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН «Механизмы биогенной миграции радионуклидов и закономерности возникновения отдаленных последствий, индуцированных у растений и животных в условиях хронического радиационного и химического воздействия», № ГР АААА-А18-118011190102-7.

THE EFFECT OF 24-EPIBRASSINOLIDE ON GROWTH RATES, LEVEL OF OXIDATIVE STRESS AND PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN LITTLE DUCKWOOD (*LEMNA MINOR* L.) AFTER EXPOSURE TO HEAVY METALS

BODNAR
Irina Sergeevna

Ph.D., Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28, Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia), bodnar-irina@mail.ru

CHEBAN
Evgenia Vasilyevna

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya st., 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia), cheban.e@ib.komisc.ru

Keywords:

Lemna minor, 24-epibrassinolide, heavy metals, strontium, cadmium, copper, zinc, oxidative stress

Received on:

24 July 2019

Published on:

14 March 2020

Summary:

One of the mechanisms for reducing the toxic effect of excess heavy metals is the production of plant phytohormones brassinosteroids (Mandava et al., 1988). Exogenous use of 24-epibrassinolide had a positive effect on the growth and development of various plant species under the action of abiotic factors. In this study, we studied the possibility of 24-epibrassinolide to mitigate phytostress in duckweed with excessive intake of copper, cadmium, zinc, and strontium. Preliminary cultivation of a laboratory culture of little duckweed in the medium with 24-epibrassinolide allowed to increase the growth rate and reduce the share of damaged plants in experiments with zinc (6.3–79 $\mu\text{mol/l}$), copper (12.6 $\mu\text{mol/l}$) and cadmium (5, 12.6 $\mu\text{mol/l}$). The range of effectiveness in exogenous intake of brassinosteroids to reduce the toxicity of heavy metals for duckweed is as follows: $\text{Zn} > \text{Cd} > \text{Cu} > \text{Sr}$. Against the background of improved growth and morphometric parameters, the reduction of oxidative stress occurred only in experiments with a high concentration of strontium (1580 $\mu\text{mol/l}$). The level of malondialdehyde (MDA) in plants when combined with 24-epibrassinolide and copper ions was higher than only when adding metal ($p \leq 0.05$). There was a change in the content of carotenoids and chlorophylls. The use of brassinosteroids allowed to reduce the loss of chlorophyll and carotenoids under the action of 12.6 $\mu\text{mol/l}$ of cadmium and zinc ($p = 0.05$). However, at certain concentrations of heavy metals (for example, 12.6 $\mu\text{mol/l}$ of copper), the content of photoassimilating pigments and carotenoids in plants pretreated with 24-epibrassinolide was lower than in untreated plants ($p \leq 0.05$).



УДК 576.895.132

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ НЕМАТОДЫ *RHABDIAS BUFONIS* (NEMATODA: *RHABDIASIDAE*) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН

ВАККЕР
Виктор Георгиевич

кандидат биол. наук, Павлодарский педагогический
институт (140000, Павлодар, ул. Мира, 60),
vgwacker@gmail.com

Ключевые

слова: Ключевые
слова: нематоды,
Rhabdias bufonis,
Rhabdiasidae,
остромордая
лягушка, степная
зона, Казахстан

Рецензент:

О. В. Минеева

Получена:

15 декабря 2019
года

Подписана к печати:

20 марта 2020
года

Аннотация. Одним из претендентов на роль модельного вида при изучении вопросов биологии и эволюции гельминтов является нематода *R. bufonis*. Для такого статуса накоплено недостаточно сведений о зараженности нематодой хозяев в биотопах разных ландшафтов, по многолетней, сезонной и половозрастной динамике численности гельминта, по особенностям цикла развития в естественных условиях и при антропогенном загрязнении. В представленной работе приводятся данные по заражению остромордой лягушки из 14 биотопов степной зоны Республики Казахстан. Сведения получены в результате вскрытия 2637 экз. *R. arvalis*. Почти половина хозяев отловлены на экспериментальной площадке (0.5-0.7-500 м) в пойме р. Иртыш, где 14 лет проводили гельминтологический мониторинг *R. arvalis*. По уровню экстенсивности заражения хозяина, величине индекса обилия, соотношению фактической и теоретической численности нематоды выделяются три группы биотопических выборок: с высоким, средним и малым значением параметров заражения. Инвазированность амфибии *R. bufonis* определяется наличием и величиной в биотопах зон с увлажненным и обогащенным кислородом субстратом. Часть Л4 *R. bufonis* на пути к легким остромордой лягушки застревает в мелких сосудах, выходит в полость тела и накапливается. Гельминты в полости тела растут в длину, но половые органы у них не развиваются. Зараженность лягушек нематодой зависит от времени взятия выборок, возраста и, в меньшей степени, пола отловленных особей. Самые высокие значения экстенсивности инвазии легких и полости тела хозяина и численности гельминта в естественных условиях поймы р. Иртыш и в антропогенных биотопах отмечены в мае и сентябре, самые низкие – в июле. Минимальная численность *R. bufonis* и экстенсивность инвазии легких *R. arvalis* характерны для младших возрастных групп (длина тела 13.0–30.0 мм), максимальная – для старших групп (длина тела > 36.1 мм). Полость тела хозяина заражена больше у молодых особей *R. arvalis*, у крупных – меньше. Хоминг (Homing), или доля *R. bufonis*, успешно заселивших легкие сеголеток, равен 42.3 %, а самых крупных амфибий – 87.7 %. В пойме р. Иртыш и в антропогенных биотопах г. Павлодара в течение одного сезона нематода дважды реализует цикл развития. Первый, весенне-летний,

осуществляется в мае – июле каждого текущего сезона. Постинвазионные личинки весеннего поколения, проникшие в полость тела *R. arvalis*, остаются там в течение 2.5–3 месяцев. Весеннее поколение паразитических самок нематоды сохраняется в легких дольше, некоторая часть особей сливается с сезонным потоком осенней генерации гельминта. Развитие последней проходит в два этапа. В течение первого этапа развиваются все свободно живущие стадии нематоды. Он заканчивается заражением легких и полости тела хозяина. Дальнейшее развитие прерывается зимним покоем лягушки и ее паразитов. Последняя часть осеннего цикла развития нематоды при теплой осени (август – сентябрь) осуществляется в течение одного месяца. Второй этап жизненного цикла *R. bufonis* – выделение самками яиц в легкие лягушек – заканчивается в начале следующего сезона. Второй цикл развития гельминта, включая время зимнего покоя, длится 11–13 месяцев. *R. bufonis* относится к видам с оппортунистическими популяциями. Многолетние волны численности нематоды и зараженности легких и полости тела *R. arvalis* осуществляются в пойме р. Иртыш синхронно, с периодом в 3–4 года.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Rhabdias – самая крупная родовая совокупность в семействе нематод *Rhabdiasidae*. Во всех зоогеографических областях кроме Антарктики насчитывается 84 представителя рода (Kuzmin et al., 2014). Одним из наиболее распространенных видов рода является *Rhabdias bufonis* (Schrunk, 1788) – паразит земноводных (*Bombina*, *Pelobates*, *Bufo*, *Rana*, *Pelophylax* и *Amietophrynus*) (Кузьмин, 1995; Kuzmin, Tkach, 2019). У амфибий, ведущих наземный образ жизни, названный вид зачастую является доминирующим в сообществах гельминтов (Ваккер, Тарасовская, 1988; Ибрагимова, 2013; Жигилева, 2017). *R. bufonis* распространен от восточных областей России (Однокурцев, Седалищев, 2008; Щепина, Балданова, 2010) до западных районов Франции (Combes et al., 1971). Вид описан у озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) на Балканах (Spieler, 1994), у обыкновенной (*Bufo bufo*) и зеленой жаб (*B. viridis*) в Турции (Düşen, 2011), у африканской жабы *Amietophrynus regularis* = *Sclerophrys regularis* из Египта (Morsy et al., 2018). В Казахстане *R. bufonis* найден у обыкновенной и зеленой жаб, озерной, травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек (Соболева, 1975; Ваккер, Тарасовская, 1988; Ваккер и др., 1990; Аралханова, 2010; Тарасовская, 2016).

Развитие, морфология, систематика, распространение и многие другие стороны биологии гельминта изучены достаточно хорошо. Считается, что *R. bufonis* подходит для роли модельного вида при изучении ряда общих вопросов биологии и эволюции гельминтов (Буракова, 2010; Тарасовская, 2013; Langford, Janovy, 2009; Nigon, Felix, 2017). Однако для модельного вида в экологии *R. bufonis* недостаточно современных сведений о зараженности хозяев в разных биотопах и ландшафтах, мало данных по многолетней, сезонной и половозрастной динамике численности нематоды, в частности, в популяциях *R. arvalis* из степной зоны Казахстана. В большинстве источников обсуждается зараженность легких, форма нематоды, обитающая в полости тела (Л4), остается без внимания. Скудны данные, освещающие особенности цикла развития нематоды в естественных и антропогенных биотопах. Предлагаемая работа призвана восполнить указанные пробелы.

Материалы

Гельминтологический материал получен от вскрытия *R. arvalis* (2637 экз.),

отловленных ручным методом в 14 биотопах степной зоны Республики Казахстан (Павлодарская область). Биотоп Усолка, в котором в течение 1984–1997 гг. проводили гельминтологический мониторинг, находится в правобережной пойме реки Иртыш, в 15 км выше города Павлодара (52°12'32.15" СШ и 77°01'05.70" ВД). Лягушки собраны на площадке длиной 500 м и шириной 0.5–7.0 м. Для изучения сезонной динамики зараженности *R. arvalis* в 1984–1988 гг. с мая по сентябрь на площадке делали по одной ежемесячной выборке. В остальные годы брали одну – четыре пробы в сезон. В трех учетных точках сезонные сборы *R. arvalis* проведены в 1987–1988 гг., а разовые – в 1986 г. Одна из них – Черноярка – расположена в правобережной пойме Иртыша, но 25 км ниже г. Павлодара. *R. arvalis* добыты среди растительности на берегах водоема, ежегодно пересыхающего к концу июня. Три километра восточнее Усольского биотопа в зеленом поясе г. Павлодара находится пункт Яблонька, где *R. arvalis* собраны около заполненного водой понижения рельефа, оставшегося после изъятия грунта при строительстве шоссе. Четвертая выборка амфибий сделана на берегах водоема, образовавшегося на месте заброшенного песчаного карьера. Этот биотоп под названием Карьер размещается в двух километрах на северо-восток от Яблоньки. Постоянное зеркало воды в двух последних водоемах поддерживается благодаря поднявшемуся уровню грунтовых вод. Эти надпойменные водоемы антропогенного происхождения служат для размножения *R. arvalis* и выроста головастиков. Пятый пункт сбора материала расположен около агробиологической станции Павлодарского государственного педагогического института (АБС). Хозяева отловлены в 1987 г. на побережье антропогенного водоема, возникшего в понижении рельефа за счет талых вод и инфильтратов из поливных полей Черноярского агрообъединения. Кроме серийных проб из названных пяти учетных точек в 9 биотопах взяты разовые выборки *R. arvalis*. У остромордых лягушек графическим методом выделено шесть размерно-возрастных групп (Ваккер, Тарасовская, 1988). К первой относятся ювенильные особи (сеголетки), лягушата первого года рождения, длина тела (от кончика морды до клоаки) до 20.0, ко второй – от 20.1 до 25.0, к третьей – от 25.1 до 30.0, к четвертой – от 30.1 до 36.0, к пятой – от 36.1 до 44.0 и к шестой – более 44.1 мм.

Методы

Хранение и вскрытие хозяев, сбор, фиксацию, просветление паразитов проводили по общепринятым методикам (Боев и др., 1962). Достоверность отличия между выборками остромордой лягушки по экстенсивности инвазии *R. bufonis* (P , prevalence) оценивали по критерию Стьюдента (t_{ϕ}) с преобразованием долей зараженности в углы – ϕ (Плохинский, 1970). При распределении *R. bufonis* в популяциях хозяина, отличающемся от нормального, отличия между выборками по численности гельминта определяли не сравнением индексов обилия гельминта (M , mean abundance), а путем сопоставления фактической численности i -го вида гельминтов в j -й выборке хозяина с теоретической (Песенко, 1982). Подсчет последней проводили, исходя из нулевой гипотезы (H_0) о равномерном, случайном распределении гельминтов i -го вида в сравниваемых выборках лягушек по формуле: $n_{ij}^* = (n_i / N) \cdot N_j$, где N_j – объем j -й выборки хозяина, n_i – количество особей i -го вида во всех сборах объемом N . Достоверность отличия между эмпирическим (n_{ij}) и теоретическим числом гельминта i -го вида подтверждали, опираясь на критерий χ^2 Пирсона. Характер смещения числа i -го вида гельминтов к j -й выборке лягушек определяли по показателю биотопической приуроченности вида по формуле: $F_{ij} = ((n_{ij} / N_j) - (n_i - n_{ij}) / (N - N_j)) / ((n_{ij} / N_j) + (n_i - n_{ij}) / (N - N_j))$. При величине $F_{ij} = -1$ считали, что i -й вид гельминтов полностью избегает j -ю пробу, при $F_{ij} = 0$ – i -й вид гельминтов относится к j -й выборке нейтрально, т. е. не предпочитает и не избегает, при $F_{ij} = +1$ – i -й вид гельминтов предпочитает j -ю пробу, т. е. полностью сосредоточен в ней (Песенко, 1982). Коррелятивную зависимость между изменением экстенсивности инвазии хозяина (y) и индексом обилия гельминта i -го вида (x) в течение времени определяли по коэффициенту корреляции r_{xy} Пирсона

(Ивантер, Коросов, 1992). При малом числе пар показателей ($n > 30$) величину коэффициента r_{xy} подвергали z-преобразованию Фишера (Лакин, 1990). На рисунках, для сравнимости величины индекса обилия нематоды и экстенсивности инвазии хозяина, последнюю уменьшали в 10 раз ($P/10$). Динамику сезонных потоков численности легочных и полостных *R. bufonis* сравнивали по критерию λ (лямбда) Колмогорова – Смирнова (Песенко, 1982). Доминирование (численного преобладания) гельминта i -го вида определяли, используя индекс доминирования А. Ковнацкого, в соответствии с формулой: $D_i = P_i \cdot (n_{ij} / \Sigma n)$, где D_i – численное преобладание (доминирование) гельминта i -го вида, P_i – экстенсивность инвазии хозяина гельминтом i -го вида, n_{ij} – численность i -го вида в j -й выборке, Σn – сумма численности всех сравниваемых видов гельминтов. С помощью индекса выделены четыре группы видов – доминанты ($D = 100 - 10$), субдоминанты ($D = 10 - 1$), адоминанты группы А ($D = 1 - 0.1$), адоминанты группы В ($D = 0.1 - 0.01$) (Баканов, 1987).

Результаты

Особенности морфологии и цикла развития *Rhabdias bufonis*

Существенных различий в размерах *R. bufonis* из легких *R. arvalis* из степной зоны Казахстана и хозяев, добытых в Средней Европе (Hartwich, 1972) и Египте (Morsy et al., 2018), не наблюдается (табл. 1). Однако у измеренных нами *R. bufonis* индекс «длина хвоста / длина тела» больше, чем по данным Г. Гартвих (Hartwich, 1972). Паразитические особи *R. bufonis*, обитающие в легких *R. arvalis*, имеют женский морфотип и являются протерандрическими гермафродитами (Шульц, Гвоздев, 1970). Вслед за наполнением семенного пузырька спермиями начинается образование и оплодотворение яиц. Оплодотворенные яйца движением мерцательного эпителия переносятся из легких в ротовую полость и проглатываются. В кишечнике развиваются рабдитовидные личинки (Л1), которые накапливаются в ректуме хозяина. Вместе с фекалиями Л1 попадают во внешнюю среду и три раза линяют. Из Л4 развиваются свободноживущие самцы и самки *R. bufonis*. В эксперименте на прокаленной и увлажненной почве первые самцы и самки из яиц появились через 2–3 дня (Ваккер, Тарасовская, 1988).

Таблица 1. Размеры *Rhabdias bufonis* (мм) в легких хозяев из Европы, Африки и Азии (Казахстан)

Table 1. Measurements of *Rhabdias bufonis* (mm.) in the lungs of hosts in Europe, Africa and Asia (Kazakhstan)

Признаки	Виды хозяев (авторы описаний)		
	<i>Rana temporaria</i> (Hartwich, 1972)	<i>Rana arvalis</i> (Ваккер, Тарасовская, 1988)	<i>Amietophrynus regularis</i> (Morsy et al., 2018)
Длина тела	3.6–13.8	3.30–7.12	3.22–9.86
Максимальная ширина	0.14–0.52	0.18–0.38	0.09–0.48
Размеры ротовой капсулы	0.009–0.012 x 0.008–0.010	0.006–0.015 x 0.006– 0.009	0.013–0.031 x 0.016– 0.027
Длина пищевода	0.38–0.68	0.30–0.51	0.27–0.63
Расстояние от вульвы до переднего конца тела	1.95–8.11	1.76–3.98	1.47–5.98
Размеры яиц	0.078–0.119 x 0.047–0.064	0.069–0.096 x 0.033– 0.054	0.120–0.132 x 0.039– 0.812
Длина хвоста	0.212–0.549	0.240–0.416	0.131–0.435
Индекс длина хвоста / длина тела	1/15–1/35 или 0.067–0.0285	0.042–0.126	

У самок образуются три яйца, а также феромон, привлекающий самцов (Spieler, Schierenberg, 1995). После копуляции самцы гибнут. Самки дегенерируют через пять дней после оплодотворения. Из-за очень узкой вульвы яйца не выходят наружу и личинки гельминта развиваются под защитой погибших женских особей (Schaake, 1931). Во влажной прокаленной почве первые филяриевидные личинки появляются на 5–6-й день и сохраняются там 24 дня (Баккер, Тарасовская, 1988). В экспериментах М. Шпилера и Е. Ширенберга (Spieler, Schierenberg, 1995) инвазионные филяриевидные личинки сохранялись до 70 дней. Авторы показали, что личинки нематоды нуждаются в кислороде и гибнут, если их поместить в воду. Этим, видимо, объясняется обычно очень слабая зараженность *R. bufonis* озерных лягушек, ведущих преимущественно водный образ жизни (Пятова и др., 2016; Зарипова, Файзулин, 2016). Инвазионные личинки *R. bufonis*, покинув остатки самок, начинают активный поиск хозяина. Во влажном субстрате за одну секунду ЛЗ преодолевает расстояние в 5–10 раз большее, чем длина тела (Schaake, 1931). Воротами инвазии земноводных являются отверстия крупных кожных желез. Роль транзитных хозяев (олигохеты, моллюски) в заражении амфибий нематодой не велика (Савинов, 1968; Langford, Janovy, 2009). Из кожных желез ЛЗ переходят в субкутанные лимфатические мешки. Из них, после линьки, Л4 мигрируют по кровеносным и лимфатическим сосудам к легким. В легких нематоды питаются кровью и продуцируют тысячи яиц. М. Шааке (Schaake, 1931) показал, что не все постинвазионные личинки *R. bufonis* достигают легких *R. temporaria*. Некоторые из них застревают в сосудах с малым диаметром, в воротных системах печени и почек и выходят в полость тела. Установлено, что *R. bufonis* накапливается в полости тела *Bufo bufo* (Goater, 1992). По нашим данным, нематоды аккумулируются и в полости тела *R. arvalis*. Длина их тела почти такая же, как у самок в легких (2.1–4.8 мм). В отличие от легочной формы, у полостных гельминтов половые органы не образуются. В литературе дискутировался вопрос о способности рабдитовидных личинок *R. bufonis*, подобно личинкам нематоды *Strongyloides stercoralis* (Strongyloididae), к аутоинвазии, т. е. заражению легких хозяина, минуя стадию половозрелых самцов и самок (Шульц, Гвоздев, 1970). М. Шпицер и Е. Ширенберг (Spieler, Schierenberg, 1995), модифицируя содержание половозрелых особей и личинок *R. bufonis* (5 разных сред, четыре уровня температуры – 16, 20, 25 и 30 °C), показали, что ни в одном из более чем тысячи случаев развитие нематоды не отклоняется от строгой смены свободноживущего и паразитического поколений, т. е. от гетерогонии.

Зараженность остромордой лягушки *Rhabdias bufonis*

В изученных биотопических выборках *R. arvalis* из биотопов степной зоны Республики Казахстан отношение дисперсии к индексу обилия *R. bufonis* (s^2/M) превышает единицу (табл. 2). Это указывает на перерассеянный характер распределения численности гельминта (Бреев, 1972). Поэтому достоверность отличия проб лягушек по интенсивности инвазии нематодой определяли, сопоставляя при помощи критерия χ^2 фактическую и теоретическую численность паразита. Например, если в легких 2637 особей *R. arvalis* из 14 биотопов собрано 13475 экз. *R. bufonis*, то в легких одной лягушки в среднем должно находиться $13475/2637 = 5.091$ экз. нематоды (см. табл. 2). Исходя из этого, при равномерном, случайном размещении нематоды среди 1269 лягушек, отловленных на Усолке, теоретически должно находиться: $1269 \cdot 5.091 = 6460.5$ экз. *R. bufonis*. Это число меньше фактического. Критерий χ^2 равен $((8287 - 6460.5)^2 / 6460.5 = 516.4$. Критическое значение $\chi^2_{\text{крит}}$ при одной степени свободы ($df = 1$) и уровне значимости 0.05 ($\alpha = 0.05$) равно 3.84. При $\alpha = 0.001$, $df = 1$, $\chi^2_{\text{крит}} = 10.83$. Так как величина критерия χ^2 больше табличного, то от H_0 необходимо отказаться. Принимается H_1 о том, что у лягушек из Усолки наблюдается значимое отклонение эмпирического числа *R. bufonis* от ожидаемого при равномерном распределении. В целом в биотопических выборках из степной зоны Казахстана обилие *R. bufonis* в легких *R. arvalis* размещено значимо неравномерно. Сумма критериев χ^2

намного превышает $\chi^2_{\text{крит}}$, равное 34.5 при $\alpha = 0.001$ и $df = 13$ (см. табл. 2). В двух биотопах, Черноярка и оз. Малыбай, значение критерия хи-квадрат меньше критической величины. В этих выборках эмпирическое число нематоды соответствует теоретическому.

Таблица 2. Размещение обилия *Rhabdias bufonis* и параметры инвазии легких *Rana arvalis* в биотопах степной зоны Республики Казахстан

Биотопы	N_j	s^2/M	n_{ij}	n_{ij}^*	χ^2	F_{ij}	$P \pm m^1$	$M \pm m$
Сарыюлен	31	7.5	187	157.8	5.39	+0.09	87.1 ± 6.0	6.0 ± 1.2
Усолка	1269	10.6	8287	6460.5	516.4	+0.27	84.6 ± 1.0	6.5 ± 0.2
Оз. Борли	18	79.3	123	91.6	10.7	+0.15	72.2 ± 10.6	6.8 ± 5.5
Карьер	345	12.3	1641	1756.4	7.58	-0.04	76.2 ± 2.3	4.8 ± 0.4
Черноярка	274	9.3	1369	1394.9	0.48	-0.01	65.7 ± 2.9	5.0 ± 0.4
Оз. Малыбай	39	29.3	175	198.5	2.79	-0.06	25.6 ± 7.0	4.5 ± 1.8
Оз. Сабандыколь	67	4.0	58	147.6	54.4	-0.44	73.1 ± 5.4	2.6 ± 0.4
Оз. Кожа	25	3.3	175	341.1	80.9	-0.33	60.0 ± 9.8	2.2 ± 1.2
Яблонька	284	7.2	940	1445.8	176.9	-0.23	59.2 ± 2.9	3.3 ± 0.3
Спартак	29	15.7	56	127.3	39.9	-0.39	58.6 ± 9.1	2.0 ± 0.5
АБС ²	147	5.1	289	748.4	282.0	-0.46	54.4 ± 4.1	2.0 ± 0.3
Фёдоровка	25	3.3	30	127.3	74.3	-0.62	52.0 ± 10.0	1.2 ± 0.4
Баянаул	49	10.2	56	249.5	150.1	-0.64	36.7 ± 6.9	1.1 ± 0.5
Оз. Тлеуберды	35	4.5	39	178.2	108.7	-0.64	28.6 ± 7.6	1.1 ± 0.4
Итого:	2637	11.5	13425	13425.0	1510.7		73.4 ± 0.9	5.1 ± 0.1

Примечание. N_j – размер j-й выборки хозяина, экз.; s^2/M – отношение дисперсии к средней, показатель агрегированности распределения гельминта; $P \pm m$ – экстенсивность инвазии $\pm$ ошибка, %; $M \pm m$ – индекс обилия $\pm$ ошибка, экз.; n_{ij} – фактическая численность нематод i-го вида в j-й выборке хозяина, экз.; n_{ij}^* – теоретическая численность нематод i-го вида в j-й выборке хозяина, экз.; F_{ij} – показатель степени приуроченности i-го вида к j-й выборке хозяина; χ^2 – критерий Пирсона; 1 – цифровые данные в таблице ранжированы по столбцу экстенсивности инвазии хозяина, 2 – аббревиатура агробиологической станции биолого-химического факультета Павлодарского педагогического института.

При сопоставлении параметров зараженности хозяина *R. bufonis*, фактической и теоретической численности гельминта, знака и величины F_{ij} исследованные выборки *R. arvalis* распадаются на три группы (см. табл. 2). Первая включает биотопы Усолка, оз. Борли и Сарыюлен, у которых индекс обилия гельминта и экстенсивность инвазии хозяина превышают среднее значение, подсчитанное по всем биотопам. Фактическое обилие гельминта у *R. arvalis* в 1.2–1.3 раза и достоверно выше теоретического, F_{ij} положителен. Данные биотопы располагаются в разных ландшафтах: Усолка – в пойменно-луговом интразональном ландшафте р. Иртыш, оз. Борли – в правобережной сухой степи, Сарыюлен – в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. Во вторую группу входят биотопы Черноярка, Карьер и оз. Малыбай. Для них характерно меньшее, чем среднее по всем биотопам, значение индекса обилия *R. bufonis* и экстенсивности инвазии *R. arvalis*, фактическое число нематод в 1.0–1.1 раза меньше теоретического, значение F_{ij} приближается к нулю. В биотопах Черноярка и оз.

Малыбай величина подсчитанной численности, как было отмечено, статистически не отличается от эмпирической. На Карьере ожидаемое количество *R. bufonis* значимо выше фактического и соответствует H_1 о неравномерном, не случайном распределении гельминта. Из данных табл. 2 видно, что во второй группе биотопов выборка оз. Малыбай резко отличается низким значением экстенсивности инвазии. Это отличие, видимо, связано с тем, что данная проба лягушек взята 29 июня. Как будет показано далее, во всех биотопах с многолетними сборами в этот период лета наблюдается наименьшая величина зараженности *R. arvalis* нематодой. Биотопы второй группы размещаются в трех разных ландшафтах: в пойме р. Иртыш (Черноярка), антропогенном ландшафте (Карьер) и правобережной сухой степи (оз. Малыбай). В третьем комплексе выборок остромордой лягушки индекс обилия нематоды и экстенсивность инвазии хозяина заметно меньше, чем среднее по всем биотопам. Фактическое обилие *R. bufonis* в пробах из Федоровки, Баянаула и Тлеуберды в 4.2–4.6 раза меньше теоретического, а в остальных – в 1.5–2.6 раза. В биотопах третьей группы величина F_{ij} значительно меньше нуля и имеет знак «минус». Два биотопа, Яблонька и АБС, представляют антропогенный ландшафт, оз. Кожа и оз. Тлеуберды – правобережную сухую степь, оз. Сабандыколь и Кафар – Центрально-Казахстанский мелкосопочник, Федоровка – колючую лесостепь, Спартак – левобережную пойму р. Иртыш. В многих работах показана связь степени увлажнения биотопов и зараженности хозяев *R. bufonis* (Марков, Рогоза, 1953а; Гинецинская, Голубева, 1990; Буракова, 2010). Оптимальные условия для развития рабдитовидных личинок в фекалиях, выделяемых амфибиями, формирования поколения свободноживущих самцов и самок, передвижения инвазионных личинок *R. bufonis*, согласно М. Шааке (Schaake, 1931), находятся в местах с увлажненным, богатым кислородом субстратом. На участках со сплошной пленкой воды личинки погибают из-за недостатка кислорода. Свободноживущие самцы и самки отрицательно реагируют на повышенную температуру (Spieler, Schierenberg, 1995). Наибольшая доля выживающих самок *R. bufonis* на стандартном агаре наблюдается при температуре 16–20 °С. По нашим наблюдениям, в учетных точках первой группы большая часть мест обитания и кормовых участков лягушек расположены на широких прибрежных увлажненных зонах. На Усолке и оз. Борли влажность субстрата в этих зонах обеспечивается изливающимися здесь родниками. Проба лягушек из пункта Сарыулен отличается от двух других тем, что взята среди ила почти высохшего водоема в русле одноименной степной речки. Подобные водные потоки в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике к концу лета обычно пересыхают и представляют собой цепочку отдельных плесов (Гвоздецкий, Михайлов, 1963). Плес в пункте Сарыулен, очевидно, стал своеобразной ловушкой и местом выживания лягушек среди песчаных русловых отложений. Интересно, что в данном пункте установлена самая высокая экстенсивность инвазии *R. arvalis* нематодой. Очевидно, во влажных иловых отложениях существуют оптимальные условия для развития и существования поколения свободноживущих *R. bufonis*. Во второй группе местообитаний зоны с увлажненной прибрежной почвой менее обширны. Третья группы биотопов характеризуется относительно небольшой протяженностью и шириной увлажненных участков, совпадающих с кормовыми территориями и укрытиями *R. arvalis*. В трех антропогенных биотопах средняя экстенсивность инвазии хозяина нематодой довольно высока и равна $65.9 \pm 1.7 \%$, нематода является здесь доминантным видом в сообществе гельминтов ($D = 17.7$). Очевидно, что зараженность остромордой лягушки *R. bufonis* мало зависит от антропогенного воздействия. А. В. Буракова (2010) также полагает, что гельминт обладает высокой устойчивостью к антропогенному загрязнению. Тип ландшафта в незначительной степени влияет на степень заражения остромордой лягушки нематодой. Например, проба из оз. Борли (правобережная степь) характеризуется высокими значениями показателей инвазии хозяина нематодой (см. табл. 2). В этом же ландшафте находится проба лягушек из побережья оз. Тлеуберды, в которой установлена наименьшая величина параметров заражения. Известно, что при распространении в нескольких ландшафтах виды гельминтов успешно заселяют такие

биотопы или такие станции в них, где условия среды сходны с теми, в которых данные виды сформировались в ходе эволюции (Догель, 1947; Кеннеди, 1978; Пианка, 1981). Например, важную роль в становлении «кружева» ареала стронгилид играют температура и влажность, при которых успешно идет развитие яиц и личинок (Скрябин и др., 1954). В работе С. Н. Боева с соавторами (1962) показано, что отсутствие диктиокаул у овец в зоне северных пустынь Казахстана связано с чрезвычайной сухостью воздуха и почвы, которая препятствует развитию личинок гельминтов. Точно так же распространение *R. bufonis* в биотопах степной зоны Казахстана привязано к станциям с увлажненным, богатым кислородом субстратом, где могут успешно развиваться все члены свободноживущего поколения гельминта – рабдитовидные личинки, самцы, самки и филариевидные личинки.

Сезонная динамика параметров инвазии *Rana arvalis* нематодой *Rhabdias bufonis*

Остромордая лягушка активна с середины апреля до первой половины сентября (Искакова, 1959; наши наблюдения). Самая ранняя проба из пяти лягушек (3 ♂ и 2 ♀) взята нами 07.04.1985 г. Очевидно, данные особи, передвигавшиеся по льду Усолки, только что вышли из зимней спячки. У них найдены неподвижные, сильно уплощенные, почти прозрачные гельминты: нематода *Oswaldocruzia filiformis* и трематоды *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae* и *Pleurogenes intermedius*. В легких 3 лягушек обнаружены 13 экз. *R. bufonis*, а в полости тела – 10 нитевидных нематод (Л4) данного вида. При комнатной температуре в физиологическом растворе гельминты в течение 3 часов приобретали свою обычную форму и подвижность. Показано (Wharton, 1999), что у лесной лягушки *R. sylvatica* при -6 °С, из-за осмотической дегидратации органов, 65 % воды переходит в лед без образования кристалликов, разрушающих клеточные оболочки. Такое мягкое обезвоживание испытывают и паразиты, в частности легочная нематода *R. ranae*. Гельминты в эксперименте выдерживают понижение температуры окружающей среды до -21 °С. Состояние червей, найденных нами у *R. arvalis*, указывает на то, что, по-видимому, и при резко континентальном климате района исследования осмотическая дегидратация обеспечивает выживание остромордой лягушки и ее гельминтов в течение длительной зимы.

Установлено (Дубинина, 1950), что озерные лягушки в дельте р. Волга заражены *R. bufonis* осенью в 1.6 раза больше, чем весной. По данным М. К. Резванцевой (2009), озерная лягушка под г. Тамбовом заражается рабдиасом только весной, осенью хозяин свободен от гельминта. Г. С. Марков и М. Д. Рогоза (1953а) пишут, что экстенсивность и интенсивность заражения травяной лягушки держатся на высоком уровне в течение всего сезона. Однако параметры инвазии более внушительны летом, когда хозяин ведет преимущественно наземный образ жизни. Показатели заражения *R. bufonis* сибирской лягушки в окрестностях г. Якутска держатся в течение июня – августа приблизительно на одном уровне, а в сентябре резко уменьшаются (Однокурцев, Седалищев, 2008).

Таблица 3. Сезонная динамика зараженности легких и полости тела *Rana arvalis* нематодой *Rhabdias bufonis* в степной зоне Казахстана

S	N _j	n _{ij}	n _{ij} [*]	χ ²	F _{ij}	P ± m	M ± m
Легкие							
V	375	2906	2025.5	382.7	+0.22	84.8 ± 1.9	7.7 ± 0.5
VI	510	2715	2754.7	0.57	-0.01	71.8 ± 2.0	5.3 ± 0.3
VII	473	1581	2554.9	371.2	-0.28	61.9 ± 2.2	3.3 ± 0.3
VIII	508	1950	2743.9	229.7	-0.21	77.2 ± 1.9	3.8 ± 0.2

IX	453	3374	2446.9	351.3	+0.21	87.2 ± 1.6	7.4 ± 0.4
Итого:	2319	12526	12526	1335.5		76.1 ± 0.9	5.4 ± 0.2
Полость тела							
V	375	4160	1778.3	3189.8	+0.52	74.4 ± 2.3	11.3 ± 0.8
VI	510	1350	2418.5	472.1	-0.34	35.1 ± 2.1	2.7 ± 0.3
VII	473	625	2243.0	1167.2	-0.62	20.1 ± 1.8	1.5 ± 0.2
VIII	508	1977	2409.0	77.5	-0.12	50.2 ± 2.2	4.1 ± 0.4
IX	453	2885	2148.2	252.7	+0.19	68.2 ± 2.2	6.4 ± 0.5
Итого:	2319	10997	10997	5159.3		48.2 ± 1.0	5.0 ± 0.2

Примечание. S – периоды сезона: V – май, VI – июнь, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь; N_j – объем j-й выборки хозяина, экз.; n_{ij} – эмпирическое число гельминтов i-го вида в j-й выборке хозяина, экз.; n_{ij}^* – теоретическое число гельминтов i-го вида в j-й выборке хозяина, экз.; χ^2 – критерий согласия; F_{ij} – показатель степени приуроченности обилия i-го вида гельминтов к j-й выборке хозяина; $P \pm m$ – экстенсивность инвазии ± ошибка, %; $M \pm m$ – индекс обилия ± ошибка, экз.

Согласно нашим совокупным данным из пунктов с сериальными сборами, обилие *R. bufonis* в легких и полости тела *R. arvalis* размещено относительно периодов сезона значимо неравномерно (см. табл. 3). Подсчитанная для легких и, соответственно, полости тела сумма критериев χ^2 за пять месяцев значимо больше критической, равной 18.47 при $\alpha = 0.001$ и $df = 4$. Наименьшее число рабдиасов отмечено в июле, наибольшее – в мае и сентябре. Фактическая численность нематод в легких хозяина в мае по сравнению с июлем больше в 1.8 раза, а в сентябре – в 2.1 раза. В полости тела количество Л4 в мае выше, чем в июле, в 6.7 раз. Сентябрьское число полостных нематод в 4.6 раза, превышает июльское. Самые высокие значения экстенсивности инвазии лягушек легочной и полостной формой гельминта отмечены в мае и сентябре, а самые низкие – в июле (см. табл. 3). Отличие экстенсивности инвазии легких *R. arvalis* в мае – июле и июле – сентябре достоверно. Величина критерия $t_\phi = 7.66$ и 9.11 , $\alpha > 0.001$. Значение критерия t_ϕ при сравнении величины параметра полостной формы гельминта за май – июль равно 16.6, за июль – сентябрь – 15.4. Интересно, что М. Бейкер (Baker, 1979) тоже регистрирует самую низкую степень заражения нематодой *R. ranae* легких лесной лягушки *R. sylvatica* летом, а наиболее высокую – весной и ранней осенью.

Значения индекса обилия *R. bufonis* и экстенсивности инвазии легких и полости тела *R. arvalis* в течение сезона подвержены колебаниям. Так, в пойменном биотопе (Усолка) в течение 1985–1988 гг. в легких хозяина сменилось шесть волн численности нематод и восемь небольших флуктуаций зараженности этого органа (рис. 1). Положение смежных минимальных значений параметров инвазии позволяет определить длительность волн численности *R. bufonis* и зараженности *R. arvalis*. Одна из самых коротких флуктуаций в пойме р. Иртыш (Усолка) протяженностью в 3 месяца находится между минимумами индекса обилия в июне и августе 1988 г. (см. рис. 1). Самая длительная, в 13 месяцев, флуктуация числа гельминта в легких хозяина расположена между июлем 1985 г. и августом 1986 г. В надпойменном биотопе Карьер минимальные значения индекса обилия *R. bufonis* и экстенсивности инвазии *R. arvalis*, расположенные в августе 1987 г. и июле 1988 г., указывают на протяженность волн численности нематоды и зараженности хозяина, равную 11 месяцам (см. рис. 1). Разница между майским и июльским, июльским и сентябрьским значениями экстенсивности инвазии легких лягушек значима лишь в 1985 г. (см. рис. 1). Критерий t_ϕ равен соответственно 3.66 и 3.92, $\alpha > 0.01$. На Карьере отличия между максимумом показателя в сентябре 1986 г. и минимумом в июне 1987 г., между последним и новым

пиком в августе 1987 г. достоверны. Значения критерия t_{ϕ} равны 4.39 и соответственно 2.55. Сезонная динамика численности полостных *R. bufonis* существенно отличается от таковой легочных (рис 3). В Усольской популяции *R. arvalis* на это указывает максимальное значение критерия Колмогорова – Смирнова, равное 2.32 ($\alpha > 0.001$). На Карьере, в сезонных пробах за 1986/1988 г., наибольшая величина критерия λ равна 1.99 ($\alpha > 0.001$). Отличия между минимальными и максимальными значениями параметров инвазии *R. bufonis* полости тела хозяев, в отличие от легких, характеризуются меньшим размахом (рис. 2). В каждом сезоне отличия между максимальными значениями экстенсивности инвазии полости тела лягушек нематодой в мае и минимальными в июле, в июле и сентябре значимы. Величина критерия t_{ϕ} в популяции хозяина из Усолки колеблется между 2.12–5.89, из Карьера между 5.52–7.55. В пойменном и надпойменном биотопах наименьшие значения обеих параметров заражения полости тела хозяина, за одним исключением, наблюдаются в середине лета, в июле. Длина волн численности и заражения, т. е. «расстояние» между минимальными значениями показателей инвазии полости тела хозяина гельминтом, стабильно равны 12 месяцам. Лишь в 1988 г. флуктуация оказалась равной 13 месяцам. Из рис. 2 видно, что сезонная динамика показателей инвазии полости тела и легких имеет разную степень синхронности. Так, на Усолке за 1985–1988 гг. коэффициент корреляции между величинами индекса обилия нематоды (x) и долей *R. arvalis* с зараженными легкими (y), подсчитанный с поправкой на малочисленность числа пар значений, равен $+0.56 \pm 0.19$. На Карьере (1986–1988 г.) – $r_{xy} = +0.44 \pm 0.27$. Достоверность коэффициентов корреляции, оцененная с помощью z-функции Фишера, равна соответственно $t_z = 2.64$ ($\alpha > 0.05$) и $t_z = 1.50$ ($\alpha < 0.05$). По общей системе классификации приведенные выше корреляции относятся к связям со средней силой (Ивантер, Коросов, 1992). Корреляции между двумя параметрами заражения, подсчитанные для полости тела, в пойменной и надпойменной популяциях лягушек относятся к сильным, значимым и равны соответственно $r_{xy} = +0.82 \pm 0.14$ ($t_z = 4.75$, $\alpha > 0.001$) и $r_{xy} = +0.72 \pm 0.22$ ($t_z = 2.72$, $\alpha > 0.01$).

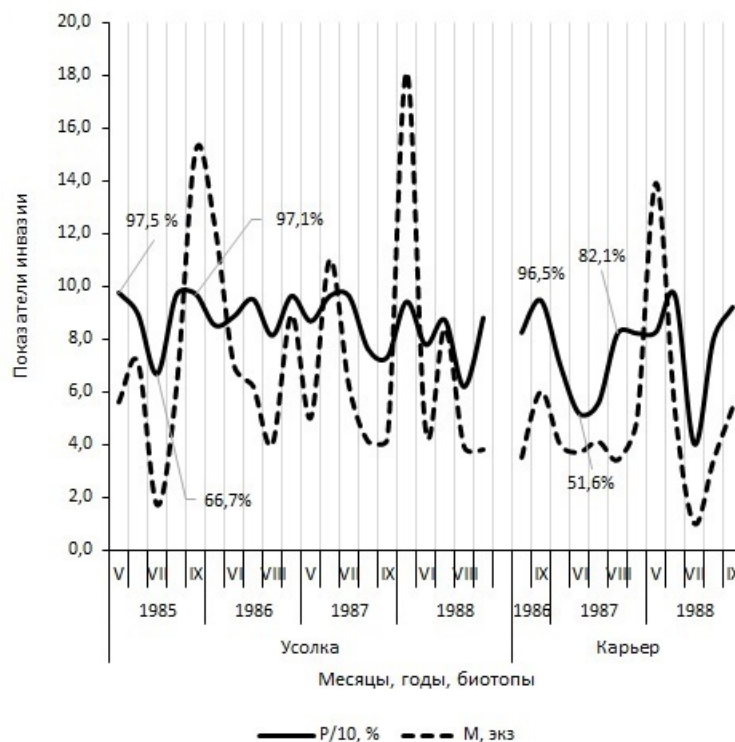


Рис. 1. Динамика инвазии легких *Rana arvalis* нематодой *Rhabdias bufonis*
Fig. 1. Dynamics of lung infestation of *Rana arvalis* by the nematode *Rhabdias bufonis*

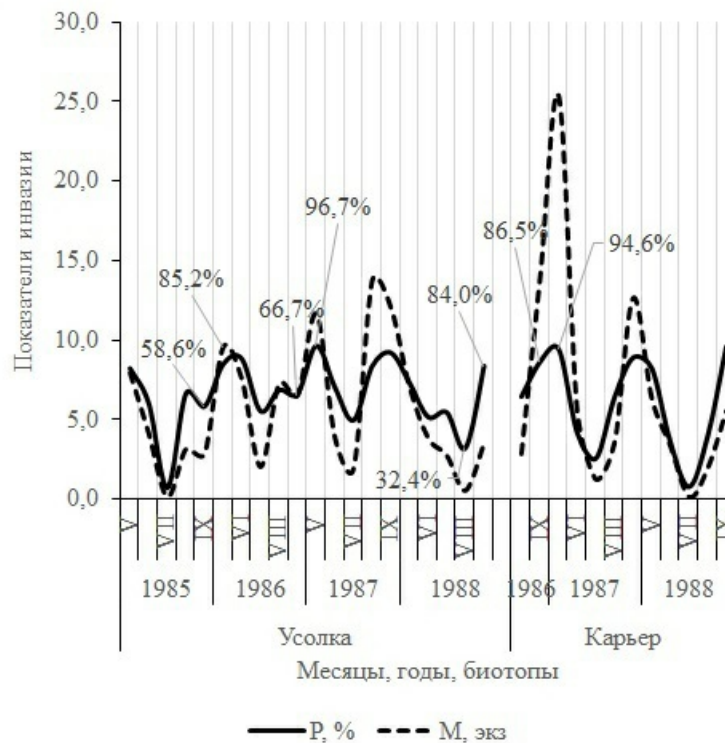


Рис. 2. Динамика проникновения в полость тела *Rana arvalis* нематоды *Rhabdias bufonis*

Fig. 2. Dynamics of invasion of the body cavity of *Rana arvalis* by the nematode *Rhabdias bufonis*

Значения экстенсивности заражения *R. bufonis* полости тела лягушек из Усолки в мае 1986 и 1987 гг. достоверно выше, чем в сентябре 1985 и 1986 гг. (см. рис. 2). Отличия значимы ($t_{\phi} = 2.65$ и $3.16, \alpha \geq 0.01$). На Карьере в мае 1987 г. наблюдается рост значений показателя по сравнению с сентябрем 1986 г. Однако отличия между параметрами не достоверны ($t_{\phi} = 1.22$). Из табл. 3, включающей обобщенные данные, видно, что полость тела *R. arvalis* заражена *R. bufonis* весной (май) выше, чем осенью (сентябрь). Критерий t_{ϕ} равен 1.97 ($\alpha > 0.05, df = 826$). Эмпирическое число рабдиасов в мае больше, чем в сентябре, в 1.4 раза, а индекс обилия почти в 1.8 раза (см. табл. 3). Увеличенное число нематод и повышенная зараженность хозяина в мае по сравнению с сентябрем указывает на то, что гельминт осуществляет цикл развития. Экспериментально показано, что жизненный цикл нематоды от личинок в фекалиях до самок в легких *B. bufo* реализуется всего за 12 дней (Goater, 1992). По нашему мнению, в мае из яиц, отложенных гермафродитными самками, перезимовавшими в легких лягушек, образуется и выделяется в среду новое поколение рабдитовидных личинок. Из них формируется весенняя генерация свободно живущих самцов и самок нематоды и образуются инвазионные личинки. При заражении хозяина некоторая часть нового поколения Л4 аккумулируется в полости тела. Этим объясняется весенний рост параметров инвазии *R. arvalis* полостной формой рабдиаса.

Фактическая численность нематоды в легких, в отличие от полости тела, весной ниже в 1.2 раза, чем осенью (см. табл. 3). Значение экстенсивности инвазии легких хозяина весной также ниже, чем осенью. М. Шааке (Schaake, 1931) в своей монографии сообщает о сильном снижении числа *R. bufonis* у травяных лягушек после зимних месяцев. После зимовки гибель *R. bufonis* у озерных лягушек отмечает М. Н. Дубинина (1950). Векторы весенней инвазии остромордой лягушки легочными и полостными нематодами противоположны, как мы считаем потому, что весной в легких амфибий идет смена поколений *R. bufonis*. Пережившие зиму нематоды, отложив яйца, заканчивают существование. Их постепенно заменяет новое поколение паразитических самок, заселяющих легкие по мере реализации весеннего цикла

развития гельминта. Существование в легких основной массы нового поколения гермафродитных самок заканчивается, видимо, в середине лета. На это указывает, как было показано, июльское снижение в каждом сезоне экстенсивности инвазии полости тела лягушек и численности полостных рабдиасов (см. рис. 2). Фактическая численность гельминта в полости тела в этот период сезона достоверно и значимо меньше теоретической в 3.6 раза. И в легких эмпирическое число самок снижается, по сравнению с ожидаемой в 1.6 раза (см. табл. 3). Знак при показателе приуроченности обилия F_{ij} в июле отрицателен. Значение экстенсивности инвазии легких и полости тела *R. arvalis* в мае и июле существенно отличается. Критерии Стьюдента равны соответственно $t_{\phi} = 7.66$ и 16.6 ($df = 846$, $\alpha > 0.001$). Однако следует подчеркнуть, что в июле еще остается больше половины хозяев с зараженными нематодой легкими (см. табл. 3). У пятой части амфибий в полости тела содержатся нематоды изучаемого вида. Следовательно, полного освобождения хозяина от гельминта в середине лета не происходит. Согласно экспериментальным данным М. Шааке (Schaake, 1931), *R. bufonis* обитает в полости тела *R. temporaria* 2–3 недели после заражения. В опытах по заражению *Bufo bufo* показано, что *R. bufonis* в легких выживают 3 месяца, вне легких – до 6 недель (Goater, 1992). Выборки *R. arvalis* из поймы р. Иртыш взяты с 5–29 мая по 1–27 июля, в антропогенных биотопах с 16–29 мая по 7–13 июля. Учитывая эти сроки, мы считаем, что в полевых условиях степной зоны основная доля весеннего поколения *R. bufonis* в легких и полости тела *R. arvalis* находится приблизительно с середины мая до середины июля, т. е. около 2.5–3 месяцев, или 10–12 недель. Некоторая часть нематод весеннего поколения продолжает паразитировать и после середины лета.

Вслед за июльским снижением значений зараженности легких и полости тела лягушек в сентябре наблюдается новое значительное нарастание экстенсивности инвазии лягушек нематодой (см. табл. 3). В сентябре доля лягушек с зараженными легкими достоверно выше, чем в июле ($t_{\phi} = 9.11$, $df = 924$, $\alpha > 0.001$), так же как и доля хозяев с инвазированной полостью тела ($t_{\phi} = 15.4$, $\alpha > 0.001$). В сентябре фактическая численность нематоды в легких и полости тела хозяев увеличивается по сравнению с теоретической в 1.4 и 1.3 раза соответственно (см. табл. 3). На рис. 2, отражающем динамику изменения параметров инвазии лягушек полостной формой нематоды в Усольской популяции лягушек, на отрезке июль – август в 1985 и 1986 гг. видны зубцеобразные изгибы кривых. Эти повторяющиеся в течение двух сезонов всплески величины обоих показателей инвазии не могут быть случайными. Мы полагаем, что эти ритмичные импульсы зараженности хозяина указывают на начало реализации паразитом еще одного цикла развития. По многолетним сводкам Павлодарской метеостанции, в районе исследования самая высокая среднемесячная температура характерна для июля. Так, в Павлодаре среднемесячная температура в июле 1985–1988 гг. колебалась между 20.4 и 23.5 °С. В этот период сезона уровень воды в водотоках и водоемах понижается. Например, уровень воды в Усолке настолько падает, что по обеим берегам открываются довольно обширные полосы донных отложений. Освобождающиеся от воды участки дна протоки, так же как и части побережий в других водоемах и водотоках, представляют собой процесс появления новых мест для развития свободноживущих стадий *R. bufonis* и контакта филляриевидных ЛЗ с амфибиями.

В 1988 г. на Усолке минимум экстенсивности инвазии хозяина полостной и легочной формами рабдиаса отмечен 9 августа (см. рис. 2). А 5 сентября, когда была взята последняя в этом году проба, отмечено повышение величины показателя в полости тела в 2.6 раза ($t_{\phi} = 4.01$, $df = 53$, $\alpha > 0.01$). Заражение легких остромордой лягушки на отрезке август – сентябрь также достоверно повысилось в 1.5 раза ($t_{\phi} = 2.52$, $\alpha > 0.05$). Достоверный рост показателя инвазии свидетельствует о том, что осенний цикл развития нематоды в 1988 г. длился один месяц. Вполне возможно, что такому ускоренному темпу способствовала теплая осень. Средние температуры августа и сентября в 1988 г. были равны соответственно +19.3 и +13.7 °С. Как следует из рис. 2, в сезоне 1988 г. между июнем и июлем наблюдается недостоверный подъем

экстенсивности инвазии с 51.9 ± 3.9 до 54.8 ± 2.8 %, который сменяется спадом до 32.4 ± 0.6 % в августе. Разница между показателями в июле – августе недостоверна ($t_{\phi} = 1.84, df = 63, \alpha < 0.05$). Тем не менее мы считаем, что этот всплеск величины показателя свидетельствует в пользу сдвига в 1988 г. цикла развития *R. bufonis* на июль. Вполне возможно, что это смещение произошло в связи с очень сухим июнем, в течение которого выпало всего 3 мм осадков.

Зараженность нематодой *Rhabdias bufonis* половозрелых групп *Rana arvalis*

Благодаря своей структурированности популяция *R. arvalis* является для паразитических организмов очень неоднородным местообитанием. Зараженность *R. bufonis* возрастных и половых групп изучена главным образом на примере *P. ridibundus*, *R. temporaria* или *R. sylvatica*. М. Шааке (Schaake, 1931) показал, что совсем молодые травяные лягушки свободны от *R. bufonis*, а у других возрастных групп различий в зараженности им не установлено. М. Н. Дубинина (1950) указывает, что весной в дельте Волги наибольшая частота встречаемости зараженных нематодой озерных лягушек характерна для 2-го и 3-го года жизни, а осенью – для сеголеток и годовиков. Г. С. Марков и М. Л. Рогоза (1953б) сообщают, что в Ленинградской области чаще заражены двухлетние травяные лягушки, а у трехлетних выше численность *R. bufonis*. У старших возрастов хозяина параметры инвазии остаются на достигнутом уровне. Интенсивность инвазии четырехлетних травяных лягушек в Карелии выше, чем у молодых (Кудинова и др., 1985). У монгольской жабы (*Bufo raddei*) в Забайкалье наибольшая зараженность установлена у годовиков (Щепина, Балданова, 2010).

Таблица 4. Динамика зараженности возрастных и половых групп остромордой лягушки нематодой *Rhabdias bufonis*

Группы хозяина (длина тела, мм)	N _j	n _{ij}	n _{ij} [*]	χ ²	F _{ij}	H	P ± m	M ± m
Легкие								
1-я (≤ 20.0)	240	105	1221.8	1020.9	-0.85	42.3	18.3 ± 2.5	0.4 ± 0.1
2-я (20.1–25.0)	433	1428	2204.4	273.5	-0.25	36.0	64.4 ± 2.3	3.3 ± 0.2
3-я (25.1–30.0)	655	2932	3334.6	48.6	-0.08	42.1	79.7 ± 1.6	4.5 ± 0.3
4-я (30.1–36.0)	697	3515	3548.4	0.32	-0.01	56.3	79.9 ± 1.5	5.1 ± 0.2
5-я (36.1–44.0)	424	3558	2158.6	907.2	+0.31	71.9	88.4 ± 1.6	8.4 ± 0.5
6-я (> 44.0)	188	1887	957.1	903.4	+0.36	87.7	84.6 ± 2.6	10.0 ± 1.0
Полость тела								
1-я (≤ 20.0)	240	143	1009.1	743.4	-0.77		5.0 ± 1.4	0.6 ± 0.4
2-я (20.1–25.0)	433	2534	1820.7	279.5	+0.20		48.3 ± 2.4	7.0 ± 0.6
3-я (25.1–30.0)	655	4027	2754.1	588.3	+0.27		58.9 ± 1.9	6.5 ± 0.5
4-я (30.1–36.0)	697	2728	2930.7	14.0	-0.05		46.3 ± 1.9	4.1 ± 0.3
5-я (36.1–44.0)	424	1392	1782.8	85.7	-0.14		37.5 ± 2.4	3.5 ± 0.4
6-я (> 44.0)	188	264	790.5	350.7	-0.52		26.1 ± 3.2	1.6 ± 0.4
Легкие								
♂ (31.4 ± 8.1)	1255	6359	6389.2	0.14	-0.01	55.1	72.2 ± 1.3	5.1 ± 0.2
♀ (31.1 ± 8.2)	1382	7066	7035.8	0.13	+0.01	54.4	74.5 ± 1.2	5.1 ± 0.2
Полость тела								

♂	1255	5172	5277	2.09	-0.02	43.3 ± 1.4	4.5 ± 0.2
♀	1382	5916	5811	1.90	+0.02	43.0 ± 1.3	4.6 ± 0.3

Примечание. N_j – объем j -й выборки хозяина, экз.; n_{ij} – эмпирическое число гельминтов i -го вида в j -й выборке хозяина, экз.; n_{ij}^* – теоретическое число гельминтов i -го вида в j -й выборке хозяина, экз.; χ^2 – критерий согласия; F_{ij} – показатель степени приуроченности обилия i -го вида к j -й выборке хозяина; H – мера успешной миграции гельминтов i -го вида в легкие хозяина, хоминг, %; $P \pm m$ – экстенсивность инвазии $\pm$ ошибка, %; $M \pm m$ – индекс обилия $\pm$ ошибка, экз.

В соответствии с полученными нами данными, в наименьшей степени легкие и полость тела заражены у сеголеток *R. arvalis* (см. табл. 4). Экстенсивность инвазии легких ювенильных лягушат достоверно ниже, чем у годовиков (2-я размерная группа) ($t_\phi = 12.2, \alpha > 0.001$). Количество *R. bufonis* в легких сеголеток в 13.5 раз меньше, чем у 2-й группы. Экстенсивность инвазии полости тела первой группы *R. arvalis* значимо меньше ($t_\phi = 13.5, \alpha > 0.001$), чем у второй. Количество нематод в полости тела ювенильных лягушат в 17.7 раз меньше, чем у годовиков. Согласно К. И. Искаковой (1959) и нашим наблюдениям, массовый метаморфоз и появление первых сеголеток начинаются в середине июня. Следовательно, ювенильные *R. arvalis* заражаются инвазионными личинками только одного, осеннего, поколения *R. bufonis*. В то время как годовики в ходе сезона испытывают заражение двумя генерациями ЛЗ нематоды. Наибольшие значения параметров инвазии легких отмечены у лягушек 5-й и 6-й групп. Число гельминтов, фактически найденных в данных группах, в 1.6–2.0 раза больше ожидаемого согласно H_0 . Положительное значение F_{ij} свидетельствует о смещении обилия легочной формы нематоды к двум самым старшим возрастным группам *R. arvalis* (см. табл. 4). Наиболее высокие значения параметров зараженности полости тела установлены у 2-й и 3-й возрастных групп остромордой лягушки, а наиболее низкие – у 5-й и 6-й. Так, разница между величиной экстенсивности заражения полости тела лягушек 3-й и 5-й групп существенна. Критерий t_ϕ равен 6.92 ($\alpha > 0.001$). Показатели у 3-й и 6-й групп значимо различны: $t_\phi = 8.19$ ($\alpha > 0.001$). Эмпирическая численность нематоды в легких 4-й группы *R. arvalis* соответствует ожидаемой по H_0 . Величина критерия χ^2 меньше стандартной при $\alpha = 0.05$. Индекс обилия нематоды в легких при увеличении возраста *R. arvalis* (средняя длина тела группы) нарастает линейно ($y = 1e8257x - 1.1067, R^2 = 0.9659$), а в полости тела изменяется согласно уравнению полинома третьей степени ($y = 0.362x^3 - 4.549x^2 + 16.488x - 11.433, R^2 = 0.9248$). Значение экстенсивности заражения нематодой *R. bufonis* в легких и полости тела при увеличении возраста лягушек изменяется в соответствии с уравнениями полинома второй степени ($y = -4.9411x^2 + 46.122x - 17.27, R^2 = 0.9406$ и $y = -6.269x^2 + 45.616x - 27.55, R^2 = 0.8274$).

О роли представителей разных полов амфибий в заражении гельминтами существует различное мнение. Так, М. Шааке (Schaaake, 1931) утверждает, что пол хозяина не влияет на уровень заражения травяной лягушки нематодой *R. bufonis*. Этого же мнения придерживаются М. А. Кудинова с соавторами (1985), которые отмечают отсутствие половых различий в зараженности травяных лягушек из Карелии. Е. Лиис и Л. Басс (Lees, Bass, 1960) обратили внимание на роль половых гормонов в регуляции уровня заражения и установили более высокую степень инвазии у самцов травяных лягушек. По данным М. Шпилера (Spieler, 1990), в легких самок обыкновенной жабы в среднем находится 3.4, а у самцов – 12.0 *R. bufonis* на хозяина. Самцы *R. amurensis* из Якутии заражены *R. bufonis* на 2.2 % больше, чем самки (Однокурцев, Седалищев, 2008). О. Даре, М. Форбс (Dare, Forbes, 2009) показали, что самцы *R. sylvatica* в эксперименте заражаются *R. ranae* больше, чем самки. К. Пласота (Plasota, 1969), напротив, установил более высокую зараженность самок *Rana esculenta* гельминтами.

В изученных нами биотопах с многолетними сборами только в Черноярке у самок

R. arvalis экстенсивность инвазии легких достоверно больше, чем у самцов ($t_{\phi} = 2.30, \alpha > 0.05, df = 272$). В остальных пунктах межполовые различия по частоте встречаемости амфибий с зараженными легкими статистически недостоверны. В половых группах лягушек из Карьера обилие *R. bufonis* в легких распределено неравномерно и достоверно смещено к представителям женского пола ($F_{ij} = +0.13$). В остальных четырех биотопах фактическое и теоретическое обилие легочной формы нематоды у представителей разных полов статистически не различаются. Согласно обобщенным данным, межполовые отличия в зараженности *R. arvalis* нематодой *R. bufonis* также не достоверны (см. табл. 4). Обилие гельминта относительно половых групп хозяина распределено в течение сезона равномерно. Однако в мае легкие самцов амфибии заражены ($80.3 \pm 2.9 \%$) существенно меньше ($t_{\phi} = 1.99, \alpha > 0.05, df = 421$), чем в сентябре ($87.4 \pm 2.2 \%$). У самок в этот период, наоборот, отмечается недостоверный рост показателя с 87.0 ± 2.3 до $89.6 \pm 2.3 \%$. Не исключено, что данные особенности связаны с межполовыми этологическими различиями *R. arvalis*. В конце апреля – начале мая идет активная миграция половозрелых *R. arvalis* к нерестилищам (Искакова, 1959; наши наблюдения). Как известно (Банников с соавт., 1977; Кузьмин, 2012), самцы остромордой лягушки приходят к нерестилищам раньше самок и находятся в водоеме почти месяц. Поскольку инвазионные личинки *R. bufonis* в воде гибнут, то вероятность заражения самцов *R. arvalis* весенней генерацией инвазионных личинок нематоды не высока. Самки, в отличие от самцов, сразу после откладки икры покидают нерестилище и далее ведут наземный образ жизни. Этим, видимо, объясняются повышенная весенняя зараженность самок амфибий и достоверно пониженная самцов. На побережьях нерестилищ в этот период сезона присутствуют зоны влажного субстрата, где может реализоваться весенний цикл развития *R. bufonis*. Не исключено, что последний полностью приурочен лишь к побережьям нерестовых водоемов.

Данные табл. 4 позволяют определить уровень хоминга (Homing), или долю постинвазионных личинок *R. bufonis*, достигших легкие хозяина. Например, в легких и полости тела у *R. arvalis* первой размерно-возрастной группы собрано $105 + 143 = 248$ экз. *R. bufonis* (см. табл. 4). Хоминг рабдиасов в данной группе хозяина равен: $H = 105 \cdot 100 / 248 = 42.3 \%$. Конечно, при подсчете не учитывается доля нематод, погибающих на пути к легким хозяина. Тем не менее таким путем, как нам кажется, открывается возможность в первом приближении оценить долю *R. bufonis*, успешно достигших легкие *R. arvalis*. Три младшие возрастные группы остромордой лягушки имеют приблизительно равный уровень хоминга, чуть меньше половины личинок рабдиаса достигают место окончательной локализации (см. табл. 4). Самая большая квота успешной миграции *R. bufonis* в легкие характерна для *R. arvalis* 5-й и 6-й групп. В полости тела лягушек самой старшей возрастной группы находится в пять раз меньше рабдиасов, чем, например, у 2-й. Отличия разных линейно-возрастных групп *R. arvalis* по успешности миграции *R. bufonis* от ворот проникновения к легким связаны с тем, что хоминг осуществляется по сосудам кровеносной и лимфатической систем. Чем меньше размеры хозяина, тем меньше диаметр магистральных сосудов кровеносной и лимфатической систем, сосудов воротных систем печени и почек, тем больше вероятность задержки мигрирующих личинок в небольших сосудах и переход их в полость тела хозяина. Этим объясняется пониженный процент хоминга у младших возрастных групп остромордой лягушки. У старших возрастных групп хозяина мигрирующие нематоды меньше «застревают» в сосудах, реже переходят в полость тела и успешнее заражают легкие хозяина.

Многолетние колебания численности *Rhabdias bufonis* и зараженности остромордой лягушки нематодой

Теория и практика гельминтологии требуют длительного наблюдения процессов, протекающих в паразитарных системах (Догель, 1947; Корытин, 2012; Kennedy, 1997). В ходе 14-летнего мониторинга выявлено, что численность *R. bufonis* в легких *R. arvalis*

распределяется значимо неравномерно (табл. 5). Сумма χ^2 превышает критическое значение, равное 34.5 ($df = 13, \alpha = 0.01$). В распределении нематод в полости тела сумма χ^2 также выше критической величины ($\chi^2_{крит} = 32.9, \alpha = 0.01, df = 12$). Следует отметить, что в 1987, 1988 и 1992 гг. фактическое и теоретическое число гельминтов в легких амфибии статистически не отличаются. Недостовверное отличие между эмпирическим и ожидаемым числом полостных Л4 отмечено в 1989 и 1995 гг. Распределение численности нематоды в легких и полости тела хозяина в названные годы соответствует H_0 .

В полости тела *R. arvalis* в течение мониторинга четко выделяются четыре волны численности *R. bufonis* и заражения лягушек (рис. 3). Первая в 1985–1988, вторая в 1988–1991, третья в 1991–1994 и четвертая в 1994–1997 гг. (см. табл. 5, рис. 3). В первой флуктуации в 1986 г. повышение экстенсивности инвазии хозяина, в сравнении с минимумом в 1985 г., достоверно ($t_{\phi} = 2.87, df = 334, \alpha > 0.01$). Спад значений экстенсивности инвазии между 1987 и 1988 гг. тоже значим ($t_{\phi} = 4.15, df = 254, \alpha > 0.001$). Всплеск размеров показателя в 1989 г., в сравнении с 1988 г., недостоверен ($t_{\phi} = 1.14, df = 169, \alpha < 0.05$). Причина, по нашему мнению, заключается в том, что каждые пять лет (1989 и 1994 гг.) с целью релаксации популяции хозяина мы делали по одной выборке в сезон (см. табл. 5). Малый объем выборок, по-видимому, является причиной недостоверности различий между экстенсивностью инвазии хозяев в 1988 и 1989 гг. Соотнесение значений экстенсивности инвазии в 1993 г. с таковым в 1995 г. ($t_{\phi} = 2.06, df = 147, \alpha > 0.05$) и последнего с 1997 г. ($t_{\phi} = 3.96, df = 115, \alpha > 0.001$) позволяет сделать заключение о достоверности последней волны численности полостных *R. bufonis* в популяции *R. arvalis* в пойме р. Иртыш. В отличие от легких, показатели зараженности полости тела хозяина изменяются синхронно (см. рис. 3). Так, корреляционная зависимость между изменениями экстенсивности инвазии лягушек и индекса обилия нематоды в полости тела в течение 13 лет наблюдений значима ($r_{xy} = +0.84 \pm 0.16, t_z = 3.90, \alpha > 0.01$). В легких хозяина r_{xy} лишь достоверен ($+0.68 \pm 0.21, t_z = 2.74, \alpha > 0.05$), так что H_1 принять нельзя.

Таблица 5. Многолетние колебания численности *Rhabdias bufonis* в Усольской популяции *Rana arvalis* (пойма реки Иртыш)

Год	N_j	Легкие хозяина					Полость тела хозяина			
		n_{ij}	n_{ij}^*	F_{ij}	χ^2	H	n_{ij}	n_{ij}^*	F_{ij}	χ^2
1984	134	388	875.1	-0.41	271.1					
1985	210	1767	1371.4	+0.15	114.1	67.9	834	1092.9	-0.16	61.3
1986	126	950	822.8	+0.08	19.7	51.8	883	655.8	+0.17	78.7
1987	132	808	862.0	-0.04	3.38	41.0	1163	687.0	+0.30	329.8
1988	124	806	809.8	± 0.00	0.02	59.8	541	645.3	-0.10	16.9
1989	11	165	71.8	+0.40	120.8	74.0	58	57.2	+0.01	0.01
1990	68	688	444.1	+0.23	134.0	58.1	496	353.9	+0.18	57.1
1991	102	740	666.1	+0.06	8.20	63.8	420	530.8	-0.13	23.1
1992	69	423	450.6	-0.03	1.69	38.2	684	359.1	+0.34	293.9
1993	70	316	457.1	-0.19	43.6	56.2	246	364.3	-0.20	38.4
1994	18	72	117.5	-0.24	17.6	75.8	23	93.7	-0.61	53.3
1995	79	617	515.9	+0.10	19.8	58.5	438	411.1	+0.03	1.75
1996	88	351	574.7	-0.26	87.1	80.1	87	458.0	-0.70	300.5

1997	38	196	248.2	-0.12	11.0	85.2	34	197.8	-0.71	135.6
Итого	1269	8287	8287.0		852.1		5907	5907.0		1390.6

Примечание. N_j – объем j -й выборки хозяина, экз.; n_{ij} – эмпирическое число гельминтов i -го вида в j -й выборке хозяина, экз.; n_{ij}^* – теоретическое число гельминтов i -го вида в j -й выборке хозяина, экз.; χ^2 – критерий согласия; F_{ij} – показатель степени приуроченности обилия i -го вида к j -й выборке хозяина; H – мера успешной миграции гельминтов i -го вида в легкие хозяина, хоминг, %.

В легких остромордых лягушек наблюдается три волны численности *R. bufonis* (см. рис. 3). Первая волна численности продолжается 4 года – от минимума величины параметров инвазии в 1984, через максимум в 1985 и до нового минимума в 1988 г. Резко выделяющаяся на рис. 3 вторая флуктуация численности гельминта длится 7 лет. Она начинается от минимального значения индекса обилия нематоды в 1988 и заканчивается следующим низким значением показателя в 1994 г. В отличие от индекса обилия гельминта, экстенсивность инвазии легких лягушки испытывает четыре флуктуации с пиками в 1985, 1989, 1992 и 1995 гг. (см. рис. 3). Разница между параметрами экстенсивности инвазии легких в 1984 и 1985 гг. значима ($t_\phi = 5.94, \alpha > 0.001$), так же как в 1985 и 1988 гг. ($t_\phi = 3.15, \alpha > 0.01$). В других волнах инвазии отличия между минимумом и максимумом параметра недостоверны. Но бросается в глаза почти полное совпадение по фазе с колебаниями показателей инвазии полости тела амфибий (см. рис. 3). Мы считаем, что семилетняя волна численности *R. bufonis* в легких *R. arvalis* кажущаяся, она, видимо, сформировалась благодаря наложению потоков численности нематоды. Явление интерференции численности гельминтов, могущих затемнять картину многолетних колебаний, хорошо известно. Например, в оз. Уиндермир (Англия) у *Discocotyle sagittata*, паразитирующей на жабрах форели, из-за продолжительности жизни в 3–4 года перекрываются несколько поколений паразита. В результате колебания численности моногенеза в озере не регистрируются (Трухачёв и др., 2005, с. 223). По нашему мнению, многолетняя динамика обилия нематоды в легких хозяина, так же как в полости тела, насчитывает четыре волны. Последняя волна численности легочных *R. bufonis* продолжается три года, с 1995 по 1997 г. Положительный знак F_{ij} и величина эмпирического обилия гельминта в 1995 г., существенно превышающая теоретическую за 1994 и 1996 гг., свидетельствуют в пользу достоверности данной волны численности нематоды (см. табл. 5).

Как известно, по характеру количественных изменений популяции делятся на оппортунистические и равновесные (стационарные): у первых отмечаются регулярные или случайные колебания численности, у вторых они практически отсутствуют (Пианка, 1981; Трухачёв и др., 2003). Например, в паразитарной системе корюшка (*Schistocephalus solidus*) – цестода (*Proteocephallus filicollis*) колебания численности хозяина и паразита совпадают и укладываются в 4–5 лет, поэтому отсутствует цикл изменений заражения (Кеннеди, 1978). Р. С. Шульц и Е. В. Гвоздев (1972) отмечают отсутствие заметных колебаний инвазии гемонхами у овец. Регулярные вспышки численности наблюдается у многих видов животных, в том числе у организмов эпидемического и эпизоотологического значения (Максимов, 1984). Классическим примером оппортунистических популяций служит печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*), у которого отмечены периодические колебания численности, определяемые погодой отдельных лет (Odening, 1974). Одиннадцатилетние волны зараженности филяриозом и скрябингелезом лесной куницы установлены в Западной Сибири (Корытин, 1976). В Карасукской системе озер Западной Сибири с 1965 по 1975 г. непрерывно изучались колебания инвазии моногенезами рода *Dactylogyrus* у 5 видов рыб (Соусь, 1982). Смена высокой степени зараженности хозяев 7 видами паразитов на низкую наблюдалась каждые 2–4 года. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что в биотопах степной зоны Казахстана оппортунистические популяции *R. bufonis* колеблются у *R. arvalis* с периодичностью в 3–4 года.

В течение мониторинга просматривается тенденция к снижению величины показателей заражения полости тела *R. arvalis* Л4 (см. рис. 3). Так, в 1985 г. экстенсивность инвазии лягушек равнялась $58.6 \pm 3.4 \%$, а в 1997 г. - $21.1 \pm 6.6 \%$ ($t_{\phi} = 4.27$, $df = 242$, $\alpha > 0.001$). Численность нематоды в полости тела за этот период уменьшилась в 24.5 раз, в легких - в 9.0 раза (см. табл. 5). Данная тенденция подтверждается данными Н. Е. Тарасовской (2016). Автор сообщает о снижении зараженности легких остромордой лягушки *R. bufonis* в пойме Иртыша в 2005–2014 гг. Подсчитанная по данным названного исследователя средняя за 10 лет экстенсивность инвазии равна $31.5 \pm 1.2 \%$ ($N_j = 1373$ экз.), что значительно меньше среднего значения показателя по нашим данным за период с 1984 по 1997 г. - $84.6 \pm 1.0 \%$ ($N_j = 1269$ экз.). Вполне возможно, что происходящие в легких и полости тела пойменных *R. arvalis* колебания *R. bufonis* с амплитудой в 3–4 года являются составной частью более протяженных волн численности и инвазии хозяина.

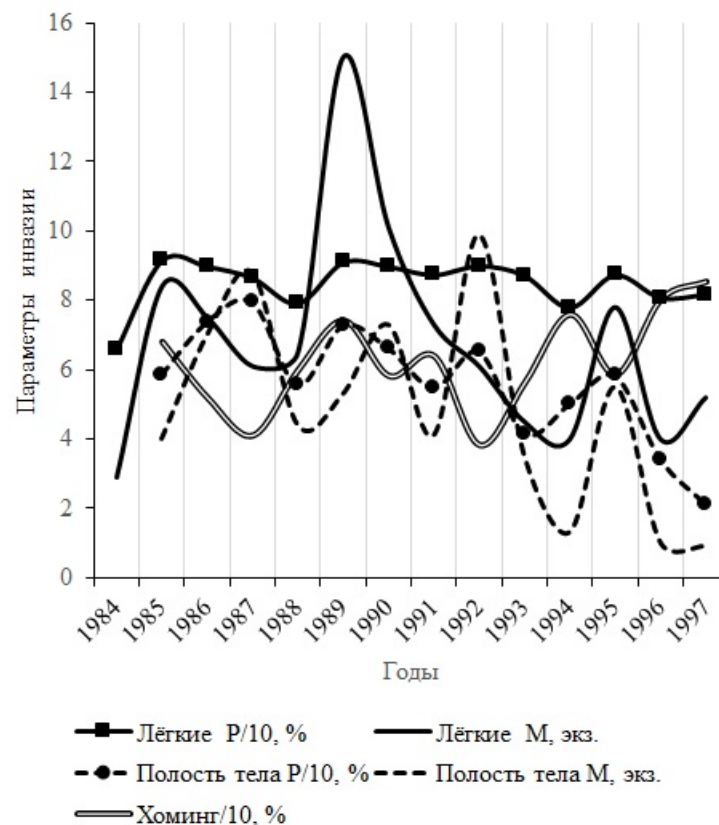


Рис. 3. Многолетние колебания экстенсивности инвазии легких и полости тела *Rana arvalis* нематодой *Rhabdias bufonis*, индекса обилия и хоминга гельминта в пойменном биотопе реки Иртыш (Усолка)

Fig. 3. Long-term fluctuations of invasion of the lungs and body cavity of *Rana arvalis* by the nematode *Rhabdias bufonis*, and of the abundance and the homing of the helminth (floodplain biotope of the Irtysh River, Usolka)

Кривые, отражающие колебания процента успешной миграции *R. bufonis* в легкие хозяина (хоминг), «антипараллельны» с линиями, характеризующими флуктуации индекса обилия и экстенсивности инвазии хозяина полостной формой гельминта (см. рис. 3). В 1995 г. подобное соотношение наблюдается и для динамики зараженности легких. В годы максимальной величины параметров инвазии хозяина наблюдается минимум хоминга рабдиасов. И наоборот, в годы слабой зараженности *R. arvalis* отмечается высокий процент *R. bufonis*, успешно заселивших легкие лягушек. Мы полагаем, что указанная противоположность в динамике показателей инвазии отражает колебания патогенности нематоды. В экспериментах по заражению

ювенильных особей *Bufo bufo* показано, что уже при небольшом уровне заражения нематодой из-за анорексии снижаются трофические способности жаб, ухудшается их взаимодействие с конкурентами и хищниками, наблюдается гибель зараженных особей (Goater, Ward, 1992; Goater et al., 1993). О патогенности *R. bufonis* сообщает О. Н. Жигилева с соавторами (2002). В биотопах степной зоны в течение каждого сезона происходит смена двух генераций свободноживущих самцов, самок и инвазионных личинок *R. bufonis*, учитывая это, мы допускаем, что в череде сменяющихся поколений изменяется патогенность рабдиаса и, соответственно, иммунный статус *R. arvalis*. Приблизительно так, как при циклически сбалансированном полиморфизме в системе человек – трипаносома (Бигон и др., 1989). Возбудитель сонной болезни *Trypanosoma brucei* имеет комплекс антигенов, поочередно активирующихся в ответ на образуемые хозяином средства иммунитета. В результате в спинномозговой жидкости больного происходят значительные колебания численности трипаносом. Предполагаемая связь колебаний численности *R. bufonis* и зараженности *R. arvalis* со скоррелированными между собой инвазивностью паразита и иммунной системой хозяина сложна, но интересна своей эволюционной древностью.

Заключение

Исследованные биотопические пробы *R. arvalis* (2637 экз.) из степной зоны Казахстана по степени экстенсивности инвазии амфибии, значениям индекса обилия *R. bufonis*, соотношению фактической и теоретической численности нематоды распадаются на три группы: с высоким, средним и малым значением параметров зараженности. Степень инвазии остромордой лягушки нематодой зависит от наличия и величины в биотопах зон с увлажненным и обогащенным кислородом субстратом.

Установлено, что часть постинвазионных личинок *R. bufonis*, мигрирующих от ворот заражения в легкие *R. arvalis*, застревают в мелких сосудах кровеносной и лимфатической системы, выходят в полость тела и там накапливаются. Полостные гельминты растут в длину, но половые органы у них не развиваются. Эти данные подтверждаются литературными, согласно которым *R. bufonis* аккумулируются в полости тела *R. temporaria* и *Bufo bufo*.

Максимальные значения экстенсивности инвазии легких и полости тела остромордой лягушки, индекса обилия и смещение фактической численности гельминта в естественных условиях поймы р. Иртыш и в антропогенных биотопах отмечены в мае и сентябре, минимальные – в июле. Наименьшая численность *R. bufonis* и экстенсивность инвазии легких *R. arvalis* характерна для младших размерно-возрастных групп (длина тела 13.0–30.0 мм), максимальная – для двух самых старших (длина тела > 36.1 мм). В легких лягушек двух старших групп находится в 3.4 раза больше паразитических самок, чем суммарно у первых трех. В полости тела младших размерно-возрастных групп хозяина сосредоточено в 5.1 раза больше Л4 *R. bufonis*, чем у старших. Пол хозяина заметного влияния на зараженность нематодой легких и полости тела не оказывает.

Хоминг (Homing), или доля постинвазионных личинок *R. bufonis*, успешно заселивших легкие сеголеток амфибии, в два раза меньше, чем у самых крупных особей, и равен соответственно 42.3 и 87.7 %. С повышением длины тела (возраста) *R. arvalis* диаметр магистральных кровеносных сосудов и воротных систем печени и почек увеличивается. Поэтому мигрирующие нематоды у старших возрастных групп хозяина меньше «застревают» в сосудах, реже переходят в полость тела хозяина и успешнее достигают место окончательной локализации. Противоположный характер многолетней динамики численности нематод в полости тела хозяина и хоминга свидетельствует о возможной сложной связи иммунного статуса *R. arvalis* и патогенности *R. bufonis*, сформировавшейся в ходе длительной сопряженной эволюции гельминта и хозяина.

В условиях поймы р. Иртыш и антропогенных биотопов г. Павлодар *R. bufonis* дважды в сезоне реализует жизненный цикл. Первый, весенне-летний, осуществляется в мае – июле каждого сезона. Из яиц, выделенных перезимовавшими в легких хозяина

самками *R. bufonis*, развиваются рабдитовидные личинки, из них формируется свободно живущее поколение самцов и самок, инвазионные филяриевидные личинки. В результате нового заражения в легких *R. arvalis* происходит замена прошлогодней генерации паразитических самок новой. Основная часть особей весенней генерации Л4, накопившихся в полости тела хозяина, остаются там 2.5–3 месяца. Гермафродитные самки нового поколения обитают в легких дольше и могут добавляться к сезонному потоку численности осеннего поколения гельминта. Осенний жизненный цикл *R. bufonis* протекает в две фазы. В течение первой фазы формируется свободноживущее поколение нематоды, заражаются легкие, заселяется полость тела хозяина. Эта фаза прерывается зимним покоем хозяина. Зимнее промораживание *R. bufonis* и другие виды гельминтов переживают в обезвоженном, сильно уплощенном, почти прозрачном состоянии. Мягкое, без разрушения клеточных стенок, обезвоживание *R. arvalis* и фауны ее паразитов происходит, вероятно, путем осмотической дегидратации. Вторая фаза цикла развития заканчивается весной следующего сезона и заключается в откладке яиц самками *R. bufonis*, пережившими зиму. В природных условиях степной зоны Казахстана существование второй генерации *R. bufonis* в легких и полости тела *R. arvalis*, включая время зимнего покоя, длится 11–13 месяцев.

Численность компонентных популяций *R. bufonis* в легких и полости тела *R. arvalis* испытывает сезонные и многолетние колебания. Протяженность ежегодной весенне-летней флуктуации равна 3, летне-осенней, включая период зимнего покоя, 11–13 месяцам. Для многолетних волн численности *R. bufonis* и зараженности легких и полости тела *R. arvalis* в пойме р. Иртыш установлена периодичность в 3–4 года.

Библиография

Аралханова А. Е. Особенности биологии и морфологии нематоды *Rhabdias bufonis* от амфибий Восточно-Казахстанской области // Вестник Павлодарского государственного университета. 2010. № 1. Серия химико-биологическая. С. 31–37.

Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок: ВИНТИ, 1987. 64 с.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г., Рустамов А. К., Щербак Н. Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение, 1977. 415 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.

Боев С. Н., Соколова И. Б., Панин В. Я. Гельминты копытных животных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1962. Т. 1. 377 с.

Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Методы паразитологических исследований. Л.: Наука, 1972. 71 с.

Буракова А. В. Эколого-генетические особенности и гельминтофауна остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson.) в градиенте урбанизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010. 22 с.

Ваккер В. Г., Брушко З. К., Тарасовская Н. Е. К гельминтофауне амфибий Казахстана // Материалы Всесоюзного научно-методического совещания зоологов педагогических вузов СССР / Ред. С. П. Наумов. Махачкала: Изд-во ДГУ, 1990. С. 59–61.

Ваккер В. Г., Тарасовская Н. Е. Биология *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788) (Rhabdiasidae) в Среднем Прииртышье. Деп. ВИНТИ 1988, № 4147 – В88, анн. В РЖБ 1988, 6К – 120, 17 с.

Гинецинская Т. А., Голубева Е. Б. Изменение гельминтофауны *Rana temporaria* в Петергофском парке за 50 лет // Эволюция паразитов. Тольятти, 1991. С. 211–215.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., 1947. 318 с.

Дубинина М. Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник. М.; Л, 1950. Т. XII. С. 340–350.

- Жигилева О. Н. Взаимосвязь зараженности гельминтами и генетического разнообразия популяций животных: Дис. ... д-ра биол. наук . Тюмень, 2017. 327 с.
- Жигилева О. Н., Сурель О. В., Злобина Л. С. Паразитарные сообщества остромордой лягушки на юге Западной Сибири // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Тюмень, 2002. Вып. 3. С. 63–68.
- Зарипова Ф. Ф., Файзулин А. И. Характеристика функционирования сообщества гельминтов озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) (Amphibia, Anura) в следующие друг за другом годы в условиях Зауралья Республики Башкортостан // Современная герпетология. 2016. Т. 15. Вып. 1/2. С. 14–19.
- Ибрагимова Д. В. Амфибии в экосистемах города Сургута: Автореф. дис. ... канд. биол. наук . Новосибирск, 2013. 16 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии: Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов: Учеб. пособие . Петрозаводск: Изд-во ПГУ, 1992. 163 с.
- Искакова К. И. Земноводные Казахстана . Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1959. 145 с.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология . М.: Мир, 1978. 230 с.
- Корытин С. А. Космическая информация и прогнозирование количественного и качественного состава популяций // Численность животных и ее прогнозирование. Киров, 1976. С. 132–135.
- Корытин Н. С. Влияние гельминтозов на демографические параметры популяции хозяина (на примере обыкновенной лисицы) // Известия РАН. Серия биологическая. 2012. № 6. С. 652–657.
- Кудинова М. А., Жерихова Г. В., Петрова О. Е. Гельминтофауна лягушки травяной в Южной Карелии // Гельминты и их промежуточные хозяева / Ред. Л. С. Шалдыбин. Горький, 1985. С. 24–27.
- Кузьмин С. Л. Земноводные бывшего СССР . М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 370 с.
- Кузьмин Ю. Жизненные циклы рабдиазидных нематод (Nematoda: Rhabdiasidae) из Палеарктики // Труды Юбилейной конференции Украинского научного общества паразитологов «Паразитология в Украине. Вчера, сегодня и завтра». Киев, 1995. С. 133–138.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов . М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз . Новосибирск: Наука. Сибирское отд-ние, 1984. 250 с.
- Марков Г. С., Рогоза М. Л. Сезонные и микрозональные различия в паразитофауне травяной лягушки // Доклады АН СССР. 1953а. Т. ХСIII. № 1. С. 169–172.
- Марков Г. С., Рогоза М. Л. Возрастная динамика паразитофауны травяной лягушки // Доклады АН СССР. 1953б. Т. ХСIII. № 3. С. 581–584.
- Однокурцев В. А., Седалищев В. Г. Гельминтофауна сибирской лягушки Якутии, ее половозрастная и сезонная изменчивость // Поволжский экологический журнал. 2008. № 2. С. 112–119.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы в фаунистических исследованиях . М.: Наука, 1982. 288 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология . М.: Мир, 1981. 400 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия . М.: Изд-во МГУ, 1970. 359 с.
- Пятова М. В., Равковская Е. А., Хворова И. А., Лада Г. А. Многолетняя динамика видового состава и численности гельминтов озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* // Вестник СПбГУ. 2016. Сер. 3. Вып. 3. С. 126–130. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.321
- Резванцева М. В. Сезонная и многолетняя динамика численности гельминтов озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова // Вестник ТГУ. 2009. Т. 14. Вып. 2. С. 389–393.
- Савинов В. А. Некоторые новые экспериментальные данные о резервуарном паразитизме у нематод // Материалы к научной конференции Всесоюзного общества

гельминтологов. М.: АН СССР, 1968. Ч. 2. С. 73–75.

Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Шульц Р. С. Трихостронгилиды животных и человека. Основы нематодологии. М.: Наука, 1954. Т. 3. 683 с.

Соболева Т. Н. К гельминтофауне водных амфибий и рептилий Казахстана // Экология водных животных / Ред. Е. В. Гвоздев. Алма-Ата: АН Каз. ССР, 1975. С. 186–192.

Соусь С. М. Многолетние колебания численности некоторых видов рода *Dactylogyrus* (Monogenoidea, Dactylogyridae) // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 148–156.

Тарасовская Н. Е. Гельминтофауна наземных холоднокровных позвоночных Павлодарской области и сопредельных регионов // Матеріали Х Міжнародної науково-практичної інтернет-конференції «Проблеми та перспективи розвитку науки на початку третього тисячоліття у країнах СНД». Переяслав-Хмельницький, 2013. С. 31–33.

Тарасовская Н. Е. Многолетняя динамика показателей зараженности остромордой лягушки легочной нематодой *Rhabdias bufonis* в пойме р. Иртыш // Наука сегодня: проблемы и перспективы развития: Материалы междунар. научно-практ. конф. 30 ноября 2016 г. Вологда, 2016. Ч. 1. С. 157–158.

Трухачёв В. И., Толоконников В. П., Лысенко И. О. Научные основы экологической паразитологии. Ставрополь: Изд-во СтГАУ «АГРУС», 2005. С. 121–244.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Биология гельминтов. М.: Наука, 1970. Т. 1. 492 с.

Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Биология гельминтов. М.: Наука, 1972. Т. 2. 516 с.

Щепина Н. А., Балданова Д. Р. Гельминтофауна монгольской жабы (*Bufo raddei* Strauch, 1876) в Забайкалье // Паразитология. 2010. Т. 44. Вып. 2. С. 153–159.

Baker M. R. Seasonal population changes in *Rhabdias ranae* Walton, 1929 (Nematoda: Rhabdiasidae) in *Rana sylvatica* of Ontario // Can. J. Zool. 1979. Vol. 57. P. 179–183.

Combes C., Leger N., Pesson B. Variations dans le temps des populations d'Helminthes parasites de *Rana temporaria* L. // Annales de Parasitologie (Paris). 1971. Vol. 46. No 6. P. 685–698.

Dare O. K., Forbes M. R. Pattern of trematode nematode lungworm infections in northern leopard frogs and wood frogs from Ontario, Canada // Journal of Helminthology. 2009. Vol. 83. P. 339–343.

Düşen S. The helminth parasites of the two bufonid toads, European Common Toad, *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) and European Green toad, *Bufo (Pseudepidalea) viridis* Laurenti, 1768 (Anura: Bufonidae), collected from Denizli Province, Inner-West Anatolia Region, Turkey // Helminthologia (Košice). 2011. Vol. 48. No 2. P. 101–107.

Goater C. P. Experimental population dynamics of *Rhabdias bufonis* (Nematoda) in toads (*Bufo bufo*): density-dependence in the primary infection // Parasitology. 1992. Vol. 104. P. 179–187.

Goater C. P., Semlitsch R. D., Bernasconi M. V. Effects of Body Size and Parasite Infection on the Locomotory Performance of Juvenile Toads, *Bufo bufo* // OIKOS. 1993. Vol. 66. No 1. P. 129–136.

Goater C. P., Ward P. I. Negative Effects of *Rhabdias bufonis* (Nematoda) on the Growth and Survival of Toads (*Bufo bufo*) // Oecologia. 1992. Vol. 89. P. 161–165.

Hartwich G. Über *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788) und die Abtrennung von *Rhabdias dossei* nov. spec. (Nematoda, Rhabdiasidae) // Mitt. Zool. Museum Berlin. 1972. Bd. 48. Heft 2. S. 401–414.

Janovy J., Clopton R. E., Percival T. J. The roles of ecologic and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages // J. Parasitol. 1992. Vol. 78 (4). P. 630–640.

Kennedy C. R. Long-term and seasonal changes in composition and richness of intestinal helminths communities in eels *Anguilla anguilla* of an isolated English river // Folia Parasitologica. 1997. Vol. 44. P. 267–273.

Kuzmin J., Tkach V. Family Rhabdiasidae Railliet, 1915. 2019. URL:

<http://izan.kiev.ua/ppages/rhabdias/list.htm> (03.08.2019).

Kuzmin Y., Junker K., Bain O. Infective larvae of Rhabdiasidae (Nematoda): comparative morphology of seven European species // *Acta Parasitologica*. 2014. Vol. 59 (1). P. 31–41.

Langford G. J., Janovy J. Comparative Life Cycles and Life Histories of North American *Rhabdias* Spp. (Nematoda: Rhabdiasidae): Lung worms from Snakes and Anurans // *J. Parasitology*. 2009. Vol. 95 (5). P. 1145–1155. DOI: 10.1645/GE-2044.1 <https://www.researchgate.net/publication/24259593>

Lees E., Bass L. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitization in frogs // *Nature (L.)*. 1960. P. 1207–1208.

Morsy K., Ali S., Abdel-Ghaffar F., El-Fayoumi H., Abdel-Haleem H. *Rhabdias bufonis* (Rhabdiasidae) from the lung of the African common toad, *Amietophrynus regularis* (Bufonidae) in Egypt. New data on the basis of light and scanning electron microscopic study. Publ: 25 Mar 2018. PeerJ 6:e5328. <https://doi.org/10.7717/peerj.5328>

Nigon V. M., Felix M.-A. History of research on *C. elegans* and other free-living nematodes as model organism // *WormBook*. 2017. 83 p. DOI: 10.1895/wormbook.1.181.1, <http://www.wormbook.org>

Odening K. Parasitismus. Grundfragen und Grundbegriffe. WTB Band 112. Berlin, 1974. 170 S.

Plasota K. The effect of some ecological factors on the parasitofauna of frogs // *Acta Parasit. Pol.* 1969. Vol. XVI. Fasc. 6. P. 47–60.

Schaaake M. Infektionsmodus und Infektionsweg der *Rhabdias bufonis* Schrank (*Angiostomum nigrovenosum*) und die Hermaphroditischen Generation // *Z. Parasitenkd.* 1931. 3B. P. 518–545.

Spieler M. Parasitologische Untersuchungen an einheimischen Moorfroschlurchen // *Duisburg. Jahrbuch f. Feldherpetologie*. 1994. Beiheft 2. S. 25–112.

Spieler M., Schierenberg E. On the development of the alternating free-living and parasitic generations of the nematode *Rhabdias bufonis* // *Invertentrate Reproduction and Development*. 1995. Vol. 28. No 3. P. 193–203.

Wharton D. A. Parasites and low temperatures // *Parasitology*. 1999. Suppl. 119. S. 7–17.

Благодарности

Отдаю глубокую дань памяти Маме Нелли Рейнгольдшне и Папе Георгию Готлибовичу. В моем сердце жива глубокая благодарность моим родителям за их терпеливое, доброе и уважительное отношение, за неоценимую моральную помощь, материальную поддержку и постоянную веру в меня.

ECOLOGICAL ISSUES OF THE NEMATODE *RHABDIAS BUFONIS* (NEMATODA: RHABDIASIDAE) IN THE STEPPE OF THE REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

**WAKKER
Viktor**

Ph.D., Pavlodar Pedagogical Institute (140000 Pavlodar Mir st., 60), vgwacker@gmail.com

Keywords:

Nematoda,
Rhabdias bufonis,
Rhabdiasidae,
moor frog, steppe
zone, Kazakhstan

Reviewer:

O. Mineeva

Received on:

15 December
2019

Published on:

20 March 2020

Summary:

One of the candidates for the role of a model species in the study of the biology and evolution of helminthes is the nematode *R. bufonis*. For this status, insufficient information has been accumulated on the nematode infection of the hosts in biotopes of different landscapes, on the long-term, seasonal and gender-age dynamics of the helminth abundance, on the peculiarities of the development cycle in natural conditions and under anthropogenic pollution. In this work, data are presented on the infection of the moor frog from 14 biotopes of the steppe zone of the Republic of Kazakhstan. Data were obtained from the autopsy of 2637 specimens of *R. arvalis*. Almost half of the hosts were caught at the experimental site (0.5–0.7–500 m) in the floodplain of the Irtysh River, where helminthological monitoring of *R. arvalis* was conducted for 14 years. It was established that the distribution of the number of *R. bufonis* in the populations of the moor frog belongs to the over scattered distribution. According to the level of host infection extensiveness, the abundance index, and the ratio of the actual and theoretical number of nematodes, three groups of biotopic samples were distinguished: those with high, medium, and low values of infection parameters. The infestation of the amphibian *R. bufonis* was determined by the presence and size of zones in the biotopes with a moistened and oxygen-enriched substrate. Part L4 of *R. bufonis* on the way to the lungs of the moor frogs get stuck in small vessels, enter the body cavity and accumulate. Helminthes in the body cavity grow in length, but their genitals do not develop. The nematode infestation of frogs depends on the time of sampling, the age, and to a lesser extent, the sex of the caught individuals. The highest values of the extent of invasion of the host's lungs and body cavity and the number of helminthes in the natural conditions of the Irtysh River floodplain and in anthropogenic biotopes was observed in May and September, the lowest – in July. The minimum abundance of *R. bufonis* and the extent of lung invasion of *R. arvalis* is typical for younger age groups (body length 13.0–30.0 mm), the maximum – for older groups (body length > 36.1 mm). The host body cavity is more infected in young individuals (body length 20.1–30.0 mm). Large *R. arvalis* (body length > 36.1 mm) are less infected. Homing, or the proportion of *R. bufonis*, which successfully populate the lungs of the youngest frogs (body length ≤ 20.0 mm) is 42.3, and the largest amphibians (body length ≥ 44.1 mm) is 87.7 %. In the Irtysh River floodplain and in the anthropogenic biotopes of the city of Pavlodar, the nematode twice implements a development cycle during one season. The first, spring-summer, is carried out in May – July of each current season. Post-invasive larvae of the spring generation that have penetrated the body cavity of *R. arvalis* remain there for 2.5–3 months. The spring generation of parasitic female nematodes lasts longer in the lungs at that some of the

female nematodes lasts longer in the lungs, at that some of the individuals merge with the seasonal flow of autumn helminth generation. The development of the latter occurs in two stages. During the first one, all free-living stages of the nematode develop. It ends infecting of the host's lungs and body cavity. Further development is interrupted by the winter dormancy of the frog and its parasites. The last part of the autumn cycle of nematode development in warm autumn (August – September) occurs within one month. The second stage of the life cycle of *R. bufonis*: the release of eggs by females into the lungs of frogs ends at the beginning of the next season. The second cycle of helminth development, including winter dormancy, lasts 11–13 months. *R. bufonis* is a species with opportunistic populations. Long-term waves of nematode abundance and infection of the lungs and body cavity of *R. arvalis* occur in the floodplain of the river Irtysh synchronously, with a period of 3–4 years.



УДК 574.3

К ИЗУЧЕНИЮ РАВНОЗУБОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ISODON TUROV*) НА СЕВЕРО- ЗАПАДНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

д. б. н., Петрозаводский государственный университет
(Петрозаводск, пр. Ленина, 33), ivanter@petrsu.ru

Ключевые слова: ареал, депрессия, численности, линька, питание, плодовитость, динамика популяции, репродукция, экологические и популяционные факторы

Рецензент:
С. Н. Гашев

Подписана к печати:
12 марта 2020
года

Аннотация. На основе многолетних (1958–2017 гг.) экспедиционных и стационарных исследований (в заповедниках «Кивач», Костомукшский, Лапландский и карельских полевых стационарах – Приладожский, Каскеснаволоцкий и Гомсельский), охвативших обширную область таежного Северо-Запада России, анализируются популяционно-экологические особенности равнозубой бурозубки, связанные с ее обитанием у северо-западных границ распространения. Установлено, что в этих условиях виду свойствен в целом невысокий по сравнению с оптимумом ареала уровень численности (в среднем 0.02 на 100 ловушко-суток и 0.1 на 10 канавко-суток), отчетливый переход к стенопотности и явному тяготению к элементам антропогенного ландшафта. Характерно также своеобразие территориальной структуры, перемещение размножения на более поздние сроки и общая его растянутость до середины сентября. За сезон взрослые зимовавшие самки приносят два помета: первый – в конце мая – начале июня, второй – в июле. Размер выводка находится в пределах от 2 до 11 эмбрионов на взрослую самку (в среднем 7.7 ± 0.3). Доля же созревающих и приносящих потомство прибылых зверьков в целом невелика (до 5–8 %) и варьирует по годам в зависимости от состояния популяции и погодных условий.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Будучи немногочисленным, но достаточно широко распространенным видом мелких млекопитающих Палеарктики, равнозубая бурозубка по-прежнему остается одним из наименее изученных представителей местной фауны. Объясняется это не только ее малочисленностью, но и скрытным образом жизни, что вызывает известные трудности ее изучения. К тому же в качестве самостоятельного вида (и, соответственно, отдельного объекта исследований) равнозубая бурозубка была выделена из номинального таксона сравнительно недавно – лишь в конце 1960-х гг. (Долгов, 1985). В итоге, если для большинства других видов бурозубок не составляет особого труда назвать по крайней мере десяток специальных монографий и чуть ли не сотню посвященных им специальных обзорных статей, то для равнозубой все ограничивается максимум несколькими специальными публикациями, при этом относящимися в основном к территории Северо-Востока Сибири (Докучаев, 1981, 1990).

В этой связи настоящее сообщение имеет целью восполнить образовавшийся пробел в отношении европейской области распространения равнозубой бурозубки путем обобщения всех накопленных к настоящему времени собственных и

литературных данных по биологии этого вида в условиях северо-западной периферии ареала.

Материалы

Материалом для настоящей работы послужили многолетние сборы зверьков рассматриваемого вида, отлавливаемых двумя основными методами: ловушко-линиями (плашки Геро) и ловчими 30-метровыми канавками. Первым было отработано 360270 ловушко-суток и добыто 90 равнозубых бурозубки, вторым – 9180 канавко-суток и 97 зверьков. В итоге общее число добытых и проведенных через зооанатомический анализ особей рассматриваемого вида составило 187. Что же касается проведенных исследований – оценки численности и территориального размещения зверьков, анализа репродуктивной системы и хода репродукции, а также определения возрастного и полового состава популяции, изучения линьки шерстного покрова и особенностей питания, то все это проводилось по общепринятой методике (обзоры см.: Новиков, 1953; Карасева и др., 2008; Ивантер, 1975, 2018).

Результаты

Численность и биотопическое размещение

Равнозубая бурозубка – типичный восточный палеаркт с ареалом, простирающимся от Финляндии до Камчатки. Обычно она на Дальнем Востоке и в Сибири (Долгов, 1968; Юдин, 1971), но в европейской части России численность ее, как правило, низка. Не составляет исключения в этом отношении и Карелия, где данный вид относится к числу редких и занимает по численности одно из самых последних мест. Его доля в уловах давилками равна 0.5 % от общего числа *Micromammalia* и 5.4 % от добытых *Soricidae*, канавками — 0.7 % и 0.9 % соответственно. Средняя численность 0.024 экз. на 100 ловушко-суток и 0.1 на 10 канавко-суток. На весьма ограниченном материале невозможно проследить движение численности по годам, однако то, что большую часть его составляют зверьки, добытые в 1968—1970 гг. (25 экз., т. е. почти 70 %), позволяет предположить наличие в этот период значительного подъема численности равнозубой бурозубки.

Ареал этого вида включает, по-видимому, всю Восточную Фенноскандию, но, как уже указывалось, на этой территории она малочисленна или редка. По характеру биотопического размещения сибирская форма равнозубой бурозубки наиболее тесно связана с таежными формациями. В условиях же Северо-Запада России она заселяет разнообразные биотопы, но наиболее часто добывается в ландшафтах с наличием крупных массивов спелых (особенно еловых и хвойно-лиственных) лесов, в зрелых лиственных древостоях с хорошо выраженным травяным покровом, а также на захламленных и поросших молодым лесом участках луговин. Относительная стенотопность и тяготение равнозубой бурозубки к закрытым лесным биотопам таежного типа – темнохвойным лесам и их производным (хвойно-лиственным насаждениям и зарастающим гарям), долинным ельникам и в меньшей степени вторичным березово-осиновым лесам), по-видимому, вообще характерная черта, поскольку и в других частях ареала она проявляется достаточно четко (Юдин, Барсова, 1967; Долгов и др., 1968; Ревин, 1968; Пучковский, 1969, 1973, 2000; Попов, 1971; Лукьянова, 1975, 1992; Равкин, Лукьянова, 1976; Куприянова, 1978, 1994; Юдин и др., 1979; Докучаев, 1990, 1994; Большаков и др., 1996; Бобрецов др., 2004; Skaren, 1964; Siivonen, 1965). Открытых пространств с задернованной плотной почвой, сухих чистых сосняков и болот равнозубая бурозубка избегает. То же относится и к лесосекам, так что среди всех представителей *Soricidae* равнозубая бурозубка демонстрирует самую негативную реакцию на вырубку хвойных лесов.

Территориальная структура популяции и индивидуальные участки

В плане территориальности средняя бурозубка изучена совершенно недостаточно. По данным Н. В. Моралевой (1983, 1987), в пойме Енисея (ивово-ольховые лесные и кустарниковые ассоциации) этот вид по сравнению с другими

представителями рода *Sorex* продемонстрировал на площадке мечения самую низкую степень оседлости (повторно было поймано только около 10 % меченых зверьков). Естественно, что столь незначительная доля возвратов не позволила сколько-нибудь полно оценить особенности индивидуального использования территории, характерные для данного вида. В связи с этим представляет интерес и тот сравнительно небольшой материал, который был получен при индивидуальном мечении равнозубых бурозубок в карельском Приладожье (Макаров, 1990; Ивантер, Макаров, 2001). Численность этого вида в районе исследований была весь период наблюдений низка, и в целом в уловах землероек на него приходилось всего около 1.1 %.

За весь период животолова было помечено 11 особей равнозубых бурозубок (из них 10 — в 1989 г.). Общее количество поимок — 77. Повторно отлавливались 10 зверьков (91 %). Максимальное число поимок одной особи — 17. В дальнейшем основной анализ идет только пикового 1989 г.

Все меченые животные концентрировались на территории около 1 га в пределах одной экспериментальной площадки, отдавая явное предпочтение перестойному ельнику с большим количеством бурелома и богатым напочвенным покровом из папоротников с кислицей и малиной. На данный биотоп, занимающий около 18 % территории площадок, пришлось 84 % поимок равнозубых бурозубок. Подобная биотопическая приуроченность согласуется с данными, полученными отловом канавками и давилками (Ивантер, Макаров, 2001). Тесная связь данного вида с лесными стациями, а прежде всего с темнохвойными лесами, отмечается на большей части ареала (Долгов, 1985). Отчетливое тяготение равнозубой бурозубки к крупнотравным приручьевым и зеленомошным ельникам выявлено в средней тайге Коми (Куприянова, Ануфриев, 1992) и в Карелии (Ивантер, 1975). Связь данного вида как наиболее крупного здесь по размерам представителя рода *Sorex* с наиболее продуктивными биоценозами объясняется высокими показателями биомассы обитающих здесь напочвенных и почвенных беспозвоночных (Hanski, Kaikusalo, 1989).

Агрегированность особей данного вида на территории одного биотопа, отмеченная на площадке мечения, может одновременно служить и средством поддержания определенной плотности, необходимой для размножения вида с низкой численностью. По заселенной площади зверьки распределяются сравнительно равномерно; из посещавшихся зверьками живоловок лишь в 2 ловилось по три особи, в 12 — по две и в 32 — по одной.

Для оценки взаимосвязи распределения особей доминирующей по численности обыкновенной бурозубки и редкой равнозубой бурозубки был рассчитан коэффициент корреляции поимок особей этих видов (Ивантер, 2018). Предварительно можно было предположить, что коэффициент, близкий к -1 , будет означать либо жесткие конкурентные взаимоотношения в какой-либо форме, либо существенные различия в экологических требованиях видов, а к $+1$, напротив, сходство экологических потребностей. В результате же реального расчета был получен коэффициент 0.05, который означает, что распределение двух видов независимо друг от друга. Таким образом, предположение о возможном вытеснении рассматриваемого вида из субоптимальных биотопов доминирующей обыкновенной бурозубкой (Лукьянова, 1992) на нашем материале не подтвердилось.

Все зверьки были помечены в начальный цикл отловов в июне (66 поимок), в августе на площадке наблюдалось только 3 особи, новых не появилось. Возрастно-половой состав популяции за время наблюдений несколько изменился: в июле на площадке было 6 зимовавших зверьков и 4 сеголетка, в августе отмечен 1 зимовавший самец и 2 сеголетка. Высокая доля зимовавших особей в популяции отмечалась и ранее по результатам канавочных и давилочных отловов, что свидетельствует о низкой интенсивности размножения вида (Ивантер, Ивантер, 1988).

Площади индивидуальных участков зимовавших самцов составили в июле 1200, 1700, 2300 и 2600 м² (последняя особь отмечалась и в августе, когда площадь индивидуального участка составила 1900 м²). Среднее количество попадаемости

одной особи 10.7. При этом частота поимок в центре участков наибольшая, а расстояние между крайними точками отловов достигает 130–140 м.

Точно оценить размер индивидуальных участков зимовавших самок не удалось: одна особь обитала на границе площадки мечения, вторая повторно не отлавливалась. Измеренные участки обитания сеголетков составили 700, 1000 и 1400 м², максимальное расстояние между точками отловов – 100 м.

За месяц границы индивидуальных участков зверьков значительно изменились, но все они либо сохранили общие территории со своими июльскими участками, либо граничили с ними (рис. 1). Изменение участков пошло в направлении площадей, где в августе другие особи этого вида не отлавливались, но это происходило в пределах биотопов, занятых популяцией в июле.

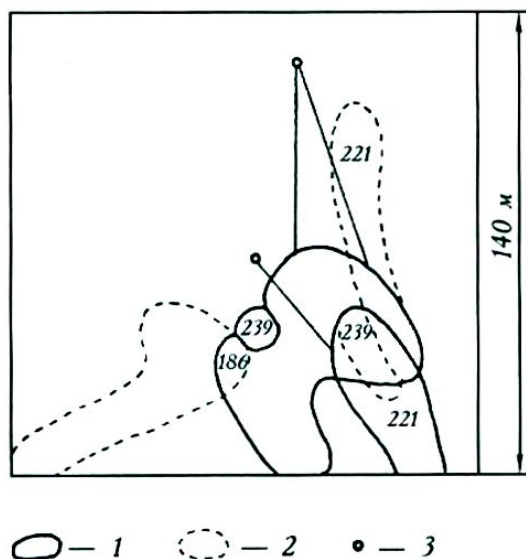


Рис. 1. Индивидуальные участки равнозубых бурозубок в июле (1) и августе (2), 3 – отдельные поимки зверьков (№ 186 и 221) в июле вне индивидуальных участков

Fig. 1. Home ranges of equal-toothed shrews in July (1) and in August (2), 3 – separate catches (№ 186 and 221) in July outside home ranges

Таким образом, в Карелии, по крайней мере в условиях коренных темнохвойных лесов, равнозубые бурозубки ведут оседлый образ жизни. Зверьки эти подвижнее, чем обитающие здесь же обыкновенные бурозубки, но индивидуальные участки у них более стабильны во времени и пространстве. Размеры участков сеголетков больше, чем у обыкновенной бурозубки. Большую оседлость, в сравнении с аналогичной группой обыкновенных бурозубок, демонстрируют и зимовавшие самцы.

Особенности питания

Питание равнозубой бурозубки изучено слабо, что связано с невысокой ее численностью на большей части ареала (Долгов, 1985), а также трудностями технического характера. Особенности питания этого вида в природе изучались в Западном Предверхоянье (Вольперт, Аверенский, 1983; Вольперт, 1986), в Карелии (Ивантер и др., 1973; Ивантер, Ивантер, 1988; Ивантер, Макаров, 2001), в Зейском заповеднике (Бромлей и др., 1984) и на юге Приморья (Нестеренко, 1999). Объем исследованного материала во всех случаях был невелик, что осложняет понимание географических различий трофических связей этого вида. Питание равнозубой бурозубки изучалось также при содержании в неволе (Охотина, 1974).

Как показали предшествующие исследования, основу рационов зверьков составляют жесткокрылые (их содержат 50–70 % желудков) и дождевые черви (55–68 %) (Ивантер и др., 1973; Вольперт, Аверенский, 1983). Существенной в питании может

быть доля личинок чешуекрылых (до 40 %) (Ивантер и др., 1973), двукрылых (до 44 %) (Вольперт, Аверенский, 1983), паукообразных (до 50 %) (Ивантер, Ивантер, 1988). В неволе охотно едят имаго и личинок прямокрылых, дождевых червей, перепончатокрылых, муравьиных куколок и личинок жесткокрылых (Охотина, 1974), при этом доля дождевых червей в рационе уменьшается, что, вероятно, связано с наличием других, более предпочитаемых, кормов. Растительный материал в питании значительной роли не играл (до 11 %), однако в неволе отмечалось поедание кедровых орешков (Лукьянова, 1974).

Эффективность использования пищи равнозубой бурозубкой меньше, чем у других североευропейских *Sorex*, за исключением крошечной бурозубки (Hanski, 1984).

Находящийся в нашем распоряжении материал по питанию равнозубой бурозубки получен в результате разбора содержимого 10 желудков зверьков из заповедника «Кивач» (табл. 1) и 43 желудков из Приладожья (табл. 2). Согласно этим данным, основу рациона рассматриваемого вида составили насекомые (88 %), дождевые черви (63 %) и паукообразные (49 %). Из насекомых чаще других поедались личинки двукрылых (37 %) и чешуекрылых (28 %), а также жесткокрылые (47 %). Последние были представлены жуками и стафилидами. Из паукообразных в питании преобладали сенокосцы, доля пауков вдвое меньше. Полученные данные вполне согласуются с более ранними результатами, отличия состоят в основном в меньшем потреблении жесткокрылых и большем потреблении паукообразных.

Таким образом, рацион равнозубой бурозубки носит явно выраженный почвенный характер – в нем преобладают почвенные и напочвенные организмы, единственное исключение – гусеницы чешуекрылых.

Таблица 1. Состав пищи равнозубой бурозубки (по 10 желудкам, Кивач, июль – октябрь 1959 г.)

Table 1. Food composition of the equal-toothed shrew (by 10 stomachs, “Kivach”, July – October 1959)

Вид корма	Абс.	Число встреч, % от числа исследованных желудков
Насекомые	8	80.0
Насекомые, ближе не определенные	2	20.0
Личинки насекомых, ближе не определенные	3	30.0
Яйца насекомых	1	10.0
Жесткокрылые	7	70.0
в том числе:		
имаго	7	70.0
личинки	2	20.0
Щелкуны (личинки)	1	10.0
Жуки (имаго)	1	10.0
Чешуекрылый (гусеницы)	4	40.0
Паукообразные	1	10.0
Многоножки	1	10.0
Дождевые черви	6	60.0
Растительные остатки	1	10.0

Таблица 2. Состав пищи равнозубой бурозубки в Приладожье (встречаемость, % к общему числу желудков с идентифицированными объектами питания)

Table 2. The food composition of the equal-toothed shrew in Ladoga region (occurrence, % of the total number of stomachs with identified food items)

Вид корма	Абс.	Встречаемость, %
1	2	3
Насекомые (<i>Insecta</i>)	38	88.4
имаго	17	39.5
личинки	25	58.1
куколки	3	7.0
яйца	1	2.3
1	2	3
Жесткокрылые (<i>Coleoptera</i>)	20	46.5
имаго	16	37.2
личинки	10	23.3
<i>Carabidae</i>	6	14.0
имаго	5	11.6
личинки	1	2.3
<i>Staphylionidae</i>	5	11.6
имаго	3	7.0
личинки	3	7.0
<i>Elaleridae</i> (личинки)	3	7.0
<i>Curculionidae</i> (имаго)	2	4.7
Жесткокрылые, ближе не определенные	12	27.9
имаго	7	16.3
личинки	5	11.6
Двукрылые (<i>Diptera</i>)	18	41.9
имаго	5	11.6
личинки	16	37.2
<i>Bibionidae</i> (личинки)	2	4.7
<i>Sciaridae</i> (личинки)	6	14.0
<i>Tipulidae</i> (личинки)	3	7.0
<i>Rhagiomdac</i> (личинки)	1	2.3
<i>Mycelophilidae</i> (личинки)	1	2.3
Двукрылые, ближе не определенные	11	25.6
имаго	5	11.6
личинки	8	18.6
Перепончатокрылые (<i>Hymenoptera</i>)	2	4.7
имаго	2	4.7

<i>Ichneumonidae</i> (имаго)	1	2.3
Перепончатокрылые, ближе не определенные (имаго)	1	2.3
Скорпионницы (<i>Mecoptera</i>) (личинки)	2	4.7
Клопы (<i>Hemiptera</i>)	4	9.3
Чешуекрылые (<i>Lepidoptera</i>)	13	30.2
имаго	1	2.3
личинки	12	27.9
Ногохвостки (<i>Collembola</i>)	1	2.3
Насекомые, ближе не определенные	7	16.3
имаго	1	2.3
личинки	3	7.0
куколки	3	7.0
Паукообразные (<i>Arachnida</i>)	21	48.8
Пауки (<i>Araneus</i>)	7	16.3
Клещи (<i>Acarus</i>)	7	16.3
Сенокосцы (<i>Phalangium</i>)	13	30.2
Многоножки (<i>Myriapoda</i>) <i>Chilopoda</i>	4	9.3
Моллюски (<i>Mollusca</i>)	2	4.7
Малощетинковые черви (<i>Lumbricidae</i>)	27	62.8
Растительный материал	3	7.0
Вегетативные органы	1	2.3
Семена	1	2.3
Число желудков с кормом	43	100
Число пустых желудков	1	2.3

Размножение и экологическая структура популяции

Для западной (европейской) части ареала этого вида утвердилось мнение, что начало воспроизводства у него сдвинуто здесь на более поздний срок (примерно на месяц) по сравнению с другими, симпатрическими видами бурозубок, например *S. araneus*. По наблюдению же сибирских исследователей (Ревин, 1968; Юдин, 1971, Докучаев, 1990), в восточных частях ареала продолжительность размножения и его интенсивность у равнозубой бурозубки в общем сходны с таковыми других представителей рода *Sorex*; рождение молодых и выход их из гнезд приурочены к тем же срокам, но несколько отодвинуты к осени. Точными сведениями о сроках начала размножения равнозубой бурозубки в нашем регионе мы не располагаем, но, судя по тому, что все три случая поимки здесь беременных самок (16.08.1969, 7.07.1978 и 23.07.1989) пришлось на вторую половину лета, кормящей – на начало августа (6.08.1990), а первых прибылых – на конец июня (25.06.1999 и 27.06.2002), вступление местной популяции в воспроизводство следует относить к началу мая, разгар его – к концу июля, а завершение – на сентябрь.

В Северо-Восточном Забайкалье первый этап размножения, по-видимому, проходит на 10–15 дней раньше: беременные самки начинали попадаться в III декаде апреля, а самостоятельный молодняк – в I–II декадах мая (Лямкин и др., 1985). В

Северном Приохотье, по данным Н. Е. Докучаева (1990), спаривание у самок равнозубой бурозубки происходит в основном в третьей декаде мая, о чем свидетельствуют даты отлова первых сеголеток. Молодые зверьки равнозубой бурозубки в уловах за разные годы отмечались там в следующие сроки: 1981 г. – 2.07.1982 г. – 9.07.1982 г. – 15.07.1984 г. – 10.07.1985 г. – 4.07.1986 г. – 12.07.1987 г. – 29.06.1988.

Принимая время между спариваниями и выхода из гнезд молодняка, равным 42 суткам (Skaren, 1979), получим сроки спаривания, указанные выше. Самое раннее спаривание приходилось на 18 мая.

Второй раз самки спариваются сразу же после рождения первого выводка. Так, 27.06.1961 были добыты две кормящие самки, у которых в матках просматривались эмбрионы следующей беременности. По времени второе спаривание приходилось на конец июня – начало июля. Со второй декады июля уже отмечались самки, кормящие второй помет. Сроки третьей беременности у самок равнозубой бурозубки сильно размыты, и самки, беременные третьим выводком, ловились с последних чисел июля. В основном же третья беременность проходила в августе или в сентябре. Так, по свидетельству Н. Е. Докучаева (1990), 27 августа 1983 г. была добыта кормящая самка, у которой можно было различить послеоплодные пятна трех беременностей.

В сентябре размножение заканчивалось, но у части самок оно затягивалось до октября. К примеру, 21.09.1979 г. была отловлена недавно родившая самка с хорошо развитыми млечными железами, а 16.09.1981 – самка на поздних стадиях беременности. Эти самки смогли закончить кормление своих детенышей в лучшем случае в октябре. Таким образом, общая продолжительность периода размножения у равнозубых бурозубок Северного Приохотья составляет 4.5 месяца.

У равнозубых бурозубок по сравнению с другими видами рода *Sorex* сроки окончания размножения смещены на более позднее время, на что впервые обратил внимание Б. С. Юдин (1971). Позднее пролонгированный характер воспроизводства этой бурозубки был подтвержден в двух удаленных друг от друга регионах – нами в Карелии (Ивантер, 1975) и Лямкиным с соавторами (1985) в Северо-Восточном Забайкалье. С этим выводом согласуются и данные по Южной Якутии (Ревин, 1989), средней тайге бассейна р. Вычегды (Куприянова, 1978), а также Западному Саяну (Юдин и др., 1979). Большинство других исследователей приводят сроки размножения равнозубой бурозубки, близкие к указанным выше. Например, в Амурской области (Бромлей и др., 1984) период размножения длится с конца мая по сентябрь включительно, т. е. в те же сроки, которые указаны выше. Остальные 4 взрослые самки были пойманы уже после окончания размножения – 8 и 27 сентября, 9 и 29 октября.

Матка взрослых самок *S. isodon* крупная (суммарная длина рогов 14.4–34.0, в среднем 26.1 мм, тела 7.3–11.4, в среднем 8.5 мм), с относительно удлиненными рогами. Индекс, т. е. отношение длины тела матки к суммарной длине рогов, равен 32.4 %. У молодых самок этот индекс такой же – 33 %, средняя длина тела матки составляет у них 4.3 (3.5–6.5) мм, рогов 12.7 (9.3–15.5) мм.

Размеры и гистологическое строение семенников зимовавших самцов (добытых 27.05, 18.06 и 9.07.1967 и 19.08.1971) свидетельствуют об активном сперматогенезе (рис. 2). Длина семенников варьирует от 7.2 до 8.1 мм, равняясь в среднем 7.8 мм, длина семенных пузырьков 8–10.5 (в среднем 8.8) мм, вес двух семенников 190–322 (в среднем 238) мг. У молодых неполовозрелых самцов ($n = 21$) длина семенников 1–2 (в среднем 1.3) мм, вес 1–3 (в среднем 2.1) мг. Гистологическая картина гонад этих самцов свидетельствует о половом покое.

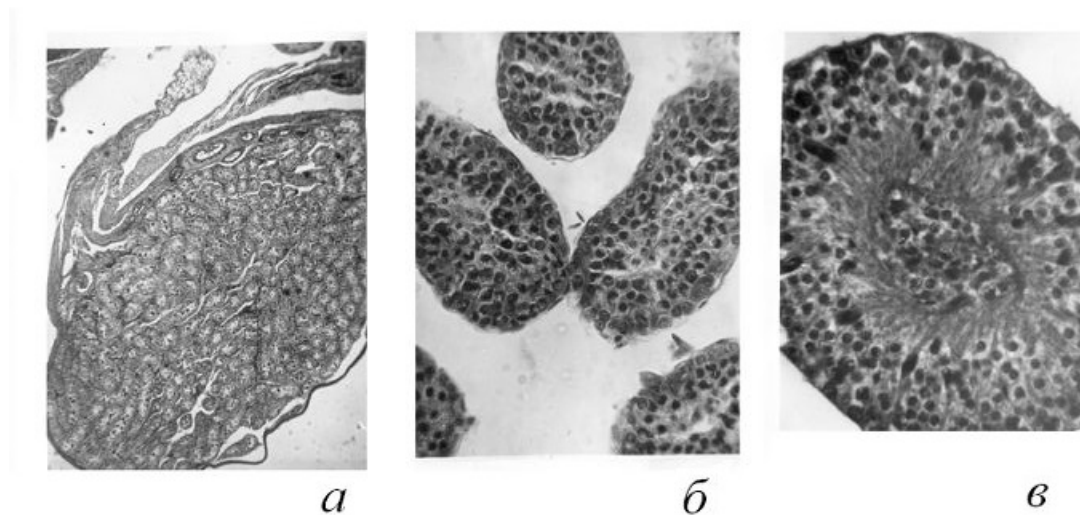


Рис. 2. Гистологическая структура семенников равнозубой бурозубки: а – в состоянии покоя, б – пассивного, в – активного сперматогенеза
Fig. 2. Histologic structure of the testicles of an equal-toothed shrew. а – at rest, б – in passive state, в – in active state

В Карелии молодые особи ловились начиная с 9 июля (1959 г.). Судя по этой дате, рождение их приурочено к середине июня. Таким образом, размножение у равнозубой бурозубки в условиях северо-западной периферии ареала не только заканчивается, но и начинается позднее, чем у других видов *Soricidae*. При этом в размножении участвуют преимущественно взрослые, зимовавшие самки, и общая доля созревающих в год рождения прибылых не превышает 6–8 %.

Размер выводка у равнозубой бурозубки Карелии, по данным обследования беременных зверьков, находился в пределах от 2 до 11 эмбрионов на самку (в среднем 7.7 ± 0.3). В Сибири же, согласно данным Н. Е. Докучаева (1990), плодовитость у самок этого вида снижалась от июня к сентябрю и от первой беременности к третьей (табл. 3).

Средняя плодовитость у равнозубой бурозубки на всем протяжении области ее распространения оказалась довольно стабильной (Докучаев, 1990). Так, на Камчатке и о-ве Парамушир на самку в среднем приходилось 7.4 эмбриона, в Приморском крае – 7.2, в окрестностях оз. Байкал – 7.1, на Алтае и Саянах – 7.6, в Финляндии – 7.1. Лишь в Республике Коми этот показатель был ниже – 6.1. Меньше он был и там, где материалы были получены во второй половине периода размножения, когда плодовитость у самок сильно снижена, например в Амурской области (5.0), Барабе (6.7) и т. д.

Среди изученных сибирских популяций равнозубой бурозубки участие прибылых самок в размножении в год рождения – явление довольно обычное (Докучаев, 1990). Правда, это характерно далеко не для всех представительниц этой возрастной группы, обычно в размножении принимают участие от 4–6 до 15–20 %. Лишь по данным Лямкина с соавторами (1985), в размножении в Муйской котловине (район оз. Байкал) участие молодых самок в размножении в популяции равнозубой бурозубки достигало в отдельные годы 42.4 %.

Таблица 3. Изменения плодовитости зимовавших самок равнозубой бурозубки на реке Челомджа по месяцам и беременностям (1981–1987 гг.) (по: Докучаев, 1990)

Table 3. Changes in fertility of females of the equal-toothed shrews wintering on the Chelomdzha River on months and pregnancies (1981–1987) (on: Dokuchaev, 1990)

Месяц, беременность	Общее кол-во самок	Количество самок (экз.) с данным размером выводка	Среднее число эмбрионов на самку ($M \pm m$)	Коэффициент вариации, C_v
---------------------	--------------------	---	--	-----------------------------

		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Июнь	7	—	—	—		По месяцам			6	1	—	9.1 ± 0.14	4.2
Июль	10	—	—	—	—	—	—	5	2	2	1	8.9 ± 0.35	12.4
Август	14	1	1	—	1	3	1	4	3	—	—	6.7 ± 0.59	32.8
Сентябрь	4	—	1	—	—	2	1	—	—	—	—	5.5 ± 0.87	31.5
По беременностям													
Первая	5	—	—	—	—	—	—	—	4	1	—	9.2 ± 0.20	4.9
Вторая	11	—	—	—	—	—	—	4	4	2	1	9.0 ± 0.30	11.1
Третья	19	1	2	—	1	5	2	5	3	—	—	6.5 ± 0.48	32.2
Всего	35	1	2	—	1	5	2	9	11	3	1	7.7 ± 0.35	26.9

В Северном Приохотье Н. Е. Докучаев (1990) зафиксировал эмбриональную смертность у 35.3 % беременных самок равнозубой бурозубки. Получается, что в результате аутолиза популяция этого вида не досчиталась 7.1 % приплода. Гибель же на стадиях яйцеклеток постигает в среднем одну самку из четырех (при отходе яйцеклеток, составившем 2.8 %). В то же время из пяти случаев резорбции эмбрионов лишь один пришелся на вторую беременность. При этом гибель зародышей в основном отмечалась в правом роге матки. Из 10 резорбирующихся эмбрионов лишь 2 были из левого рога.

Возрастная структура популяции этой землеройки отличается относительно большим удельным весом взрослых животных, составляющих в наших сборах 22 %. Это говорит о низкой интенсивности размножения вида. В июле половой состав молодых зверьков характеризуется значительным преобладанием самцов; среди добытых в Карелии 32 сеголеток их оказалось 26 (81.2 %). У взрослых особей соотношение полов близко к 1:1.

Линька

У этого вида весенняя линька проходит, по всей видимости, в те же сроки, что и у обыкновенной бурозубки (Ивантер и др., 1985). У взрослого самца, добытого 27.05.1967, шкурка имела на 25 % площади темную мездру и рост нового волоса происходил на задней части спины. В последующие месяцы у зимовавших особей этого вида отмечается старческая линька. Ее следы в виде темных пятен на мездре, занимающих от 2 до 50 % площади шкурки и всегда расположенных на спинной стороне, обнаружены у всех добытых в июле – октябре взрослых зверьков.

Молодые линяют довольно поздно, начиная в конце сентября – октябре. Из 11 исследованных за этот период сеголеток только три (добытые 20.09.1987, 1.10.1968 и 20.10.1969) не имели следов линьки, остальные же интенсивно линяли (темные пятна на мездре занимали от 10 до 100 % площади шкурки), а с последней декады октября все отлавливавшиеся зверьки этого вида имели уже зимний мех. Правда, в литературе имеются указания и на более ранние сроки осенней линьки у сеголеток равнозубой бурозубки: 20 августа – 3 октября (Тавровский и др., 1971).

Топография же весенней линьки у этого вида несколько отличается от других. У самок она начинается на передней части тела, когда пигментацией охвачена голова, кожа вокруг передних ног и нижняя часть тела от горла до живота. Вокруг боковых желез также наблюдается рост нового волоса. У самцов линька тоже начинается на голове, затем переходит на область боковых желез, а иногда и на передние лапы. С 20-х чисел июня все зверьки были уже с коротким летним мехом. Относительно небольшой материал (9 шкурок) не позволяет более детально проследить порядок смены меха у самцов. Однако судя по наличию промежуточного весеннего меха,

можно, наверное, говорить, что и у этого вида имеется две весенних линьки.

Материала по линьке самок у нас еще меньше. Три самки, отловленные 4.04 и 11.04.2001 г. и 20.04.1959, имели небольшие пятна пигмента – в основном на голове, шее и середине спины, а у самок, отловленных в мае, весенний мех наблюдался на голове и спине. Смена меха у них шла по характерному волновому типу. В летний период у перезимовавших зверьков наблюдалась старческая линька, причем у самок имелся пигмент вокруг сосков, где на месте вытертых старых волос формировались новые.

В общем смена летнего волоса на зимний идет у равнозубой бурозубки по той же схеме, что и у средней. Это, возможно, объясняется их близким филогенетическим родством (Козловский, Орлов, 1971). Линька, по Н. Е. Докучаеву (1990), начинается на спинной стороне тела, затем распространяется на голову и бока. На нижней стороне тела пигмент начинает появляться в районе грудного отдела, а затем на животе. В последнюю очередь линяют участки у передних ног и в паху, там же дольше всего сохраняется пигмент в коже. Каких-либо существенных отличий в ходе линьки у равнозубой бурозубки с Северного Приохотья (Докучаев, 1990) и Финляндии (Skaren, 1979) не обнаружено, но что касается сроков, то в бассейне реки Челомджа (Северо-Восточная Азия) зверьки начинали линять примерно на две недели раньше. Так, особи с признаками линьки регистрировались здесь с 26 августа, а полная смена летнего меха на зимний отмечена 20 сентября. В Финляндии эти сроки приходятся соответственно на 7 сентября и на 4 октября (Skaren, 1979).

По сравнению со средней бурозубкой у рассматриваемого вида осенняя линька начинается в более поздние сроки. Так, если у первого вида на Челомдже линяющие зверьки отмечались с 31 июля, то у равнозубой бурозубки – лишь с 26 августа (табл. 4), в то время как у средней бурозубки в этом месяце, как мы помним, всего 24.4 % линяющих зверьков.

В процессе осенней линьки прибылые особи равнозубой бурозубки получают зимний мех, длина которого в 1.6 раза больше летнего (табл. 5). Что же касается летнего меха у перезимовавших зверьков, то тут обнаруживается та же закономерность, что и у средних бурозубок. У этих двух видов перезимовавшие самки в летний период характеризуются более длинным мехом, чем самцы этой же возрастной группы.

Таблица 4. Интенсивность осенней линьки у сеголеток равнозубой бурозубки бассейна р. Челомджа в разные годы (самцы и самки вместе) (по: Докучаев, 1990)

Table 4. Intensity of autumn shedding of this-year broods of equal-toothed shrews in the Chelomdzha river basin in different years (all males and females together) (on: Dockuchaev, 1990)

Год	Август			Сентябрь		
	n	с линькой		n	с линькой	
		экз.	%		экз.	%
1979	Нет данных			15	11	73.3
1981	41	8	19.5	20	13	65.0
1982	7	3	42.9	Нет данных		
1983	8	—	—	6	1	16.7
1985	33	1	3.0	4	3	76.0
1986	6	—	—	7	4	67.1
1987	11	—	—	3	1	33.3
Всего	114	12	10.5	55	33	60.0

Н. Е. Докучаев (1990) сообщает всего о двух добытых им экземплярах равнозубой бурозубки с признаками весенней линьки. У самца, пойманного 31.03.1986, проходила первая весенняя линька, пигмент простирался по всей нижней стороне тела и захватывал бока и голову. На спине же, где еще оставался зимний мех, мездра была чистая. На боковых железах также не было пигмента, но здесь смена волос уже прошла. Самец же, отловленный 14.06.1987, находился в стадии второй весенней линьки. Пигмент у него покрывал всю поверхность кожи со стороны мездры, но на брюшной стороне тела он только начал закладываться, и эта часть шкурки была окрашена менее интенсивно. По сравнению со средней бурозубкой это были довольно поздние сроки второй весенней линьки.

Таблица 5. Сезонная изменчивость высоты меха (мм) у различных половозрелых групп равнозубой бурозубки челомджинской популяции (по: Докучаев, 1990)

Table 5. Seasonal variability of the fur height (mm) in different mature groups of the Chelomdzha population of equal-toothed shrews (on: Dockuchae, 1990)

Возраст, пол	Зимний мех		Весенний мех		Летний мех	
		M ± m		M ± m		M ± m
Зимовавшие						
самцы	5	8.1 ± 0.20	3	6.4 ± 0.12	19	4.0 ± 0.06
самки	2	7.8 ± 0.10	—	—	18	4.5 ± 0.05
сеглетки (самцы и самки вместе)	3	7.8 ± 0.17	—	—	70	4.9 ± 0.03

Заключение

Как показали исследования, выявленные выше экологические особенности, свойственные равнозубой бурозубке в специфических условиях северо-западной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью как с плотностью и состоянием популяций, так и с внешними факторами среды. Разнообразие экологических приспособлений, их трансформация и смена во времени и пространстве, адаптивный динамизм и ориентированность на конкретную экологическую ситуацию, складывающуюся из взаимодействия экзогенных и эндогенных факторов, обуславливают относительную стабильность и оптимальное состояние популяций рассматриваемого вида в экстремальных для него приграничных условиях. Вместо узких специальных приспособлений индивидуального ранга в периферических его населенных успешно реализуются широкие структурно-популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки. Определенную роль в жизни и особенно воспроизводстве периферических популяций вида играют специфические регуляторные механизмы направленного действия, осуществляющие поддержание численности на уровне усовершенствованной групповой организации. Однако в северных границах ареала действие этих механизмов более ограничено и поддержание динамичного баланса популяции с ресурсами ее местообитания в основном достигается при значительном участии внешних факторов.

Библиография

- Бобрецов А. В., Нейфельдт Н. Д., Сокольский Л. М. и др. Млекопитающие Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во, 2004. 464 с.
- Большаков В. Н., Васильев А. Г., Шарова Л. П. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia. Soricidae). Екатеринбург, 1996. 268 с.
- Бромлей Г. Ф., Костенко В. Я., Николаев И. П. и др. Млекопитающие Зейского

заповедника . Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. 139 с.

Вольперт Я. Л. Размножение бурозубок (род *Sorex*) Северо-Восточной Якутии // Охотничьи и промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 209–218.

Вольперт Я. Л., Аверенский А. И. Характеристика питания землероек-бурозубок рода *Sorex* в Западном Предверхоянье // Териологические исследования в Якутии. Якутск, 1983. С. 57–73.

Докучаев Н. Е. Структура и продуктивность сообществ землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) Чукотки // Зоологический журнал. 1994. Т. 73 (9). С. 114–123.

Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии . М.: Наука, 1990. 160 с.

Докучаев Н. Е. Питание землероек-бурозубок (*Soricidae*) и оценка их роли в горно-таежных экосистемах Северо-Восточной Сибири // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука, 1981. С. 3–22.

Долгов А. А. Бурозубки Старого Света . М.: Изд-во МГУ, 1985. 219 с.

Долгов В. А., Чабовский В. И., Шилова С. А., Эфрон К. М. Некоторые вопросы экологии бурозубок и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 6. С. 17–28.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР . Л.: Наука, 1975. 246 с.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 770 с.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В. К изучению равнозубой бурозубки (*Sorex isodon Turov*, 1924) // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988. С. 88–112.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Лобкова М. П. О питании землероек-бурозубок (*Sorex* L.) Карелии // Труды государственного заповедника «Кивач». Петрозаводск, 1973. Вып. 2. С. 154–169.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих . Л.: Наука, 1985. 318 с.

Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*) . Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2001. 272 с.

Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях . М.: Из-во ЛКИ, 2008. 416 с.

Козловский А. И., Орлов В. Н. Кариологическое подтверждение видовой самостоятельности равнозубой бурозубки *Sorex isodon Turov* (*Insectivora*, *Soricidae*) // Зоологический журнал. 1971. Т. 50. Вып. 7. С. 1056–1061.

Куприянова И. Ф. Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их численных взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М.: Наука, 1978. С. 114–130.

Куприянова И. Ф. Сем. *Soricidae* – землеройковые // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. СПб.: Наука, 1994. Т. 2. Ч. 1. С. 11–67.

Куприянова И. Ф., Ануфриев В. М. Размещение бурозубок в естественных и антропогенных местообитаниях средней тайги Коми АССР // I Всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1992. С. 89–91.

Лукьянова И. В. Растительные корма в пищевом рационе землероек (*Soricidae*) // Териология. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1974. С. 281–283.

Лукьянова И. В. Распределение землероек (*Soricidae*) в южной тайге и подтаежных лесах Приобья // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск, 1975. С. 70–76.

Лукьянова И. В. Особенности распространения равнозубой бурозубки (*Sorex isodon Turov*) в Западной и Средней Сибири // I Всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1992. С. 103–105.

Лямкин В. Ф., Пузанов В. М., Малышев Ю. С. Некоторые особенности размножения бурозубок (род *Sorex*) Северного Забайкалья // Фауна и экология млекопитающих Якутии. Якутск: Изд. ЯФ СО АН СССР, 1985. С. 73–84.

Макаров А. М. К территориальному поведению равнозубой бурозубки

(*Sorex isodon* Turov) // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., 1983. С. 215–230.

Моралева Н. В. К проблеме межвидовых отношений близких видов землероек-бурозубок (*Insectivora. Sorex*) // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 213–228.

Нестеренко В. А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 173 с.

Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных. Л.: Сов. наука, 1953. 602 с.

Охотина М. В. Морфоэкологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex, Insectivora*), обуславливающие возможность их совместного существования // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР: Тр. биолого-почвенного ин-та. Владивосток, 1974. Т. 17. С. 42–57.

Попов М. В. Средняя, малая, равнозубая бурозубки // Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. С. 57–71.

Пучковский С. В. Опыт сравнительного изучения представителей двух стратегий выживания: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2000. 40 с.

Пучковский С. В. К вопросу о закономерностях биотопического распределения бурозубок (*Sorex*) // Научные труды Свердловского государственного педагогического института. 1973. Сб. 221. С. 109–125.

Пучковский С. В. Биотопические особенности веса тела и некоторых внутренних органов бурозубок (*Sorex, Soricidae, Insectivora*) // Научные доклады высшей школы. Сер. биол. науки. 1969. № 9. С. 43–48.

Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири. Новосибирск, 1976. 338 с.

Ревин Ю. В. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. Якутск, 1968. С. 5–86.

Тавровский В. А., Егоров А. В., Кривошеев В. Г. и др. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 670 с.

Шварц Е. А., Демин Д. В. О факторах сосуществования родственных видов в местах симпатрии ареалов (на примере *Soricidae*) // Доклады АН СССР. 1986. Т. 289. № 1. С. 255–256.

Юдин Б. С. Фауна землероек (*Mammalia. Soricidae*) севера Западной Сибири // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971. Вып. 48. С. 48–53.

Юдин Б. С., Барсова Л. И. Землеройки кедровых лесов Прителецкого очага клещевого энцефалита // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука, 1967. С. 51–59.

Юдин Б. С., Галкина Л. И., Потапкина А. Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской страны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 293 с.

Hanski I. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrews (*Sorex* and *Neomys*) // Ann. Zool. Fennici. 1984. Vol. 21. P. 157–165.

Hanski I., Kaikusalo A. Distribution and habitat selection of shrews in Finland // Ann. Zool. Fennici. 1989. Vol. 26. No 4. P. 339–348.

Siivonen L. *Sorex isodon* Turov (1924) and *S. unguiculatus* Dobson (1890) as independent shrew species // Aquilo. Ser. Zool. 1965. Vol. 4. P. 3–49.

Skaren U. Variation, breeding and moulting in *Sorex isodon* Turov in Finland // Acta zool. fenn. 1979. Vol. 159. P. 1–30.

Skaren U. Variation in two shrews, *Sorex unguiculatus* Dobson and *S. a. araneus* L. // Ann. Zool. Fenn. 1964. Vol. 1. P. 2.

ON THE STUDY OF THE EQUAL-TOOTHED SHREW (*SOREX ISODON TUROV*) IN THE NORTH-WESTERN PERIPHERY OF ITS RANGE

**IVANTER
Ernest**

DSc, Petrozavodsk state university (Petrozavodsk, Lenin st., 33), ivanter@petrsu.ru

Keywords: area, number depression, shedding, nutrition, fertility, population dynamics, reproduction, environmental and population factors

Reviewer:
S. Gashev

Published on:
12 March 2020

Summary: The article is based on long-term (1958–2017) expedition and stationary research in the Kivach, Kostomuksha and Lapland nature reserves and Karelian field stations – Priladozhsky, Kaskesnavoloksky and Gomselsky covering a vast part of taiga of the North-West of Russia. The article analyzes the population and ecological features of the equal -toothed shrew (*Sorex isodon Turov*) associated with its habitat near the North- Western borders of its range. It was found that in these conditions, the species was characterized by a generally low level of abundance compared to the optimal for the range (an average, 0.02 per 100 trap days and 0.1 per 10 trench days), distinct transition to stenotopy and obvious fixation on elements of the anthropogenic landscape. It is also characterized by the peculiarity of the territorial structure, the shift of reproduction to a later date and its general extension until mid – September. During the reproduction season, wintering adult females bring two litters: the first – in late May-early June, the second – in July. The litter size ranges from 2 to 11 per adult female (an average, 7.7 ± 0.3). The share of mature and offspring-bearing profitable animals in general is small (up to 5-8 %) and varies by year depending on the state of the population and weather conditions.



УДК 581.5

РОСТ И ОЦЕНКА ВОЗРАСТА ЭПИЛИТНОГО ЛИШАЙНИКА *PROTOPARMELIOPSIS MURALIS* (SCHREB.) M. CHOISY В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

КУРБАТОВ
Аркадий
Андреевич

*Петрозаводский государственный университет (г.
Петрозаводск, пр. Ленина, 33), arkadiy1416@gmail.com*

СОНИНА
Анжелла
Валерьевна

*доктор биологических наук, Петрозаводский
государственный университет (г. Петрозаводск, пр.
Ленина, 33), angella_sonina@mail.ru*

Ключевые слова:

эпилитные
лишайники,
Protoparmeliopsis
muralis, площадь
таллома, годовой
прирост, модель
роста, возраст
таллома,
продолжительность
жизни

Рецензент:

А. Г. Цуриков

Получена:

16 октября 2019
года

Подписана к печати:

18 марта 2020 года

Аннотация. В работе представлены результаты изучения особенностей роста и оценки возраста талломов эпилитного лишайника *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy на прибрежных диабазовых реках Суны (ГПЗ «Кивач») в таежной зоне Республики Карелия. Проанализированы размеры (площадь талломов) и приросты 17 талломов данного вида за 11-летний период (2007–2018 гг.). Размеры талломов находились в пределах 1.17...26.39 см². В исследуемом диапазоне размеров наблюдался только линейный рост. Отмечено значительное варьирование скорости роста исследуемых талломов в данных условиях – 0.20...1.50 см² в год, обусловленное индивидуальными особенностями талломов, внутривидовой и межвидовой конкуренцией, а также условиями среды. Оценена продолжительность роста талломов в исследуемом диапазоне размеров – 6...23 года.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Скорость роста и продолжительность жизни лишайников зависят от генетических особенностей конкретного вида и от характеристик места обитания, в особенности: климатических условий, химического состава субстрата и физических свойств субстрата (Викторов, 1956; 1960; Домбровская, 1963; Innes, 1985; Галанин, 1997). Работы по изучению роста разных экологических групп лишайников активно проводятся с середины XX столетия. За этот период в работах ряда авторов (Platt, Amsler, 1955; Beschel, 1960; Armstrong, 1974) выделяются фазы роста эпилитных лишайников (Armstrong, 1974): 1) долинейная (прирост с возрастом нарастает в логарифмической прогрессии); 2) линейная (ежегодный прирост постоянный); 3)

постлинейная (ежегодный прирост постепенно уменьшается).

Самая медленная скорость роста отмечена у накипных лишайников и составляет 0.01...0.70 мм/год (Andrews, Weber, 1964; Турманина, 1979). В связи с этим, по оценкам исследователей, накипные эпилитные лишайники могут иметь значительно большую продолжительность жизни по сравнению с другими биоморфами лишайников или другими организмами. Так, в циркумполярных и высокогорных областях продолжительность жизни накипных жизненных форм лишайников может достигать нескольких тысяч лет (Beshel, 1957; Reger, Pewe, 1969; Calkin, Ellis, 1980). Возраст отдельных талломов лишайника *Rizocarpon geographicum* (L.) DC. в полярных районах составляет 4000...4500 лет (Beschel, 1960), по другим данным, 8500...9000 лет (Denton, Karlen, 1973; Miller, Andrews, 1972). В умеренной зоне средняя продолжительность жизни накипных видов лишайников значительно ниже — 500...600 лет (Галанин, Глушкова, 2003; Галанин, 2012).

Изучение особенностей роста и определение возраста эпилитных лишайников являются актуальными и недостаточно изученными вопросами в лихенологии. Большой интерес представляет практическое применение знаний о росте эпилитных лишайников, в частности, в лихенометрическом датировании археологических и геологических объектов с помощью видов лишайников, обладающих большой продолжительностью жизни (например, *Rhizocarpon geograficum*). Метод лихенометрического датирования обладает технической простотой и низкой стоимостью. Однако для его применения нужно проводить подбор лишайников-индикаторов, изучать рост вида-индикатора в конкретных физико-климатических условиях и решать методические проблемы точности и воспроизводимости датировок (Галанин, Глушкова, 2003).

О росте эпилитных лишайников для территории Карелии нет данных. Поэтому основной целью настоящего исследования является изучение особенностей роста эпилитных лишайников в условиях Карелии на примере вида *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy и оценка возраста талломов. Также на основании проведенного исследования роста *Protoparmeliopsis muralis* оценена возможность использования вида в лихенометрическом датировании.

Материалы

Protoparmeliopsis muralis является облигатным эпилитом, характеризуется плагиотропным типом роста, имеет радиальный таллом, который относится к классу накипных диморфных: центральная часть представлена чешуйчатым морфотипом, а краевая часть – лопастным (Purvis et al., 1992).

Исследование проводилось на территории Государственного природного заповедника «Кивач» (Кондопожский район, Республика Карелия) в условиях среднетаежной подзоны. Изучение роста вида выполнено на мониторинговой площадке, заложенной в 2007 г. для изучения роста нескольких видов эпилитных лишайников, на диабазовых скальных выходах в условиях супралиторали побережья реки Суны. Исследованный участок не подвергается прямому воздействию со стороны реки (рис. 1).

В течение 11 лет (2007, 2008, 2011, 2012, 2013, 2017 и 2018 гг.) исследовался рост 17 талломов *Protoparmeliopsis muralis*. За период исследования проведено 117 измерений площадей талломов и получено 57 значений годовых приростов.



Рис. 1. Мониторинговая площадка изучения роста *Protoparmeliopsis muralis*
Fig. 1. Monitoring plot for study of growth of *Protoparmeliopsis muralis*

Методы

Для изучения роста талломов был использован метод картирования (Фадеева, Сони́на, 2000, 2001). В полевых условиях в сухую солнечную погоду (не менее трех солнечных дней до момента измерения) на прозрачную полиэтиленовую пленку обводились контуры талломов с использованием лупы ($\times 7$ -кратное увеличение). В лабораторных условиях контуры сканировались вместе с линейкой, по шкале линейки проводилось масштабирование и измерение площади талломов в программе Autocad. В качестве индекса возраста таллома использован показатель – площадь таллома (cm^2). Для создания моделей роста *Protoparmeliopsis muralis* применен регрессионный анализ в среде Excel (Ивантер, Коросов, 2003). Возраст талломов оценивался по моделям роста.

Результаты

У исследуемых талломов *Protoparmeliopsis muralis* площадь варьирует от 1 до 26 cm^2 , годовые приросты изменяются в диапазоне от 0.04 до 1.39 cm^2 . Распределение размеров талломов имеет резкую правостороннюю асимметрию (коэффициент асимметрии – $A = 0.818$, ошибки коэффициента асимметрии – $mA = 0.224$, фактический и теоретический коэффициенты Стьюдента – $TA = 3.66 > T_{\text{табл.}} = 1.96$). Наибольшая доля вариантов (35 %) сосредоточена в первом классе вариационного ряда (1...4 cm^2). Основная масса вариантов (74 %) находится в первых 3 классах (1...12 cm^2), в остальных соответственно – 26 % вариантов. Заметный провал частот наблюдается в 6-м и 7-м классах вариационного ряда площадей талломов, в которые попали талломы максимальных размеров с площадью 21...26 cm^2 – 4 % талломов (табл. 1).

Таблица 1. Распределение площадей талломов *Protoparmeliopsis muralis*, cm^2
Table 1. Distribution of areas of thalli *Protoparmeliopsis muralis*, cm^2

Классы	Классовые интервалы, cm^2	Центр класса, cm^2	Частота, талломов	Доля, %	Накопленные доли, %

1	1...4	2.50	41	35.04	35.04
2	5...8	6.50	26	22.22	57.26
3	9...12	10.50	19	16.24	73.50
4	13...16	14.50	15	12.82	86.32
5	17...20	18.50	12	10.26	96.58
6	21...24	22.50	2	1.71	98.29
7	25...28	26.50	2	1.71	100.00

При логарифмировании значений площадей талломов *Protoparmeliopsis muralis* распределение становится нормальным, это свидетельствует о том, что размеры талломов имеют логнормальное распределение (критерий Колмогорова – Смирнова $\lambda = 0.63 < 1.36_{(\alpha = 0.05)}$). Вероятность появления значений в интервале 1.17...26.39 см² для логнормального распределения составляет 94 %. Мода, медиана и среднее арифметическое (табл. 2), рассчитанные для логнормального распределения, хорошо описывают фактическое распределение признака, представленное в табл. 1.

Таблица 2. Площадь талломов *Protoparmeliopsis muralis*, см²
Table 2. Area of thallii *Protoparmeliopsis muralis*, cm²

Min	Max	n	Mo	Me	μ	S ²
1.17	26.39	117	3.61	6.78	9.29	75.64

Примечание. Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; n – количество вариант; Mo – мода; Me – медиана; μ – математическое ожидание; S² – дисперсия.

Распределение годовых приростов талломов также имеет резкую правостороннюю асимметрию и значительно отличается от нормального распределения (коэффициент асимметрии – $A = 0.653$, ошибки коэффициента асимметрии – $mA = 0.316$, фактический и теоретический коэффициенты Стьюдента – $TA = 2.065 > T(0.05, \infty) = 1.96$). Наибольшая частота и доля признака смещены влево и находятся во 2-м классе вариационного ряда (0.25...0.45 см² в год, 28 %).

Основная масса вариантов (68 %) находится в диапазоне первых трех классов (0.04...0.66 см² в год). В остальных классах (4...7) сосредоточенно 32 % вариант, имеющих значения в пределах 0.67...1.39 см² (табл. 3). Логарифмирование годовых приростов также приводит к логнормальному распределению (критерий Колмогорова – Смирнова $\lambda = 0.28 < 1.36_{(\alpha = 0.05)}$). С вероятностью 93 % годовые приросты будут находиться в интервале 0.14...1.39 см² в год. Мода, медиана, среднее, дисперсия, стандартное отклонение (табл. 4), рассчитанные для логнормального распределения годовых приростов, хорошо описывают фактическое распределение признака, представленное в табл. 3. Годовые приросты в диапазоне 0.04...0.10 см² (7 значений) находятся в пределах погрешности измерения контуров талломов (0.1 см²), также эти значения значительно ниже модельных скоростей роста талломов (рис. 4) и в расчете статистик логнормального распределения не учитывались.

Таблица 3. Распределение годовых приростов *Protoparmeliopsis muralis*, см² в год
Table 3. Distribution of annual growth of thallii *Protoparmeliopsis muralis*, cm² per year

Классы	Классовые интервалы, см ²	Центр класса, см ²	Частота, талломов	Доля, %	Накопленные доли, %
--------	--------------------------------------	-------------------------------	-------------------	---------	---------------------

1	0.04...0.24	0.14	12	21.05	21.05
2	0.25...0.45	0.35	16	28.07	49.12
3	0.46...0.66	0.56	11	19.30	68.42
4	0.67...0.87	0.77	5	8.77	77.19
5	0.88...1.08	0.98	5	8.77	85.96
6	1.09...1.29	1.19	6	10.53	96.49
7	1.30...1.50	1.40	2	3.51	100.00

Таблица 4. Годовые приросты талломов *Protoparmeliopsis muralis*, см² в год
Table 4. Annual growth of thallii *Protoparmeliopsis muralis*, cm² per year

Min	Max	Mo	Me	μ	S ²	n
0.14	1.39	0.35	0.52	0.63	0.18	50

На основании данных об изменении размеров талломов по годам созданы модели роста каждого таллома за период исследования (11 лет). На рис. 2 представлены модели роста некоторых исследуемых талломов. У всех талломов в диапазоне размеров 1...26 см² зафиксирован линейный рост, модели обладают высокими коэффициентами аппроксимации.

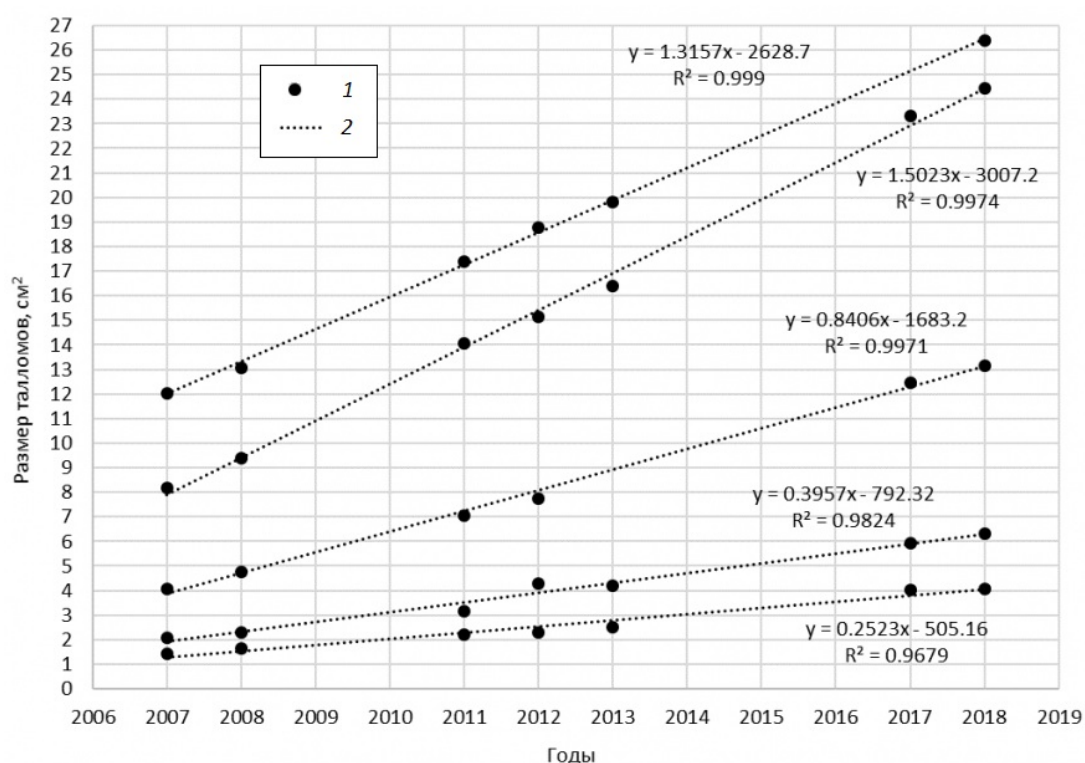


Рис. 2. Рост талломов *Protoparmeliopsis muralis* за период исследования: 1 – эмпирические данные, 2 – линейный тренд, R² – коэффициент аппроксимации
Fig. 2. Growth of *Protoparmeliopsis muralis* over the study period: 1 – empirical data, 2 – linear trend, R² – coefficient of approximation

Так как талломы данного вида растут линейно, то и скорость роста талломов в моделях постоянна, что отражено горизонтальными линиями на рис. 3. Скорость роста варьирует в пределах 0.20...1.50 см² в год.

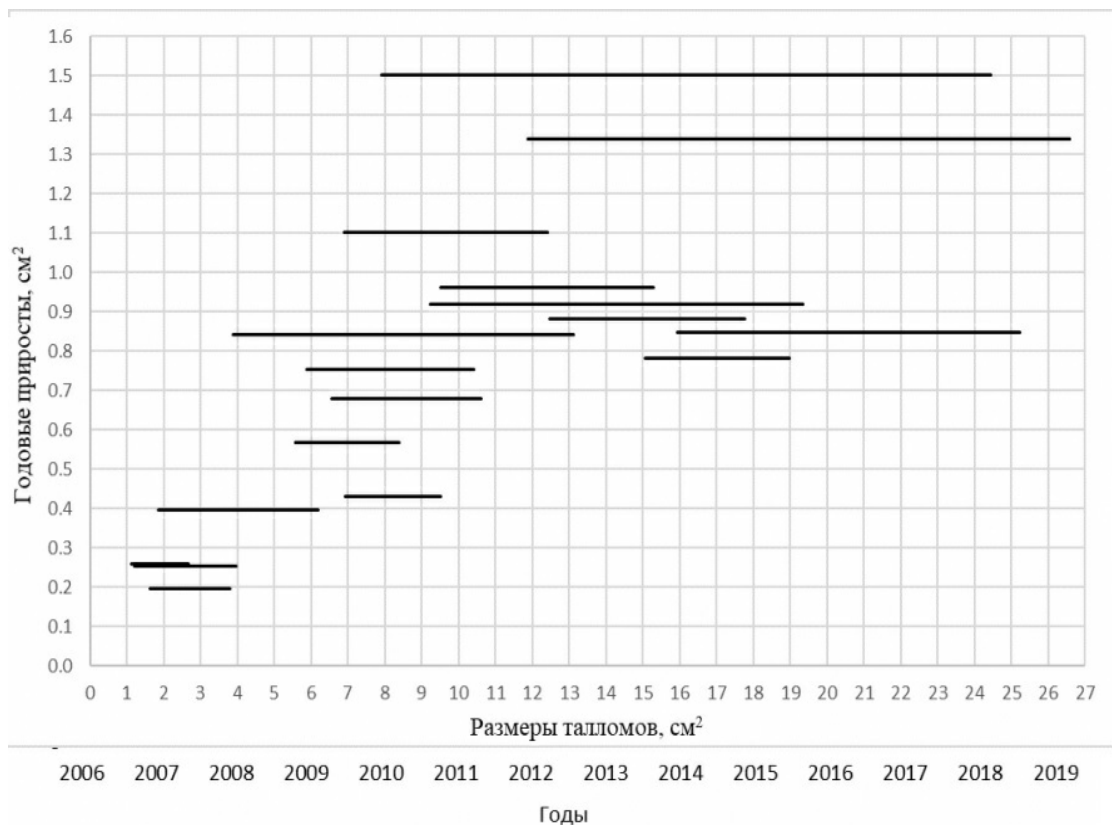


Рис. 3. Скорость роста *Protoparmeliopsis muralis*, см² в год
 Fig. 3. Growth rate of *Protoparmeliopsis muralis*, cm² per year

Учитывая, что выявленный линейный рост *Protoparmeliopsis muralis* зафиксирован для талломов в интервале 1...26 см², модели, оценивающие продолжительность линейного роста (рис. 4), построены с учетом этого диапазона. Продолжительность линейного роста в моделях составляет 6...23 года.

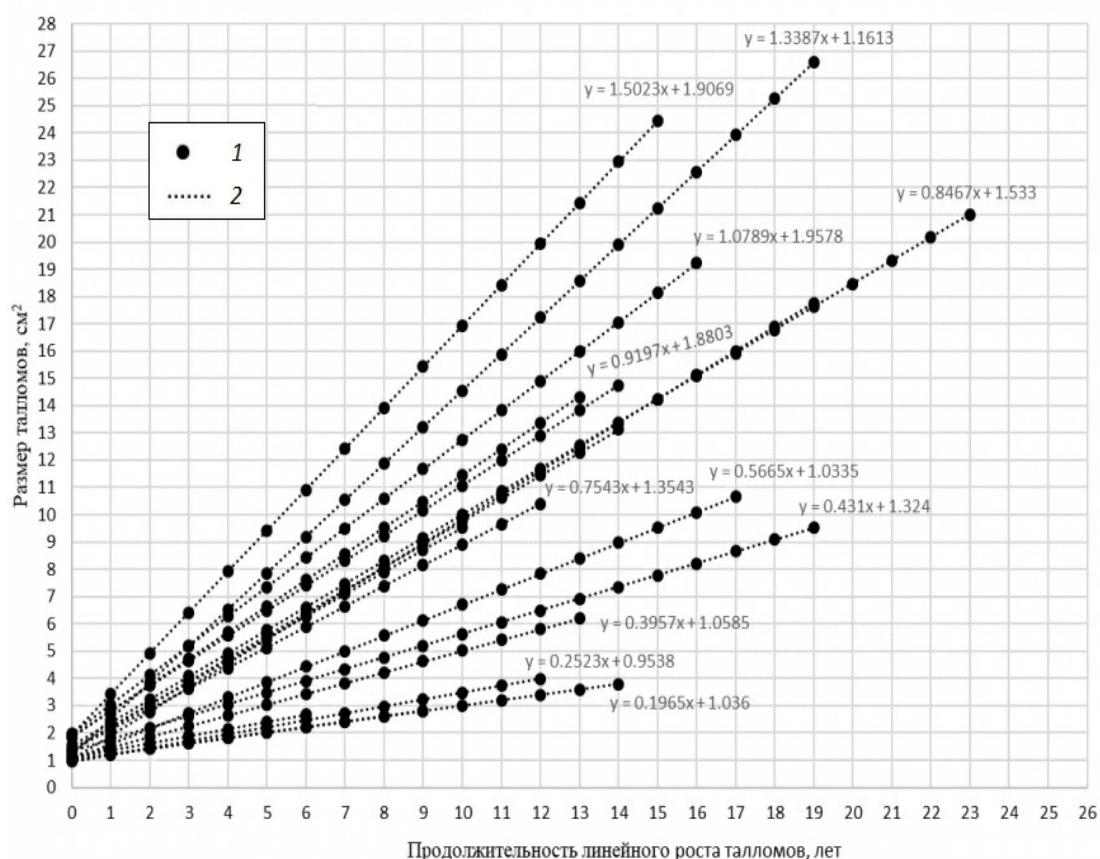


Рис. 4. Оценка времени роста талломов в диапазоне размеров 1...26 см²: 1 – модельные значения, 2 – линейный тренд

Fig. 4. Estimation of growth time of the *Protoparmeliopsis muralis* in the size range 1...26 cm²: 1 - model values, 2 - linear trend

Распределение продолжительности роста в выборке можно считать нормальным ($A = 0.07, mA = 0.55, TA = 0.12 < T_{\text{табл.}} = 1.96$), эксцесс значимо от нормального не отличается ($E = 0.19, mE = 1.06, TE = 0.12 < T_{\text{табл.}} = 1.96$). Большая часть исследуемых талломов находится в 3-м классе вариационного ряда (35.29 %) и имеет продолжительность роста 14...17 лет (табл. 5).

Таблица 5. Распределение продолжительности линейного роста *Protoparmeliopsis muralis*

Table 5. Distribution of linear growth duration of the *Protoparmeliopsis muralis*

Классы	Классовые интервалы, см ²	Частота, талломов	Доля, %	Накопленные доли, %
1	6...9	2	11.76	11.76
2	10...13	5	29.41	41.18
3	14...17	6	35.29	76.47
4	18...21	3	17.65	94.12
5	22...25	1	5.88	100.00

Средняя продолжительность роста талломов составляет 14 лет (табл. 6), доверительный интервал средней составляет 12.25...16.57 года ($P = 0.95, a = 0.05, df = 16$).

Таблица 6. Продолжительность линейного роста *Protoparmeliopsis muralis*
Table 6. Linear growth duration of *Protoparmeliopsis muralis*

Min	Max	M	mM	S	mS	CV	n
6	23	14.41	1.02	4.20	0.72	29.14	17

Примечание. M – средняя арифметическая, S – стандартное отклонение, mM – ошибка средней арифметической, mS – ошибка стандартного отклонения, CV – коэффициент вариации.

Время роста распределяется по нормальному закону, это позволяет прогнозировать максимальную продолжительность роста *Protoparmeliopsis muralis* в заданном диапазоне размеров с помощью интервальной оценки. Так, в соответствии с правилом 3 сигм (для нормального распределения) признак редко отклоняется от среднего значения больше чем на 3 стандартных отклонения. При доверительной вероятности $P = 0.999$, уровне значимости $\alpha = 0.001$, числе степеней свободы $df = 16$, 99.9 % талломов будет находиться в интервале $M \pm 4.015 \cdot S$, при этом можно ожидать появление максимального времени роста 29 лет.

Обсуждение

Полученные в ходе исследования данные о росте в пределах небольшого скального фрагмента свидетельствуют о большом разбросе значений размеров талломов (от 1 до 26 см²) и их модельных приростов (от 0.2 до 1.50 см²). Скорость роста талломов *Protoparmeliopsis muralis* в полученных моделях отличается в 7.5 раза. Можно предположить, что максимальные размеры в ценопопуляции будут иметь талломы, обладающие высокой скоростью роста, талломы с низкой скоростью роста должны иметь меньшие размеры в силу ограниченной продолжительности жизни организмов. Поэтому самый большой таллом в выборке не обязательно будет самым старым, а значительно различающиеся талломы по размерам в выборке могут иметь примерно одинаковый возраст. Например, в моделях продолжительность линейного роста самого большого таллома, достигшего 26 см², имеющего скорость роста 1.34 см² в год, составляет 19 лет, а таллома, достигшего 21 см² и имеющего скорость роста 0.85 см² в год, 23 года, и он является самым старым в выборке. Это отмечается и в литературе, например, в исследованиях М. Бешеля (Beschel, 1960) указывается, что размеры талломов *Rizocarpon geographicum* в возрасте 100 лет (лишайниковый фактор) варьируют от 2 до 45 мм (приросты 0.02...0.60 мм/г) в зависимости от экологических условий.

Выявленное резко правосторонне асимметричное распределения размеров талломов (площадей) в вариационном ряду у *Protoparmeliopsis muralis* согласуется с данными по размерам талломов (измеренные поперечники) для эпилитных видов *Caloplaca* sp., *Xanthoria* sp. (Галанина, 2011), такое же распределение указывается и для листоватых эпифитных лишайников *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm (Михайлова, 2005) и *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt. (Галанина, 2011). По данным литературы, распределения размеров талломов могут отражать стадии развития локальной популяции эпилитных лишайников. Распределения значений признака, близкие к нормальному, указывают на то, что колонизация поверхности субстрата закончилась. Распределения с модой в области минимальных значений свидетельствуют о том, что колонизация поверхности продолжается, маленькие подседающиеся талломы увеличивают частоты их встречаемости в области минимальных значений, вызывая правую асимметрию распределения, или что старые талломы в результате конкуренции разрушаются. Распределения с правосторонней асимметрией свидетельствуют об уменьшении количества молодых талломов в ценопопуляции (Farrar, 1974).

Кроме того, по типу распределения можно предсказать размах признаков,

например размеров талломов, их годовых приростов и продолжительности роста, и отбраковывать аномальные максимальные и минимальные значения этих параметров из выборки. Вероятность появления значений в интервале площадей талломов 1.17...26.39 см² для логнормального распределения составляет 94 %, с вероятностью 93 % годовые приросты будут находиться в интервале 0.14...1.39 см² в год. Так, полученные фактические максимальные значения размеров и годовых приростов *Protoparmeliopsis muralis* не превышают вероятности 95 %, это может свидетельствовать о том, что для ценопопуляции в данных условиях зафиксированные максимальные значения не являются аномально высокими.

У эпилитного лишайника *Protoparmeliopsis muralis* в размерном ряду талломов от 1 до 26 см² за 11-летний период наблюдения выявлен только линейный рост. Ряд авторов вслед за М. Бешелем (Beschel, 1960) выделяют долинейную фазу роста, в которой у талломов постепенно увеличиваются годовые приросты, и постлинейную, в которой по мере старения таллома годовые приросты снижаются (Platt, Amsler, 1955; Beschel, 1960; Armstrong, 1974).

Существуют данные, что долинейная фаза роста может протекать наиболее быстро по сравнению с другими фазами роста, к примеру, у лишайников рода *Rizocarpon* она завершается, когда талломы еще имеют микроскопические размеры (Innes, 1985). Линейная и постлинейная фазы роста сильно отличаются по продолжительности в зависимости от биологических особенностей вида лишайника и условий окружающей среды. По мере старения лишайника скорость его роста замедляется, может снижаться до минимальных значений или останавливаться (Галанин, Глушкова, 2003). По достижении максимальных размеров, характерных для особи, отдельные участки талломов начинают разрушаться. Разрушения талломов также происходят вследствие влияния популяционно-ценотических и сукцессионных факторов (например, при контакте с более конкурентоспособными видами), выветривании и разрушении поверхности субстрата (Галанин, 2001).

Долинейная фаза роста может происходить у талломов *Protoparmeliopsis muralis* на начальных этапах онтогенеза, когда размеры таллома менее 1 см². Учитывая сравнительно небольшую продолжительность жизни данного вида, можно предположить, что остановка роста талломов может происходить достаточно быстро, как и полное разрушение талломов, некоторые талломы полностью разрушались в течение года между наблюдениями.

Растущие талломы *Protoparmeliopsis muralis* могут частично разрушаться, подвергаясь воздействию как абиотических факторов (например, образование ледяной корки, сход снега и льда на реке), так и биотических в силу конкурентной борьбы с другими видами лишайников. Чаще всего разрушению подвержены краевые части талломов, имеющие лопастное строение. Лопастные участки талломов неплотно связаны с субстратом и более подвержены разрушению, чем центральная чешуйчатая часть. В дальнейшем разрушенные участки могут восстанавливаться. У талломов, близких к своим максимальным размерам и возрасту, кроме разрушения краевых частей часто отмечалось начало разрушения таллома в центральной части.

Учитывая проведенный анализ роста всех талломов вида *Protoparmeliopsis muralis* в диапазоне от 1 до 26 см² в прибрежном эпилитном сообществе на отдельном фрагменте скалы, можно предположить, что большую часть жизни талломы растут линейно. Реальный возраст талломов несколько больше оцененной продолжительности линейного роста на то время, которое необходимо², и время от остановки роста талломов до полного его разрушения. Предположительно продолжительность начального роста и время до полного разрушения талломов должны быть меньше зафиксированного линейного роста талломов.

Полученные данные свидетельствуют о небольшой продолжительности жизни вида в условиях Карелии и невозможности использования данного вида в лихенометрическом датировании.

Заключение

В настоящем исследовании впервые получены данные о росте эпилитного лишайника *Protoparmeliopsis muralis*, обитающего на приречных скалах в условиях таежной зоны Карелии. На протяжении исследования размеры талломов находились в диапазоне 1...26 см². В пределах зафиксированных размеров талломов отмечен только линейный рост. Модельные скорости роста талломов варьируют от 0.2 до 1.50 см². Долинейная и постлинейная фазы роста нами не были выявлены. Оцененная по моделям продолжительность линейного роста составляет 6...23 года. Реальный возраст талломов несколько больше полученной продолжительности линейного роста на неучтенное в моделях время, необходимое для развития талломов от микроскопических размеров до 1 см², и время от остановки роста до разрушения талломов. В связи с небольшой продолжительностью жизни на прибрежных скалах в эпилитных синузиях вид непригоден для лихенометрического датирования скальных субстратов в данном регионе.

Библиография

- Викторов С. В. Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне // Вестник Московского университета. Сер.: Биология. 1956. № 5. С. 115–119.
- Викторов С. В. Лишайники пустыни Устюрт и их связь с некоторыми свойствами почв и горных пород // Вопросы индикационной геоботаники. М., 1960. С. 53–60.
- Галанин А. А. Лихенометрические кривые роста *Rhizocarpon* sp. в горах Северо-Востока Азии и Северной Америки // Проблемы геологии и металлогении Северо-Востока Азии на рубеже тысячелетий: четвертичная геология, геоморфология, россыпи. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2001. С. 11–14.
- Галанин А. А. Лихенометрический метод в изучении современных геоморфологических процессов на Северо-Востоке России : Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 1997. 21 с.
- Галанин А. А. Лихенометрический метод изучения криогенных процессов // Наука и техника в Якутии. 2012. № 1. С. 8–15.
- Галанин А. А., Глушкова О. Ю. Лихенометрия // Вестник РФФИ. 2003. № 3. С. 3–38.
- Галанина И. А. К вопросу о скорости роста лишайников-эпилитов на юге Приморского края // Структура и динамика экосистем Сибири и Дальнего Востока: Сб. науч. ст. Находка: Институт технологии и бизнеса, 2011. С. 130–143.
- Домбровская А. В. Влияние некоторых экологических факторов на распределение и рост кустистых и листоватых лишайников в Хибинах // Ботанический журнал. 1963. Т. 48. № 5. С. 742–748.
- Михайлова И. Н. Анализ субпопуляционных структур эпифитных лишайников (на примере *Lobaria pulmonaria* (L.)) // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер.: Биология. 2005. № 1. С. 124–134.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию . Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Турманина В. И. Пути восстановления природных условий последнего тысячелетия и основные результаты // Ритмы природных процессов. М.: МГУ, 1979. С. 24–55.
- Фадеева М. А., Сони́на А. В. Лихенологические исследования онежских петроглифов в связи с оценкой их состояния // Труды Первой российской лихенологической школы. 2000. С. 238–250.
- Фадеева М. А., Сони́на А. В. Скорость роста эпилитных лишайников как показатель деструктивного воздействия лихенобиоты на онежские петроглифы // Актуальные проблемы геоботаники: современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов: Тез. докл. Петрозаводск, 2001. С. 188–189.

- Andrews J. T., Webber P. J. A lichenometrical study of the northwestern margin of the Barnes Ice Cap // A geomorphological technique. Geogr. Bull. 1964. № 22. P. 80–104.
- Armstrong R. A. Growth phases in the life of a lichen thallus // New Phytologist. 1974. № 73. P. 913–918.
- Beschel R. E. A project to use Lichens as indicators of climate and time // Arctic Alpine Res. 1957. Vol. 10. № 1. P. 200–215.
- Beschel R. E. Dating rock surfaces by growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry) // Geology of the Arctic: proceedings of the first international symposium on Arctic Geology. 1960. P. 1044–1062.
- Calkin P. E., Ellis J. M. A lichenometric dating curve and its application to Holocene glacier studies in the central Brooks Range, Alaska // Arctic and Alpine Research. 1980. Vol. 12. № 3. P. 245–264.
- Denton G. H., Karlén W. Lichenometry: its application to Holocene moraine studies in southern Alaska and Swedish Lapland // Arctic and Alpine Research. 1973. Vol. 5. P. 347–372.
- Farrar J. F. A method for investigating lichen growth rates and succession // The Lichenologist. 1974. Vol. 6. № 2. C. 151–155.
- Innes J. L. Lichenometry // Progress in physical geography. 1985. Vol. 9. № 2. P. 187–254.
- Miller G. H., Andrews J. T. Quaternary history of northern Cumberland Peninsula, East Baffin Island, NWT, Canada Part VI: preliminary lichen growth curve for *Rhizocarpon geographicum* // Geological Society of America Bulletin. 1972. Vol. 83. № 4. P. 1133–1138.
- Platt R. B., Amsler F. P. A basic method for the immediate study of lichen growth rates and succession // J. Tenn. Acad. Sci. 1955. Vol. 30. P. 177–183.
- Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., More D. M. Lichen Flora of Great Britain and Ireland. Natural History Museum Publications in association with the British Lichen Society, 1992. 710 p.
- Reger R. D., Pewe T. L. Lichenometric dating in the central Alaska Range // The Periglacial Environment. 1969. P. 223–247.

GROWTH AND AGE ASSESSMENT OF EPILITHIC LICHEN PROTOPARMELIOPSIS MURALIS (SCHREB.) M. CHOISY IN SOUTHERN KARELIA

KURBATOV
Arkadiy

*Petrozavodsk state University (Petrozavodsk Lenin st., 33),
arkadiy1416@gmail.com*

SONINA
Angella Valeryevna

*D.Sc., Petrozavodsk state University (Petrozavodsk Lenin st.,
33), angella_sonina@mail.ru*

Keywords:

Epilithic lichens,
Protoparmeliopsis
muralis, size of
thalli, annual
growth, growth
models, age of
thalli, duration of
thalli life

Reviewer:

A. Tsurikov

Received on:

16 October 2019

Published on:

18 March 2020

Summary:

The paper presents the results of studying the growth characteristics and age estimation of the thallii of the epilithic lichen *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy on the coastal diabases of the Suna River ("Kivach" reserve) in the taiga zone of the Republic of Karelia. The size (area of thallii) and growth of 17 thalluses of this type over an 11-year period (2007–2018) were analyzed. The dimensions of the thallii were within the range of 1.17...26.39 cm². Only linear growth was observed in the studied size range. There was a significant variation in the growth rate of the studied thallii under these conditions—0.20...1.50 cm² per year, due to individual characteristics of thallii, intraspecific and interspecific competition, as well as environmental conditions. The growth duration of thallii in the studied size range was estimated: 6...23 years.



УДК 576.89:639.22

ЗАРАЖЕННОСТЬ БЕЛОМОРСКОЙ НАВАГИ НЕМАТОДАМИ СЕМЕЙСТВА ANISAKIDAE

МАТРОСОВА
Светлана
Владимировна

Петрозаводский государственный университет (Ленина, 33), matrosovasv@yandex.ru

КУЧКО
Тамара Юрьевна

кандидат биологических наук, Петрозаводский государственный университет (Ленина, 33), T_Kuchko70@mail.ru

ЗОРИНА
Анастасия
Александровна

кандидат биологических наук, Петрозаводский государственный университет (Ленина, 33), azorina@petrsu.ru

Ключевые

слова: личинки
анизакид, навага
(*Eleginus navaga*),
анизакидоз,
показатели
зараженности,
органы-мишени,
профилактические
мероприятия

Рецензент:

К. А. Корляков

Получена:

25 ноября 2019
года

Подписана к печати:

20 марта 2020
года

Аннотация. Дана оценка зараженности беломорской наваги нематодами семейства Anisakidae на местах промысла, проведен анализ профилактических мероприятий, направленных на предотвращение анизакидоза человека. Актуальность работы определяется принадлежностью наваги к значимым объектам промыслового рыболовства на Белом море при отсутствии исследований ее заражения личинками анизакид в условиях разного хранения. Показано, что экстенсивность инвазии наваги анизакидными нематодами составляет $74 \pm 5\%$ с интенсивностью инвазий 5.5 ± 1.6 экз. Отмечена прямая зависимость между длиной тела рыбы и интенсивностью ее заражения. Личинки анизакид обнаружены в рыбе на разных стадиях развития в печени, пиллорических придатках, на серозе кишечника, в мышцах, гонадах, под кожей, в жабрах и в области анального отверстия. Наличие взрослых форм анизакид делает навагу окончательным хозяином паразитов. Анализ выживаемости анизакид проведен при разных условиях хранения рыб: свежельвленной (рыба-сырец), охлажденной после 24 часов хранения и дефростированной после 15 суток заморозки. Показано, что снижение интенсивности заражения рыб личинками анизакид связано с эффективностью профилактических мероприятий и с переходом личинок из одной стадии в другую. Замораживание рыбы искусственным способом (t воздуха не менее $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$) и термическая обработка (не менее 25 минут) наиболее эффективны для элиминации личинок и взрослых особей анизакид. Определен основной «орган-мишень» – печень, где наблюдается скопление анизакид на разных стадиях развития. Употребление печени в пищу рекомендуется только после искусственного замораживания рыбы с последующей кулинарной обработкой.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Многочисленные паразитологические исследования ихтиофауны северных морей указывают на высокий процент инвазии рыб личинками нематод семейства Anisakidae (Гаевская, 1984, 2004; Шукарова, Сальникова, 2013; Ткаченко и др., 2017). Анизакиды имеют широкое распространение в водах Баренцева, Балтийского и Белого морей, где установлена зараженность практически всех видов промысловых рыб гельминтами четырех родов: *Anisakis*, *Contracaecum*, *Pseudoterranova* и *Hysterothylacium* (Гаевская, 2005).

Высокая интенсивность заражения анизакидами объектов рыбного промысла ухудшает их товарное качество. При интенсивности инвазии путассу, сельди и хамсы – более 20, а минтая и мойвы – более 7 гельминтов на рыбу показатели питательной ценности их мяса значительно снижаются (Васильева, 2002; Дубинина, 2009). Несмотря на это, санитарная оценка допускает реализацию такой рыбы в торговой сети после глубокой заморозки, приводящей к гибели паразитов (Гаврюшенко, 2016).

Для здоровья людей опасность представляют паразитирующие у рыб личиночные стадии анизакид трех видов: *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens* и *Contracaecum osculatum*. Они вызывают заболевание анизакидоз с поражением желудочно-кишечного тракта. Основным источником и хозяином-носителем данных гельминтов – морская рыба (Головина и др., 2007). Традиционное для жителей северных районов употребление в пищу сырой или слабосоленой морской рыбы, а также икры быстрого посола создает реальную опасность распространения данного заболевания. В последние годы на территории России уже были зафиксированы случаи заражения людей анизакидами на Дальнем Востоке (Микулич, 2010).

Одним из объектов промыслового рыболовства на Белом море является навага. Ежегодный объем ее добычи (~190 т/год) в среднем составляет 30–40 % от общего вылова (Государственный доклад..., 2019). В местах вылова рыба, как правило, замораживается для дальнейшей транспортировки и хранения. Определенное количество наваги поступает к потребителям практически «с моря на стол» без длительной заморозки или реализуется в свежем виде. Это повышает вероятность употребления населением в пищу рыбы с выжившими гельминтами. Нематоды вызывают и эстетическую проблему, негативно влияющую на рынок морепродуктов прибрежных районов Белого моря и на доход рыбаков-поморов.

До настоящего времени изучение зараженности беломорской наваги нематодами семейства Anisakidae на местах промысла не проводилось. Также необходим анализ профилактических мероприятий, направленных на предотвращение анизакидоза человека. Целью представленной работы является проведение ветеринарно-санитарной экспертизы свежельвленной наваги и оценка интенсивности ее заражения личинками анизакид при разных условиях хранения.

Материалы

Изучение паразитов семейства Anisakidae проводилось на наваге (*Eleginus navaga Pallas*) – морской арктической рыбе из семейства тресковых *Gadidae*. Материал был собран в промысловый период в Сумской губе Онежского залива Белого моря. Общее количество выловленных особей составило 125 штук: 42 особи в январе 2016 г., 21 – в марте 2016 г. и 62 – в марте 2019 г.

Для количественной оценки зараженности наваги использованы следующие показатели:

экстенсивность инвазии (ЭИ, %) – степень зараженности рыб в процентах, интенсивность инвазии (ИИ, экз.) – среднее число паразитов на одну зараженную рыбу.

Для анализа выживаемости личинок анизакид было проведено паразитологическое исследование рыбы: свежельвленной (рыба-сырец), охлажденной после 24 часов хранения и дефростированной после 15 суток заморозки.

У всех рыб измерялась абсолютная длина тела при помощи мерной ленты и определялась половая принадлежность по первичным половым признакам – наличию

молок или икры.

Для получения данных по зараженности отдельных органов рыб использовался показатель встречаемости личинок анизакид. Для оценки величины признаков рассчитывалась медиана, как наиболее представительная и устойчивая статистическая характеристика, на которую слабо влияют выскакивающие варианты и несоответствие выборок закону нормального распределения (Животовский, 1991; Коросов, 2007).

Методы

Анализ физических показателей и изучение зараженности наваги проводились по утвержденной методике (Методика..., 1989; ГОСТ..., 2011).

Личинки анизакид определялись методом визуального осмотра всех органов, полостей и тканей рыб. Отмечалось наличие (или отсутствие) паразитов в печени, пилорических придатках, кишечнике, мышцах, гонадах, анальном отверстии, под кожей, на серозной оболочке полости тела и в жабрах, видимых невооруженным глазом. Жизнеспособность обнаруженных личинок нематод определяли по морфологическим признакам и двигательной активности (Методика..., 1989).

При обработке данных использовались непараметрические показатели и методы вариационной статистики: критерий Уилкоксона – Манна – Уитни, тест Колмогорова – Смирнова, критерий Хи-квадрат Пирсона, коэффициент корреляции Спирмена r_s (со статистической ошибкой $m_r = \sqrt{(1-r_s^2)/(n-2)}$) (Коросов, 2007).

Оценка влияния условий хранения зараженных рыб была проведена с использованием кластерного анализа на основе метода Уорда (Ward's method), в котором расчет расстояний между кластерами основан на дисперсионном анализе. В результате образуются группы приблизительно равных размеров с минимальной внутрикластерной вариацией. Для статистического подтверждения наличия кластеров на рисунках указан уровень бутстрэп-поддержки в точках ветвления дендрограмм при количестве итераций для бутстрэпинга, равном 10000 (Шитиков, Розенберг, 2013).

Статистическая обработка полученного материала выполнялась в программах Microsoft Excel 2010, STATGRAPHICS Plus 5.0, PAST версии v3.17.

Результаты

Ветеринарно-санитарная экспертиза 125 рыб установила зараженность их паразитами семейства *Anisakidae*, принадлежащих к нескольким родам, в том числе представляющих опасность для здоровья человека (СанПиН..., 2003).

При паразитологическом исследовании наваги выявили наличие в рыбе личинок анизакид на разных стадиях развития: второй, третьей и четвертой. Паразиты были локализованы в печени, пилорических придатках, на серозе кишечника и полости тела.

Доля зараженных рыб личинками анизакид (ЭИ) в 2016 г. составила 67 %, в 2019 – 87 %, однако достоверных отличий как по годам, так и по месяцам выявлено не было (критерий Пирсона, $p = 0.10$ и $p = 0.34$ соответственно). Не установлено достоверных отличий и по интенсивности инвазий (ИИ): 2016 г. – 2 экз. (от 1 до 20); 2019 г. – 4 экз. (от 1 до 20) (тест Колмогорова – Смирнова – $p = 0.09$; критерий Уилкоксона – $p = 0.077$). По половой принадлежности значимых различий также не выявлено ($p = 0.37$ и $p = 0.06$ соответственно).

Результаты сравнительного анализа позволили объединить данные обоих лет по самцам и самкам для проведения дальнейшего исследования, которое показало, что степень зараженности беломорской наваги личинками анизакид в среднем составляет 74 ± 5 % с интенсивностью инвазий – 5.5 ± 1.6 экз. (от 1 до 20 экз./рыбу). Установлена средняя зависимость между длиной тела рыбы и интенсивностью ее заражения: $r_s = 0.57 \pm 0.10$, $p = 0.02$ (рис. 1).

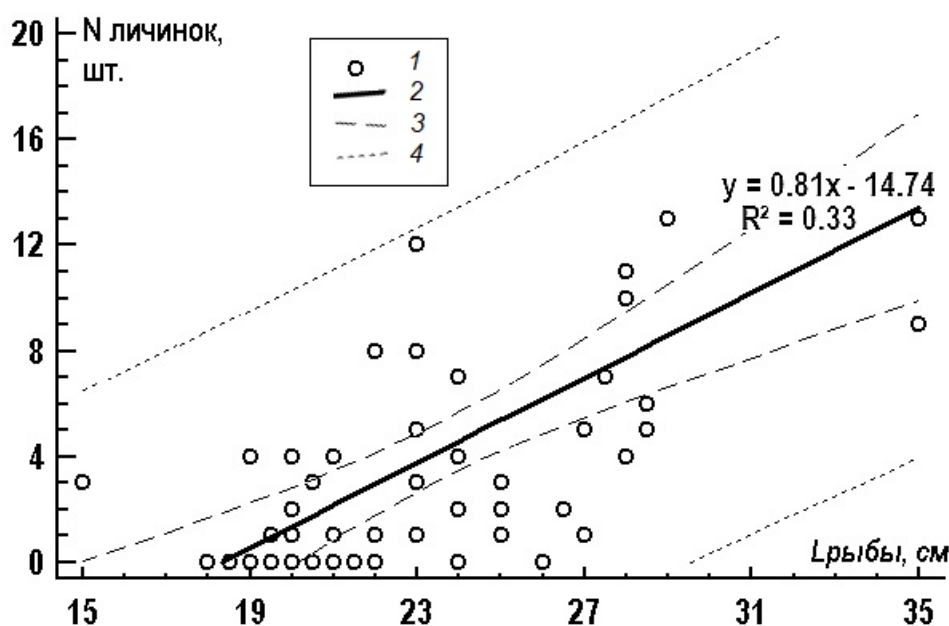


Рис. 1. Линейная зависимость интенсивности заражения (N личинок, шт.) *Euginus navaga* от длины ее тела (L рыбы, см); 1 – исходные данные, 2 – линия тренда, 3 – доверительный интервал, 4 – интервал прогноза

Fig.1. Linear dependence of infection intensity (n larvae, PCs.) of *Euginus navaga* on body length (L fish, cm); 1 – source data, 2- trend line, 3-confidence interval, 4- forecast interval

Уравнение регрессии достоверно согласуется с исходными данными, модель адекватна реальности ($p = 0.03$): чем крупнее рыба, тем больше интенсивность ее заражения. Широкий размах изменчивости исходных данных и средняя зависимость переменных объясняется разнообразием случайных факторов (особенностями жизнедеятельности рыб – питание, условия местообитания, миграции и т. д.).

Выявление органов-мишеней (основных мест локализации личинок паразитов) зараженных особей свежесловленной наваги было проведено с помощью кластерного анализа на основе метода Уорда и евклидовой меры расстояния (рис. 2).

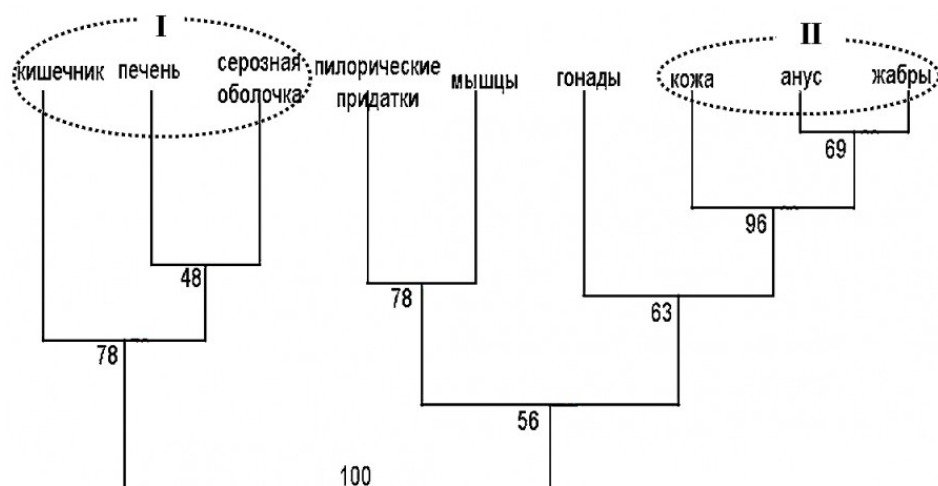


Рис. 2. Дендрограмма сходства внутренних органов свежесловленных рыб по зараженности их личинками анизакид с нанесенными оценками бутстрэп-вероятностей ветвей. Пунктиром с римскими цифрами отмечены кластеры органов с доверительной вероятностью $> 95\%$

Fig. 2. Dendrogram of similarity of internal organs of raw fish by infestation with larvae of Anisakidae family, with estimates of bootstrap probability. Dotting with Romal numerals

indicate clusters of organs with a confidence probability > 95 %

Основными органами локализации личинок анизакид у рыбы-сырца являются печень, желудочно-кишечный тракт и серозная оболочка; единичны случаи обнаружения паразитов под кожей, в жабрах и в области анального отверстия (на рис. 2, 3 – «анус»). Нахождение анизакид в пилорических придатках, мышцах и гонадах определяется, скорее всего, индивидуальными особенностями самих рыб и длительностью их заражения в естественной среде обитания (см. рис. 2).

Сравнительный анализ интенсивности инвазии наваги личинками анизакид в зависимости от сроков хранения показал, что у свежельовленной рыбы зараженность составляет 48 %, после 24 часов хранения – 26 %, а после заморозки – 5 % (отличия по степени зараженности достоверны: критерий Пирсона, $p = 0.02$). Изменения связаны не только с эффективностью профилактических мероприятий (уменьшение количества паразитов), но и с переходом личинок из формы плоской свернутой спирали в свободную форму – червей (табл. 1; $p < 0.01$ по критерию Пирсона).

Таблица 1. Соотношение форм личинок нематод семейства Anisakidae в наваге при разных условиях хранения рыб после вылова (доля, %)

Table 1. Ratio of forms of nematode larvae of the Anisakidae family in navaga under different conditions of fish storage after catch (share, %)

Условия	Форма спирали	Свободная форма (червь)
Рыба-сырец (1 час после вылова)	65	23
Рыба охлажденная (24 часа после вылова)	7	57
Дефростированная рыба (15 суток заморозки)	0	31

Для оценки эффективности профилактических мероприятий с помощью кластерного анализа выявили изменения в концентрации и локализации анизакид после 24 часов хранения рыб и их заморозки (рис. 3).

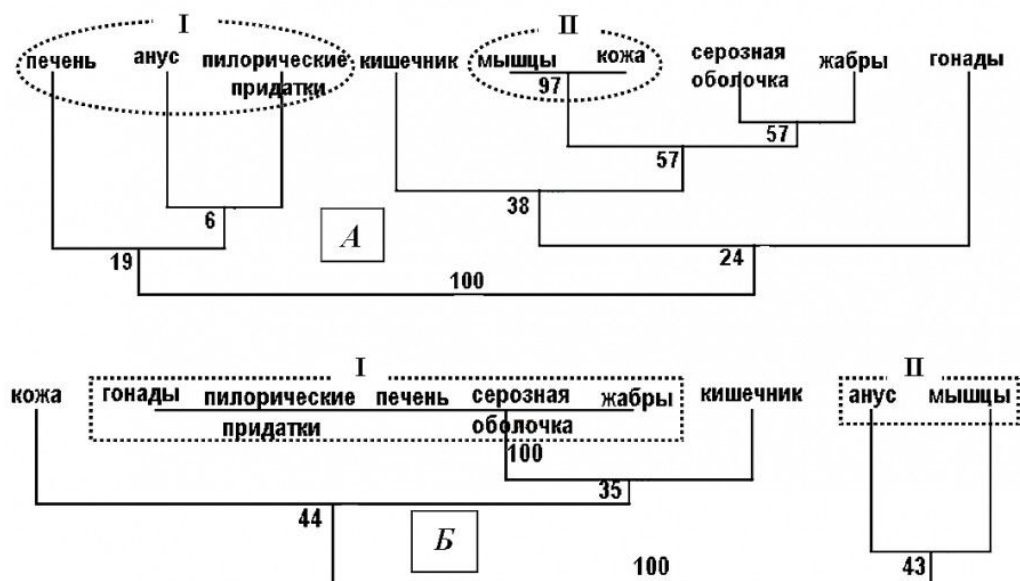


Рис. 3. Дендрограмма сходства внутренних органов рыб (А – после 24 часов хранения, Б – после их заморозки) по зараженности их анизакдами с нанесенными оценками бутстрэп-вероятностей ветвей. Пунктиром с римскими цифрами отмечены

кластеры органов с доверительной вероятностью $P > 95 \%$

Fig. 3. Dendrogram of similarity of internal organs of fish by their infestation with larvae of Anisakidae family (A – after 24 hours of storage and B – after freezing), with estimates of bootstrap probability. Dotting with Romal numerals indicate clusters of organs with a confidence probability $P > 95 \%$

После 24 часов хранения рыбы анизакиды концентрируются в печени и пилорических придатках, их миграция в анальное отверстие объясняет формирование первого кластера органов (I, A, рис. 3). Отсутствие анизакид в мышцах и под кожными покровами формирует второй кластер. Обнаружение паразитов в других органах может быть связано с разной степенью повреждения и началом разложения внутренних органов рыб при хранении без специальной обработки.

У рыбы после интенсивной заморозки наблюдается существенное уменьшение количества органов, пораженных личинками анизакид ($p < 0.001$ по критерию Уилкоксона и Колмогорова – Смирнова при сравнении с выборками свежих рыб и после 24 часов их хранения). В первый кластер объединены органы, в которых не удалось обнаружить анизакид (I, Б, рис. 3). Обнаружение паразитов больше чем в одном органе (в анальном отверстии и в мышцах, кластер II) можно объяснить нарушением процесса заморозки (человеческий фактор) или редкой выносливостью вида при понижении температуры.

Результаты кластерного анализа подтверждают эффективность профилактических мероприятий в виде заморозки рыбы с целью элиминации личинок анизакид. Однако 24-часовое хранение рыб также приводит к достоверному уменьшению концентрации паразитов ($p < 0.03$ по критерию Пирсона при сравнении с выборками свежих рыб) и их локализации в органах (пилорические придатки, анальное отверстие), не используемых человеком в пищу. К основному органу-мишени следует отнести печень, где наблюдается скопление анизакидных нематод как у свежеевыловленных рыб, так и у особей после 24 часов хранения. Употребление печени наваги в пищу рекомендуется только после заморозки рыб.

Таблица 2. Локализация гельминтов семейства Anisakidae в органах и тканях наваги (2019 г.)

Table 2. Location of helminthes of the Anisakidae family in the organs of navaga (2019)

Место локализации	Количество обнаруженных нематод, шт.		
	рыба-сырец	охлажденная рыба	дефростированная рыба
Печень	6	43	0
Пилорические придатки	75	29	0
На кишечнике	29	11	1
В мышцах	4	0	2
В гонадах	19	11	0
В области анального отверстия	1	8	2
На серозе	4	0	1

Нами установлена зараженность беломорской наваги личинками нематод семейства *Anisakidae*. В задачи исследований не входило определение паразитов до вида, однако по фенотипическим особенностям и морфометрическим признакам отмечена принадлежность паразитов не менее чем к трем родам, которые являются наиболее опасными для здоровья человека: *Anisakis*, *Pseudoterranova* и *Hysterothylacium*.

При вскрытии рыбы-сырца наибольшее количество обнаруженных нематод было в форме спирали диаметром 4–6 мм и незрелые цисты до 2 мм. Размер личинок, извлеченных из капсул, от 14 до 22 мм. Основным местом локализации личинок была печень, серозная оболочка кишечника, пилорических придатков, гонады, область анального отверстия, мышечная ткань хозяина. Единичны случаи обнаружения личинок свободной от капсулы формы в виде взрослых червей (19–28 мм), находившихся в печени и гонадах наваги.

При вскрытии охлажденной рыбы через 24 часа после вылова в полости тела наваги обнаружены только нематоды в свободной от капсулы форме размером от 14 до 28 мм. Основным местом локализации анизакид была печень наваги, пилорические придатки, гонады. Некоторые личинки выползали наружу (торчали из анального отверстия) или находились на поверхности тела рыб.

В наваге после длительного замораживания (15 суток, -18°C) и последующей дефростации личинки в форме спирали не обнаружены, количество личинок в свободной форме значительно меньше, размер нематод 15–18 мм.

У нескольких рыб в печени и гонадах вместе с личинками были обнаружены живые, взрослые формы анизакид в процессе спаривания (рис. 4). Это позволяет сделать вывод, что навага может являться окончательным хозяином для представителей нематод семейства *Anisakidae*. Среди анизакид в рыбах во взрослом состоянии паразитирует *Hysterothylacium aduncum* (Гаевская, 2005).



Рис. 4. Взрослые формы анизакид в процессе спаривания: а – сцепление нематод, обнаруженных в печени наваги, b – образование клубка нематод, обнаруженных в икре наваги

Fig. 4. Adult nematodes in the mating process: a – coupling of nematodes found in the liver of navaga, b – formation of a tangle of nematodes found in the navaga caviar

Высокую зараженность наваги гельминтами семейства *Anisakidae* ($\text{ЭИ} = 74 \pm 5 \%$, $\text{ИИ} = 5.5 \pm 1.6$ экз.) можно объяснить специфическими условиями обитания рыб в Белом море: наличие большого количества мелких защищенных от ветра губ, хорошо прогреваемых летом.

У наваги, как и большинства представителей тресковых, личинки анизакид

локализуются в основном на внутренних органах, особенно на печени, пилорических придатках и кишечнике, что характерно в первые часы после вылова – свернуты в спираль и находятся в бесцветной прозрачной капсуле (рис. 5).



Рис. 5. Анизакидные нематоды на пилорических придатках наваги в состоянии плоской свернутой спирали

Fig. 5. The Anisakidae on the pyloric appendages of navaga in the state of a flat coiled spiral

В процессе вскрытия рыбы также отмечено, что у отнерестившейся наваги, которая начала активно питаться, количество нематод увеличивается. В желудке наваги обнаружены мелкие корюшки и сельди, они являются основным источником питания взрослой наваги в этот период. Селедка белого моря, как известно, заражена *Anisakis simplex* и не только (Гаевская, 2005). Инкапсулированные личинки и взрослые формы анизакидных нематод представлены на рис. 6.



Рис. 6. Анизакиды на кишечнике и в печени наваги

Fig. 6. The Anisakidae on the intestines and in the liver of navaga

В отдельных случаях обнаруживали личинок семейства Anisakidae в форме спирали на внутренней части брюшной стенки в области анального отверстия (рис. 7).



Рис. 7. Анизакиды в состоянии плоской свернутой спирали в области анального отверстия

Fig. 7. The Anisakidae in the form of a spiral in the area of the anal opening of navaga

Устойчивость личинок к низкой температуре была подтверждена экспериментально: анизакидные нематоды, извлеченные из свежей наваги, длительное время (от 7 до 23 дней) оставались живыми в пробирке с водой в условиях холодильника ($t = -4^{\circ}\text{C}$). Более того, при естественном замораживании рыбы (средняя температура воздуха -15°C) и дальнейшем ее хранении в течение 5 дней личинки также сохраняли свою жизнеспособность.

Обнаружение живых анизакид в мышцах свежельовленной и охлажденной рыбы говорит о небезопасности ее реализации в торговой сети (СанПиН..., 2003). Поэтому навага, реализуемая сразу после вылова или в охлажденном виде должна подвергаться обязательному потрошению, а при длительном хранении – глубокой заморозке.

Опытным путем определено, что в наваге, замороженной более 15 суток с температурой в толще мышечной массы -18°C , после дефростации все обнаруженные личинки нематод оказались нежизнеспособными. Следовательно, условия замораживания рыб влияют на выживаемость анизакид. Для полного обеззараживания рыбной продукции должно проводиться искусственное воздушное (сухое) замораживание с температурой воздуха не менее -18°C .

Полученные результаты подтверждаются исследованиями Г. Н. Родюк (2001), согласно которым срок гибели паразитов семейства Anisakidae после замораживания и дальнейшего хранения при одинаковой температуре следующий: -12°C (35 суток), -18°C (10–14 суток), -20°C (7 суток) и -25°C (1 сутки).

Согласно санитарно-паразитологической оценке беломорской наваги, обнаруженные в ней личинки анизакид могут быть отнесены к группе паразитов, представляющих опасность для человека или хозяйственно-ценных млекопитающих (живые анизакиды в мышечной ткани рыб). Однако необходимо заметить, что гельминты, относящиеся к данной группе, опасны лишь в живом состоянии. Следовательно, обязательное требование для разрешения пищевого использования наваги – отсутствие в рыбе живых анизакид соответствующих видов, что может быть достигнуто путем специальной заморозки.

Кроме того, анизакиды относятся к группе паразитов, портящих товарный вид рыбного сырья или продукции (мертвые анизакиды в мышечной ткани рыб), для которых устанавливаются критерии допустимого их количества. В реализацию допускается рыба, в которой обнаружено не более 5 личинок анизакид на 1 кг веса, диаметр капсул которых достигает 3 мм, или если они имеют 1 см в длину (более мелкие личинки учету не подлежат). В противном случае рыбу допускают к продаже только после ее переработки (Методика..., 1989).

Беломорская навага для переработки не используется и на реализацию населению она поступает, как правило, в непотрошеном виде. Поэтому, если рыбу планируют использовать в свежем виде (без предварительной заморозки), важно ее своевременное потрошение (в первые часы после вылова).

Заключение

Основные результаты исследования представлены в виде выводов:

1. Зараженность (ЭИ) беломорской наваги анизакидными нематодами составляет $74 \pm 5\%$ с интенсивностью инвазий (ИИ) – 5.5 ± 1.6 экз. (от 1 до 20 экз.); достоверных отличий по годам или половой принадлежности по показателям ЭИ и ИИ установлено не было.
2. Установлена зависимость ($r_s = 0.57 \pm 0.10$) между длиной тела наваги и интенсивностью ее заражения: чем крупнее рыба, тем больше показатель ИИ.
3. У свежевыловленных рыб основными органами локализации анизакид являются печень, серозная оболочка кишечника, пилорических придатков и мышечная ткань рыб.
4. Снижение интенсивности заражения наваги личинками анизакид при разных условиях хранения связано не только с эффективностью профилактических мероприятий (замораживание с помощью искусственного холода), но и с тем, что более зрелые личинки анизакид выходят из капсулы и стремятся выбраться наружу, покинуть рыбу.
5. Результаты кластерного анализа подтверждают эффективность профилактических мероприятий в виде замораживания рыбы с целью элиминации личинок и взрослых особей анизакид (нематоды в полости тела рыбы лопаются, сохраняются в основном только личинки в мышечной ткани).
6. Основным орган-мишень – печень, где наблюдается скопление личинок 2-й, 3-й стадий и предвзрослых личинок анизакид как у свежевыловленных рыб, так и у особей после 24 часов хранения. Употребление печени в пищу рекомендуется только после заморозки рыб.

Чтобы сохранить улов, поморы какое-то количество рыбы замораживают впрок, часть рыбы засаливают, но в основном используют в пищу свежевыловленную навагу. Хозяйки варят уху, запекают рыбу в тесте, из соленой делают холодные закуски. Употребление в пищу сырой, полусырой, недостаточно обработанной уксусом, непросоленной или копченой рыбы, икры-«пятиминутки» создает реальную угрозу для распространения анизакидоза. Избежать попадания живых личинок анизакид в человеческий организм возможно при соблюдении следующих профилактических мероприятий:

1. Температура заморозки наваги не менее -18 °С в течение 72 часов;
2. Термическая обработка рыбы не менее 25 минут;
3. Приготовление слабосоленой рыбы и икры только после предварительной заморозки.

В качестве профилактических мероприятий, проводимых при анизакидозе рыб, на территории Мурманской области действует Постановление Правительства от 29 мая 2008 года № 245-ПП/9, обязывающее продавцов информировать покупателей о проведении обязательной термической обработки живой и охлажденной морской рыбы перед употреблением в пищу. Информация доводится до покупателей в печатном виде на плакатах, листовках-памятках либо на упаковке продукции (О мерах..., 2008).

Библиография

- Васильева О. А. Ветеринарно-санитарная экспертиза рыбы при анизакидозе : Дис. ... канд. ветеринар. наук. М., 2002. 202 с.
- Гаврюшенко И. В. Видовая принадлежность и жизнеспособность личинок анизакид, обнаруженных в мясе морской рыбы // Биотика. 2016. Т. 2 (9). Апрель. С. 32–37.
- Гаевская А. В. Паразиты рыб Северо-восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования : Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1984. 245 с.
- Гаевская А. В. Паразиты и болезни морских и океанических рыб в природных и искусственных условиях . Севастополь, 2004. 236 с.
- Гаевская А. В. Анизакидные нематоды и заболевания, вызываемые ими у животных и человека . Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. 223 с.
- ГОСТ 7631-2008. Рыба, нерыбные объекты и продукция из них. Методы определения органолептических и физических показателей . М.: Стандартинформ, 2011. 10 с.
- Головина Н. А., Стрелков Ю. А., Воронин В. Н. Ихтиопатология . М.: Мир, 2007. 447 с.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия . Ижевск: ООО «Принт», 2019. 316 с.
- Дубинина М. Е. Ветеринарно-санитарная экспертиза различных видов рыб при анизакидозе : Автореф. дис. ... канд. ветеринар. наук. Чебоксары, 2009. 25 с.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия . М.: Наука, 1991. 271 с.
- Коросов А. В. Специальные методы биометрии . Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 364 с.
- Методика паразитологического инспектирования морской рыбы и рыбной продукции (морская рыба-сырец, рыба охлажденная и мороженая) . М.: ВНИРО, 1989. 40 с.
- Микулич Е. Л. Паразиты морских рыб и кальмаров // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. Горки, 2010. С. 387–394.
- О мерах по реализации населению Мурманской области живой и охлажденной рыбы и морепродуктов : Постановление Правительства Мурманской области от 29 мая 2008 года № 245-ПП/9. URL: <http://docs.cntd.ru/document/913513736>.
- Родюк Г. Н. Проблема анизакиоза салаки и пути ее решения в Калининградской области // Морская индустрия. 2001. № 2. С. 22–23.
- СанПиН 3.2.1333-03. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы: Профилактика паразитарных болезней на территории Российской Федерации . М.: Федеральный центр Госсанэпиднадзора Минздрава России, 2003. 64 с.
- Ткаченко А. В., Прусов С. В., Карасев А. Б., Шкателов А. П. Современное состояние зараженности атлантического лосося р. Поной (Мурманская область) личинками нематоды *Anisakis simplex* // Вестник МГТУ. 2017. Т. 20. № 2. С. 455–462.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ данных по биологии и экологии с использованием R . Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2013. 289 с.
- Шукарова Н. В., Сальникова М. М. Мониторинг паразитов беломорской

прибрежной трески // Паразитология в изменяющемся мире: Материалы V съезда паразитологического общества РАН. Новосибирск: Гарамонд, 2013. С. 216.

THE WHITE-SEA NAVAGA INFESTATION WITH NEMATODES OF THE ANISAKIDAE FAMILY

**MATROSOVA
Svetlana
Vladimirovna**

*Petrozavodsk State University (33, Lenin St., 185910,
Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia),
matrosovasv@yandex.ru*

**KUCHKO
Tamara Yurevna**

*Ph.D., Petrozavodsk State University (33, Lenin St., 185910,
Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia),
T_Kuchko70@mail.ru*

**ZORINA
Anastasiya
Aleksandrovna**

*Ph.D., Petrozavodsk State University (33, Lenin St., 185910,
Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia), azorina@petrsu.ru*

Keywords:

anisakid larvae,
Eleginus navaga,
anisakidosis,
measures of
infestation,
"target organs",
preventive actions

Reviewer:

K. Korljakov

Received on:

25 November
2019

Published on:

20 March 2020

Summary:

The assessment of infestation of the white-sea navaga with nematodes of the Anisakidae family at the fishing places was given. The analysis of preventive measures aimed at preventing human anisakidosis was carried out. The relevance of the work is determined by the belonging of navaga to the significant objects of commercial fishing on the White Sea in the absence of studies of its infection with anisakid larvae in different storage conditions. It was shown that invasion extensity of navaga by anisacid nematodes is 74 ± 5 % with the invasion intensity 5.5 ± 1.6 specimens. A direct relationship between the length of the fish's body and the intensity of its infection was noted. Anisacid larvae were found in fish at different stages of development in the liver, pyloric appendages, on intestinal serosa, in muscles, gonads, under the skin, in the gills and in the anal area. The presence of anisakid adult forms makes navaga the final host of the parasites. The analysis of nematode survival was carried out under different conditions of fish storage: freshly caught (raw fish), cooled after 24 hours of storage and defrosted after 15 days of freezing. It was shown that the decrease in the intensity of fish infestation with anisakid larvae is associated with the effectiveness of preventive measures and with the transition of larvae from one stage to another. Freezing fish artificially (air temperature not less than -18 °C) and heat treatment (not less than 25 minutes) are most effective for the elimination of larvae and adult anisacids. The main "target organ" – the liver, where there is an accumulation of anisakids at different stages of development was determined. The use of liver in food is recommended only after artificial freezing of fish with subsequent cooking.



УДК 631.4:579.26

ИНДИКАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ГОРОДСКИХ ПОЧВ ПО НЕКОТОРЫМ ХИМИЧЕСКИМ И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИМ ПАРАМЕТРАМ (НА ПРИМЕРЕ Г. АСТРАХАНИ)

ПАРХОМЕНКО
Анна Николаевна

канд. биол. наук, ФГБОУ ВО Астраханский
государственный технический университет (414025,
Россия, г. Астрахань, ул. Татищева, 16), parhoman@mail.ru

Ключевые слова:

городские почвы,
оценка почв,
биологическая
активность,
ферментативная
активность,
экологическое
состояние

Получена:

15 июля 2019
года

Подписана к печати:

12 марта 2020
года

Аннотация. Целью исследований являлось определение экологического состояния почв промышленной, селитебной и рекреационной зоны города Астрахани. В результате работы изучена биологическая и ферментативная активность исследуемых почвенных образцов. Низкую биологическую активность показали почвы территории нефтебазы № 5 ООО «ЛУКОЙЛ-НВНП». Низкую ферментативную активность – почвы селитебной зоны. Используя полученные результаты, рассчитали интегральный показатель биологического состояния исследуемых почв по 15 биологическим и биохимическим показателям. Максимальные значения ИПБС отмечены для почвы рекреационной зоны, минимальные – для почвы промышленной зоны (нефтебаза № 5 ООО «ЛУКОЙЛ-НВНП»), 81.2 и 26.2 % соответственно. Для обработки и анализа данных использовали кластеризацию по комплексу химических и микробиологических показателей. В результате образовалось три кластера. Минимальные различия химических и микробиологических показателей показаны для почв, отобранных на территории нефтебазы № 5 ООО «ЛУКОЙЛ-НВНП». Второй кластер образовали почвы селитебной зоны и ООО «Кондитерская фабрика "Карон"», третий – почвы, отобранные в рекреационной зоне города. Также установлено, что для определения экологического состояния городских почв промышленной и селитебной зон наиболее применимы микробиологические показатели по сравнению с биохимическими. Полученные результаты свидетельствуют, что экологическое состояние почв промышленной, селитебной зон и парка им. В. И. Ленина по значениям интегральных показателей можно характеризовать как высокоопасное.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Почвы городских территорий выполняют целый ряд важнейших функций. Почвенный покров города имеет свойства поглощать газовые примеси от автотранспорта, промышленных предприятий, играя роль барьера от загрязняющих веществ и медленно накапливая загрязняющие вещества. В условиях постоянно

усиливающегося антропогенного давления почвы городов все более деградируют, нарушается их функционирование.

Бурное развитие нефтеперерабатывающей отрасли выступает одним из наиболее значимых факторов антропогенной нагрузки, т. к. при поступлении нефтепродуктов нарушается экологическое состояние почвенных покровов из-за глубоких и часто необратимых изменений свойств и структуры почвенных биоценозов (Ручин и др., 2009; Хазиев, 2019). Почвы вокруг таких объектов, со временем все более накапливая загрязняющие вещества, характеризуются достаточно устойчивым уровнем загрязнения (Мотузова, Безуглова, 2007). Одним из старейших объектов этой отрасли является нефтебаза № 5 Астраханского филиала ООО «ЛУКОЙЛ-НВНП», которая расположена в центре г. Астрахани, активно функционирует в течение 136 лет и занимает территорию 27 га. Активное развитие автомобильного транспорта способствует увеличению строительства автозаправочных станций и является фактором негативного воздействия на почвы городских территорий. Все это приводит к нарушению нормального функционирования и загрязнению почвенных территорий компонентами, ранее для них не характерными.

Оценить происходящие изменения и охарактеризовать непосредственную реакцию организмов, сообществ или экосистем на те или иные антропогенные воздействия в почвах позволяют методы биологической индикации (Корикина и др., 2016; Белова и др., 2017; Галактионова, Суздалева, 2017). Доказана эффективность и целесообразность использования в биоиндикации таких критериев биологической активности почв, как численность и биомасса различных групп микроорганизмов, протекание основных биологических круговоротов важнейших элементов, ферментативная активность почв и некоторые другие показатели (Добровольский, Чернов, 2011; Корикина и др., 2016; Пархоменко, 2018). Для экологической оценки состояния почв городских территорий важно использовать показатели, отражающие протекание как биологических, так и биохимических процессов в почве.

Одним из таких показателей, по мнению некоторых авторов (Федорец, Медведева, 2009; Казеев, Колесников, 2012; Колесников и др., 2013), является интегральный показатель биологического состояния почвы (ИПБС). ИПБС позволяет оценить и обобщить ряд изменений большого количества параметров при различных антропогенных нагрузках. При этом снижение ИПБС, как правило, напрямую зависит от уровня влияния антропогенного фактора.

Поэтому особо актуальным направлением является оценка влияния различных антропогенных факторов на комплекс химических и микробиологических показателей почв городских территорий.

Цель работы – исследование экологического состояния почв, отобранных в промышленной, селитебной и рекреационной зонах города Астрахани по некоторым химическим и микробиологическим параметрам.

Материалы

Объектами исследования являлись почвы промышленной, селитебной и рекреационной зон г. Астрахани (рис. 1). Пробы почвы промышленной зоны отбирали на территории нефтебазы № 5 Астраханского филиала ООО «ЛУКОЙЛ-НВНП» (непосредственно в местах отгрузки нефтепродуктов и перевалки железнодорожным транспортом (проба 1), в 20 м (проба 2) и в 100 м от источника загрязнения (проба 3) и около административного здания (проба 4) и ООО «Кондитерская фабрика "Карон"» (проба 5), расположенных в черте г. Астрахани. Проба 6 отобрана в селитебной зоне, Советский район г. Астрахани (ул. Менжинского, строительство производится с 2016 г., ранее на этой территории располагались постройки частного сектора).

В рекреационной зоне города отобраны: проба 7 – парк им. В. И. Ленина (основан в 1913 г., Трусовский район) и 8 – сквер им. Гейдара Алиева (основан 19 мая 2011 г., Кировский р-н).

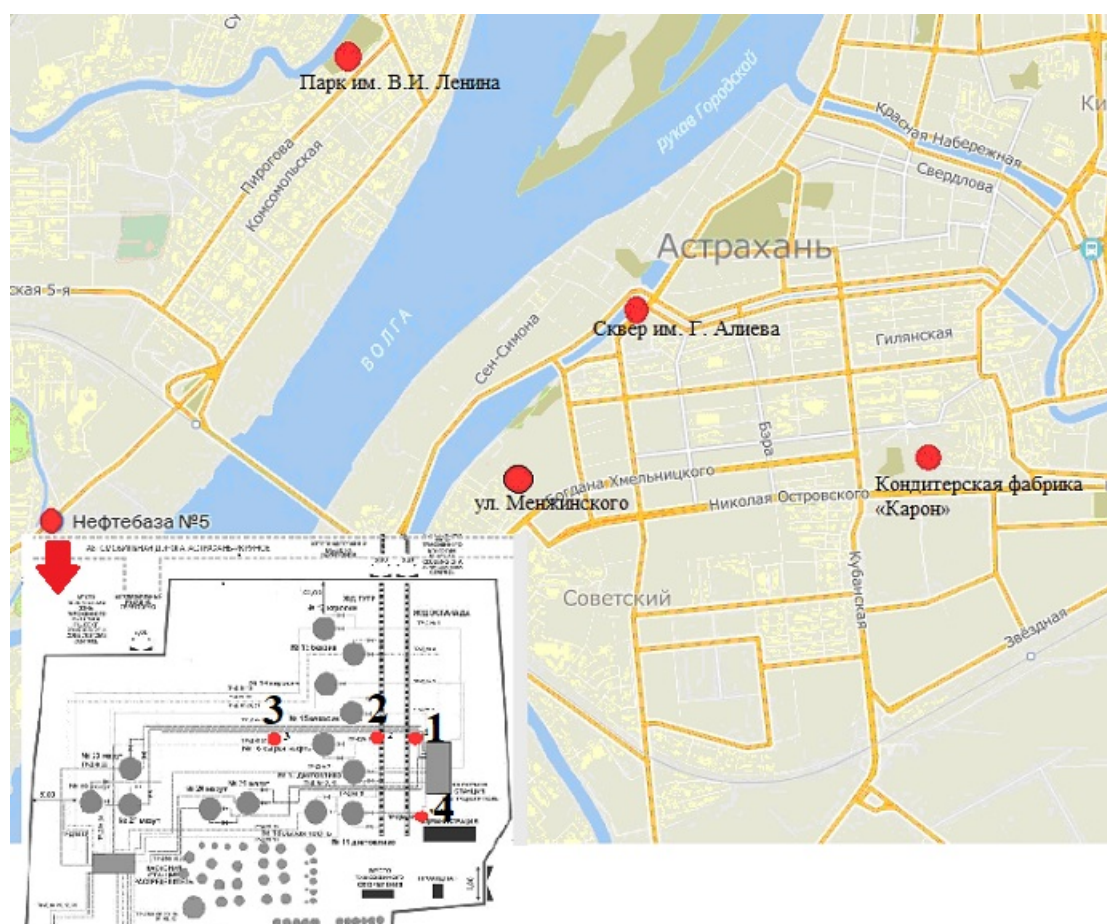


Рис. 1. Карта-схема г. Астрахани с местами отбора проб
Fig. 1. Map of Astrakhan with sampling sites

Методы

Отбор проб почвы и экспериментальные исследования проводили стандартными и общепринятыми методами (Нетрусов, 2005). Отбор проб почвы производился в соответствии с требованиями ГОСТ 28168-89 (Аmax, глубина 0–20 см) методом конверта.

Влажность почвы определяли как разницу веса влажной и сухой почвы и выражали в %. Почву высушивали в течение 6 ч в металлических бюксах при температуре 100–105 °С до постоянного веса. pH определяли потенциометрическим методом: к навеске воздушно-сухой почвы (20 г) добавляли 50 мл 1 н. раствора KCl (pH 5–6.0), полученный почвенный образец с раствором взбалтывали на ротаторе в течение 5 мин. Затем суспензию переносили в стаканчик, к которому присоединяли электроды. Спустя 2 мин анализа снимали показания pH-метра (Федорец, Медведева, 2009).

Определение содержания гумуса в исследуемых почвенных образцах проводили по методу Тюрина, который основан на окислении углерода гумуса раствором хромового ангидрида в H_2SO_4 и дальнейшем титровании образца 0.1 н раствором соли Мора. По содержанию углерода в почвенных образцах вычисляли процентное содержание гумуса (Федорец, Медведева, 2009).

Для определения активности каталазы к навеске исследуемого образца почвы (5 г) добавляли 100 мл 2 %-ного раствора H_2O_2 и помещали в эксикатор со льдом. Через 0.5, 1 и 2.5 часа экспозиции полученный раствор фильтровали и 5 мл фильтрата титровали раствором 0.1 н марганцовокислого калия с участием 5 мл 10 % H_2SO_4 до появления слабо-розовой окраски. Контролем служила почва (5 г), стерилизованная в автоклаве при 1.5 атм. в течение 2 ч. Ход работы с контролем тот же. Активность каталазы рассчитывали по разности между количеством O_2 в опытной и контрольной пробах и выражали в мл 0.1 н раствора $KMnO_4$, затраченного на титрование (Хазиев,

2005).

Для определения активности амилазы 10 г почвы обрабатывали 1.5 мл толуола и через 15 мин приливали 20 мл 2 %-ного раствора крахмала и 20 мл 0.1 М фосфатного буфера (pH 5.5). Смесь тщательно встряхивали и ставили в термостат на 96 ч при 37 °С. За 1 ч до окончания инкубации объем смеси в колбе доливали до 100 мл водой, предварительно нагретой до 38 °С (толуол должен находиться выше метки). Полученную смесь фильтровали. Количество редуцирующих сахаров определяли методом йодометрического титрования по Гоффману и Зеегеру. Активность амилазы выражали в мл 0.1 М $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, израсходованной на титрование 20 мл раствора (Хазиев, 2005).

Активность протеазы определяли следующим образом. 1 г почвы помещали в стеклянную колбу объемом 50 мл, добавляли 5 мл 1 %-ного раствора казеина, приготовленного на фосфатном буфере (pH 7.4), и 0.2 мл толуола. Колбу тщательно встряхивали, закрывали пробкой и инкубировали в термостате при температуре 30 °С в течение суток, периодически встряхивая. После этого добавляли 5 мл воды и содержимое колбы фильтровали. К 5 мл фильтрата доливали 0.5 мл 0.1 н серной кислоты и 3 мл 20 %-ного сернокислого натрия для осаждения белков. Затем снова фильтровали и добавляли 1 мл 2 %-ного раствора нингидрина. Смесь тщательно взбалтывали и кипятили на водяной бане в течение 10 мин. Полученный окрашенный раствор доводили дистиллированной водой до 50 мл и фотоколориметрировали при 500–560 нм (зеленый светофильтр). Количество аминокислот в переводе на глицин находили по калибровочной шкале, составленной на чистый глицин. Активность протеазы выражали в мг глицина на 1 г почвы за 24 ч (Хазиев, 2005).

Активность уреазы определяли по экспресс-методу, учитывая время и скорость распада мочевины с образованием аммиака в исследуемых почвах (Федорец, Медведева, 2009).

Целлюлозоразлагающую активность определяли с помощью аппликационного метода. В течение 60 суток в исследуемых почвенных образцах экспонировали полоски стерильной льняной ткани (10 x 3 см), затем образцы извлекали, очищали от почвы и продуктов распада, подсушивали и по показателям разности веса рассчитывали убыль льняной ткани в % (Федорец, Медведева, 2009).

Учитывали численность микроорганизмов различных физиологических групп, выделенных из исследуемых почвенных образцов. Сапротрофы выделяли на мясо-пептонном агаре (МПА), нитрификаторы I и II фазы – на жидкой среде Виноградского для нитрифицирующих микроорганизмов, аэробные целлюлозолитики – на жидкой среде Омелянского, сахаролитики – на плотной среде Чапека, азотфиксаторы – на агаре Эшби. Кроме этого, методом прямого микроскопического учета определили количество бактерий в исследуемых почвах (Нетрусов, 2005).

Всего проанализировано 110 почвенных образцов. Повторность проведенных опытов – 3–5-кратная.

Статистическую обработку полученных результатов проводили с помощью программ Microsoft Excel и Clusters3.xls for Windows.

Используя полученные экспериментальные данные, вычислили ИПБС по методике (Казеев, Колесников, 2012), которая позволяет оценить массив всех полученных результатов, независимо от единиц измерения каждого параметра. При расчетах за 100 % принимали максимальное значение каждого из показателей и по отношению к нему в процентах выражали значение этого же показателя в других почвенных образцах.

Данный метод основан на подборе наиболее информативных показателей, отражающих особенности биологического состояния почв в зависимости от характера и степени антропогенного воздействия. Однако проблема выбора таких конкретных показателей решается исследователями с учетом специфики почв различных природных зон, уровня антропогенного преобразования почв, а также качественных и количественных характеристик такого воздействия (Добровольский, Чернов, 2011; Корикова и др., 2016; Галактионова, Суздалева, 2017). В исследованиях, проведенных

ранее (Пархоменко, 2018), такой подход, с учетом природно-климатических условий Астраханской области, зарекомендовал себя положительно.

В ходе данного исследования, комплекс предлагаемых индикаторных параметров расширен и предложено использовать для расчета ИПБС исследуемых почвенных образцов 15 наиболее информативных биохимических и микробиологических показателей: влажность, pH, содержание гумуса, активность каталазы, уреазы, протеазы, амилазы, степень разложения целлюлозы, численность целлюлозолитиков, нитрификаторов I и II фазы, азотфиксаторов и сахаролитиков, численность бактерий.

По аналогичной схеме дополнительно рассчитали интегральный показатель биогенности (ИПБ) и интегральный показатель биологической активности (ИПБА), что позволило установить степень их вклада в обобщенные значения интегрального показателя биологического состояния данных почв.

ИПБ исследуемых почвенных образцов рассчитали по численности различных групп микроорганизмов, ИПБА – по показателям ферментативной активности с учетом значения влажности, pH солевой вытяжки и содержания гумуса.

Результаты

По органолептическим показателям проба 1, отобранная на территории нефтебазы № 5, непосредственно вблизи источника загрязнения, характеризуется высокой степенью загрязненности, т. к. имела черный цвет, однородную маслянистую консистенцию и сильно выраженный характерный запах нефти и нефтепродуктов. Для данного образца характерно глубокое просачивание нефтепродуктов на всю глубину почвенного профиля и отсутствие каких-либо крупных частиц. Для пробы 2 характерен менее выраженный запах нефти и нефтепродуктов, черный цвет которой также обусловлен просачиванием нефтепродуктов вглубь профиля, полутвердая маслянистая консистенция; преобладали почвенные комочки среднего размера (1–3 мм). Вследствие длительного загрязнения нефтяными углеводородами данные пробы преобразовались в почвогрунты. Пробы 3 и 4 не обладали запахом, имели коричневый цвет и твердую рассыпчатую консистенцию, отнесены к светло-каштановым почвам. Для проб 3 и 4 характерен легкий гранулометрический состав с преобладанием «физической глины» (78.0–80.0 % частиц < 0.01 мм), среднесуглинистые по Н. А. Качинскому (Корчагин и др., 2011). В отношении данных почв ранее проведено исследование некоторых химических и микробиологических показателей (Пархоменко, 2011), вследствие чего установлено, что проба 4 может считаться условно «чистой» (т. е. отобранной вне зоны загрязнения), т. к. в ней не выявлено содержания нефтяных углеводородов. Пробы 5 и 6 отличались частично нарушенным профилем, в почве обнаружены включения бытового характера (частицы полиэтилена, битое стекло) и строительного мусора. Основной частью данных почв являются пылеобразные частицы среднего диаметра (0.01–0.005), доля которых составляла 54.6–65 %. Пробы 7 и 8 отнесены к антропогенно-преобразованным почвам, по своим свойствам близки к светло-каштановым, тяжелосуглинистым (82.0–85.0 % частиц диаметром < 0.01 мм).

Анализ ряда биохимических и микробиологических показателей исследуемых почв показал достоверное увеличение ($p \leq 0.05$) влажности, pH, интенсивность разложения целлюлозы и активности каталазы в образцах, удаленных от основного очага загрязнения (железнодорожные пути, проба 1). Данная тенденция прослеживается и в отношении таких групп микроорганизмов, как целлюлозолитики, нитрифицирующие I и II фазы: максимальная их численность отмечена в самой удаленной точке от пробы 1. Во всех остальных почвенных образцах, отобранных на территории нефтебазы, их численность оказалась значительно снижена, что свидетельствует об индикаторных свойствах данных физиологических групп микроорганизмов (табл. 1).

Также установили, что более высокие значения практически всех исследуемых показателей характерны для почв, отобранных на территории ООО «Кондитерская фабрика "Карон"» и сквера им. Г. Алиева (проба 5 и 8), за исключением таких

показателей, как численность азотфиксирующих микроорганизмов и активности амилазы, высокие значения которых наблюдались в почве селитебной зоны (проба 6) и парка им. В. И. Ленина (проба 7) соответственно (табл. 1).

Таблица 1. Химические и микробиологические показатели исследуемых почв

Показатели, ед. измерения	Исследуемые образцы почвы							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Влажность, %	6.61	6.95	7.98	25.625	13.0	4.0	15.0	18.0
pH солевой вытяжки, ед.	6.0	6.4	7.0	7.0	6.0	5.0	7.4	6.8
Содержание гумуса, %	0	0	0	5.0	5.0	2.06	13.7	10.0
Каталаза, мл 0.1 н. р-ра KMnO_4	0.1	0.1	0.2	0.5	5.2	0.2	5.5	12.0
Протеаза, мг аминного азота	0.5	1.1	0.1	0.7	0.115	0.065	0.11	0.13
Амилаза, мл 0.1 М $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$	0.96	0.15	0.83	0.25	4.5	2.0	5.9	6.5
Уреаза, усл. ед.	3.0	2.0	1.5	1.0	0.2	0	1.5	2.0
Разложение целлюлозы, %	0.1	0.1	18.75	40.0	53.0	27.0	44.0	67.0
Целлюлозолитики, кл/г	75	75	150	200	265	135	220	335
Сахаролитики, $\times 10^3$ КОЕ/г	17.0	4.2	3.17	50.0	22.5	7.9	9.0	5.66
Нитрификаторы I фазы, кл/г	0.1	0.1	75	150	150	100	180	200
Нитрификаторы II фазы, кл/г	75	150	200	200	200	150	220	250
Азотфиксаторы, %	10.0	25.0	30.0	2.0	53.0	95.0	21.0	85.0
Численность бактерий, $\times 10^6$ кл/г	3.5	0.02	1.5	15	19	19	5.7	22

Каталазная активность исследуемых почв значительно варьировала. Наиболее высока она в образцах почвы, отобранных в рекреационной зоне (5.5–12 мл 0.1 н р-ра KMnO_4). При этом минимальные значения данного показателя (0.1–0.2 мл 0.1 н р-ра KMnO_4) характерны для образцов 1, 2 и 6. Некоторые авторы (Хазиев, 2005) указывают на зависимость данного показателя от численности почвенной микробиоты. По данным проведенного прямого микроскопического учета бактерий в исследуемых образцах, отобранных на территории нефтебазы, выявлена тесная положительная корреляция между данными показателями ($r = 0.94$). В отношении остальных почвенных образцов эти показатели слабо коррелировали ($r = 0.21$).

Уреазная активность считается важнейшим показателем биологической активности почв, а также показателем самоочищающей способности почвы (Федорец, 2009). Значения данного показателя в проведенном эксперименте – это величина времени увеличения значений pH за 2 часа за счет разложения карбамида. Так, минимальная активность уреазы отмечена для проб почвы 5 и 6 (0–0.2 усл. ед.), в остальных пробах значения этого показателя варьировали в пределах 1.0–3.0 усл. ед.

Как известно, увеличение уреазной активности в почве происходит прямо пропорционально увеличению степени загрязнения нефтью и нефтепродуктами. Так, в эксперименте по мере приближения отобранных образцов к источнику загрязнения на территории нефтебазы, наряду с увеличением содержания нефтяных углеводородов (Пархоменко, 2011), увеличивалась и уреазная активность и достигала максимального значения в пробе 1.

Изучению влияния поллютантов на амилазную активность, которая дает представление об интенсивности разложения растительного материала в почве, посвящено не так много работ. Однако некоторые авторы (Киреева и др., 2001) отмечают снижение активности этого фермента при загрязнении почвы нефтяными углеводородами. Так, минимальные значения данного показателя наблюдались в пробах почв, отобранных на территории нефтебазы, и не превышали 0.96 мл 0.1 М $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$, тогда как в пробах почвы рекреационной зоны этот показатель выше в 6–6.5 раза. Также выявлена тесная положительная корреляция между амилазной активностью и интенсивностью разложения целлюлозы в исследуемых почвах ($r = 0.80$).

ИПБС, а особенно степень его снижения, показывает влияние загрязняющих веществ на ее биологическую активность и в целом позволяет оценить экологическое состояние почвы. Разница между значениями ИПБС в каждом почвенном образце по сравнению с незагрязненной почвой до 10 % считается малоопасной, 10–25 – умеренно опасной, 25–30 – опасной и более 50 – очень опасной (Казеев, Колесников, 2012). Для определения ИПБС каждого из исследуемых почвенных образцов рассчитали относительный балл каждого из пятнадцати показателей, используемых в эксперименте (табл. 2).

Таблица 2. Изменение ИПБС, ИПБА, ИПБ почвы городских территорий

Относительные баллы, ед. измерения показателей	Исследуемые образцы почвы							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Влажность, %	25.8	27.1	31.1	100	50.7	15.6	58.5	70.2
pH солевой вытяжки, ед.	81	86.5	94.6	94.6	81	67.6	100	92
Содержание гумуса, %	0	0	0	36.5	36.5	15	100	73
Каталаза, мл 0.1 н. р-ра KMnO_4	0.83	0.83	1.7	4.2	43.3	1.7	45.8	100
Протеаза, мг аминного азота	45.5	100	9.1	63.6	10.5	5.9	9.7	11.2
Амилаза, мл 0.1 М $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$	14.8	2.3	12.8	3.9	69.2	30.8	90.8	100
Уреаза, усл. ед.	100	66.7	50	33.3	6.7	0	50	66.7
Разложение целлюлозы, %	0.1	0.1	28	59.7	79.1	40.3	65.7	100
Целлюлозолитики, кл/г	22.4	22.4	44.8	59.7	79.1	40.3	65.7	100
Сахаролитики, $\times 10^3$ КОЕ/г	34	8.4	6.3	100	45	15.8	18	11.3
Нитрификаторы I фазы, кл/г	0.05	0.05	37.5	75	75	50	90	100

Нитрификаторы II фазы, кл/г	30	60	80	80	80	60	88	100
Азотфиксаторы, %	10.5	26.3	31.6	2.1	55.8	100	22.1	89.5
Численность бактерий, $\times 10^6$ кл/г	15.9	0.09	6.8	68.1	86.4	86.4	25.9	100
ИПБ, %	19.1	16.9	30.9	59.9	65.3	56.6	48.4	85.8
ИПБА, %	33.5	35.5	28.4	49.5	47.1	22.1	65	76.6
ИПБС, %	26.3	26.2	29.6	54.7	56.2	39.3	56.7	81.2

Обсуждение

Анализ полученных данных показал достоверное снижение ИПБС ($p \leq 0.05$) в пробах 1–4, отобранных на территории нефтебазы, по мере приближения к источнику загрязнения: на 70.4 % (100 м), на 73.8 % (20 м) и на 73.7 % в почве, отобранной вблизи источника загрязнения, по сравнению с незагрязненной почвой (см. табл. 2). В работах (Федорец, Медведева, 2009; Колесников и др., 2013) показано, что снижение ИПБС по сравнению с незагрязненной почвой более чем на 25 % говорит о высокой степени загрязнения почв и влечет за собой нарушение всех экологических функций почвы, в том числе физических свойств, таких как структура, плотность, влагоемкость, водопроницаемость, температура, теплопроводность и др.

Максимальное снижение ИПБС (на 73.7–73.8 %) отмечено в почвах нефтебазы, отобранных в непосредственной близости от источника загрязнения, что свидетельствует о высокой степени негативного воздействия нефтепродуктов, попадающих в почву при транспортировке и перегрузке, на биологические свойства почвы и ее функционирование.

Также отмечено достоверно высокое снижение ИПБС ($p \leq 0.05$) в пробе 6, отобранной в селитебной зоне (на 60 %), и в пробах 4, 5 и 7, что говорит о высокой степени деградации почв и влечет за собой нарушение важнейших экологических функций почвы, в том числе ее структуры, плотности, влагоемкости, водопроницаемости, температуры, теплопроводности и др., что показано в работах (Казеев, Колесников, 2012; Колесников и др., 2013). Меньшие отклонения отмечены для пробы 8 (на 18.8 %), что говорит об умеренно опасном уровне антропогенного воздействия.

В процентном соотношении рассчитали ИПБ и ИПБА, а также уровень их участия в формировании значения интегрального показателя биологического состояния исследуемых почв (см. табл. 2, рис. 2).

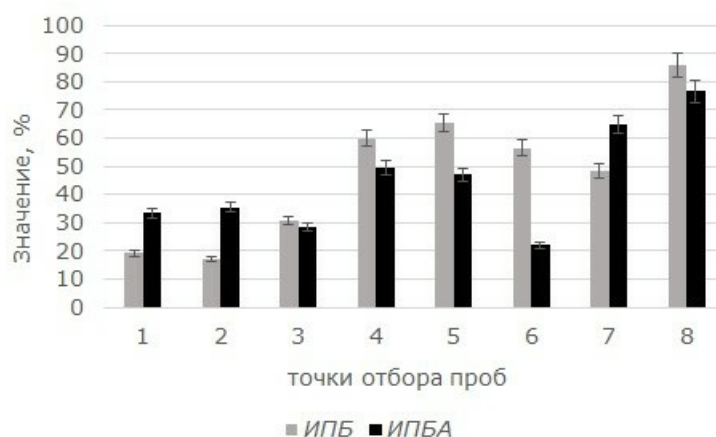


Рис. 2. Значение ИПБ и ИПБА в почвах: 1–4 – территории нефтебазы; 5 – ООО «Кондитерская фабрика "Карон"»; 6 – селитебной территории; 7 – парка им. В. И.

Ленина; 8 – сквера им. Г. Алиева

Fig. 2. The value of integral indicators of biogenicity and biological activity in the soils:
1–4 – territory of the bulk plant; 5 – Confectionery plant «Karon»; 6 – residential zone; 7 – V. I. Lenin Park; 8 – H. Aliev public gardens

По значениям ИПБ также выявлена различная степень воздействия загрязнения нефтяными углеводородами на почвы: по мере приближения к источнику загрязнения ИПБ достоверно снижался ($p \leq 0.05$) на 69.1 % в 100 м от источника загрязнения, на 83.1 % в 20 м от источника загрязнения и на 80.9 % в почве вблизи источника загрязнения (см. табл. 2, рис. 2).

Максимальное снижение данного показателя (на 80.9–83.1 %) обусловлено прежде всего существенным угнетением развития почвенных микроорганизмов под влиянием загрязнения нефтепродуктами, что согласуется с данными некоторых авторов (Atlas, 1991; Мотузова, 2007; Elliott, 2007; Lehmann, Stahr, 2007; Obire, Anyanwu, 2009; Добровольский, Чернов, 2011; Bahrampour, Moghanlo, 2012) и с нашими данными, полученными ранее (Пархоменко, 2010).

Также установили, что существенное снижение ИПБ (на 51.6 %) отмечено в почве парка им. В. И. Ленина (проба 7), заложенном в 1913 г. Это связано прежде всего с существенным подавлением численности почвенных бактерий, сахаролитиков и азотфиксирующих микроорганизмов в исследуемых почвах.

Значительное снижение ИПБА на 66.5–71.6 % характерно для всех образцов, отобранных на территории нефтебазы, причем важно отметить, что данный показатель проявил большую устойчивость к загрязняющим веществам, чем ИПБ. Максимальное достоверное снижение ИПБА ($p \leq 0.05$) на 77.9 % показано в почвах, отобранных на селитебной территории, и связано с низким содержанием гумуса и влаги, низким уровнем активности таких ферментов, как уреазы, целлюлазы и протеазы. Также ИПБА снижался на 52.9 % в почвах, отобранных на территории фабрики «Карон» (проба 6) и на 35 % – в почве парка им. В. И. Ленина (проба 7).

В целом биохимические показатели, например, активность уреазы и протеазы, влажность и величина pH, оказались устойчивее к воздействию нефтепродуктов, чем микробиологические показатели, т. к. для почв, отобранных на территории нефтебазы (пробы 1–2), наблюдали большие значения ИПБА, чем ИПБ (см. табл. 2, рис. 2). Большая устойчивость биохимических показателей по сравнению с микробиологическими характерна для проб 1 и 2, максимально приближенных к очагу загрязнения, для пробы 3 соотношение ИПБ и ИПБА практически одинаково и составляет 30.9 и 28.4 % соответственно. При этом важно отметить, что данная закономерность также отмечена для почвы территории парка им. В. И. Ленина, где значения ИПБ составили 48.4 %, а ИПБА – 65 %.

Такие биохимические показатели, как активность ферментов уреазы и протеазы, влажность, содержание гумуса в почвах селитебной территории и ООО «Кондитерская фабрика "Карон"», оказались более чувствительными к антропогенному воздействию, чем микробиологические показатели, т. к. для исследуемых почв наблюдали большие значения ИПБ, чем ИПБА (см. табл. 2, рис. 2). Для почвы сквера им. Г. Алиева (проба 8), основанного в 2011 г., характерны минимальные отклонения значения ИПБ, ИПБА и ИПБС в эксперименте (14.2; 23.4 и 18.8 % соответственно), что связано, вероятно, с более низким уровнем антропогенной нагрузки на данные почвы.

Обобщая полученные экспериментальные данные, построили дерево группировки исследуемых почв по комплексу наиболее информативных химических и микробиологических показателей (рис. 3).

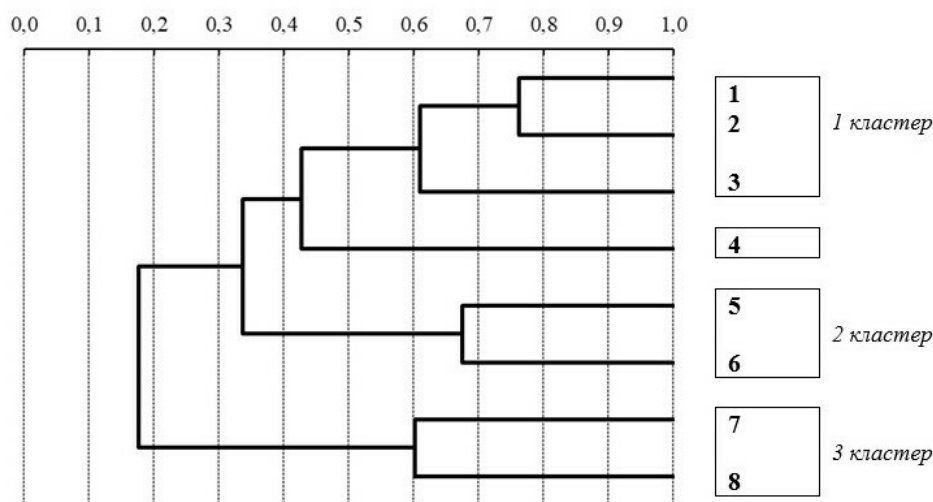


Рис. 3. Уровень сходства почвенных образцов по химическим и микробиологическим показателям

Fig. 3. Level of similarity of soil samples in chemical and microbiological parameters

Древовидная кластеризация отобранных образцов привела к образованию трех групп вариантов: первый с уровнем сходства 0.61–0.77 объединил пробы 1–3, отобранные на территории нефтебазы. При этом для проб 1 и 2, максимально приближенных к источнику загрязнения, характерен высокий уровень сходства – 0.77, т. е. по совокупности химических и микробиологических параметров данные почвы существенно отличаются от остальных проб. Также можно предположить, что вследствие длительного воздействия нефтяных углеводородов в почвах нарушается протекание естественных процессов, в результате чего происходят существенные перестройки микробного ценоза. Во второй кластер с уровнем сходства 0.67 вошли пробы, отобранные в селитебной зоне и на территории ООО «Кондитерская фабрика "Карон"». Пробы, отобранные в рекреационной зоне города, образовали третий кластер со средним уровнем сходства (0.6).

Заключение

Функциональное состояние и продукционная способность почвы напрямую зависят от ее биологической активности. Поэтому остро стоит вопрос оценки состояния почвы в каждом конкретном случае.

Исследование химических и микробиологических параметров экологического состояния почв, отобранных в промышленной, селитебной и рекреационной зонах г. Астрахани показало, что в почвах нефтебазы с максимальной степенью антропогенной нагрузки на фоне низких значений ферментов каталазы, целлюлазы, амилазы более высокой была активность уреазы и протеазы. Для почвы селитебной зоны показаны низкие показатели как ферментативной, так и микробиологической активности данных почв, в том числе таких важнейших функциональных групп почвенной микробиоты, как целлюлозолитические и нитрифицирующие микроорганизмы, поддерживающие важнейшие экологические функции почвы.

Апробированный набор биохимических и микробиологических показателей для расчета ИПБС почвы позволяет более детально оценить ее состояние, чем использование только химических или микробиологических показателей.

Полученные экспериментальные данные о существенном воздействии негативных факторов на состояние и активность различных групп микроорганизмов и протекание важнейших процессов в почвах промышленной и селитебной зон города подтверждены и значениями ИПБС, которые в среднем в 1.5–3 и 2 раза ниже почвы рекреационной зоны.

В целом экологическое состояние почв промышленной, селитебной зоны и парка им. В. И. Ленина по значениям интегральных показателей можно оценить как

высокоопасное, т. е. степень деградационных процессов данных территорий столь велика, что нарушены важнейшие функции почвы и она не способна поддерживать жизнеспособность биогеоценоза. Также установлено, что для биоиндикации почв городских территорий в промышленной и селитебной зонах наиболее применимы микробиологические показатели по сравнению с биохимическими. Для почв, испытывающих хроническое негативное воздействие (нефтебаза и парк им. В. И. Ленина), показана обратная зависимость. В почве сквера им. Г. Алиева, в отличие от почвы парка им. В. И. Ленина, основанного более ста лет назад, степень вклада биохимических и микробиологических показателей в ИПБС почв практически одинакова.

Результаты проведенных исследований можно использовать при мониторинге и биодиагностике состояния почвы городских территорий, при оценке степени антропогенного воздействия на почвы, а также в других природоохранных и производственных мероприятиях. Мониторинговые исследования почв г. Астрахани и Астраханской области имеют большое значение, т. к. на территории города и области функционируют крупные предприятия нефтегазовой отрасли и других отраслей промышленности, ведется активная городская застройка.

Библиография

Белова М. Ю., Тихомирова Е. И., Абросимова О. В. Совершенствование экологического мониторинга городских почв по биологическим показателям с учетом овражно-балочной сети // Научные труды национального парка «Хвалынский». 2017. Вып. 9. С. 94–99.

Галактионова Л. В., Суздалева А. В. Экологическая оценка почвенного покрова урбанизированных территорий методами биодиагностики // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 4. С. 171.

ГОСТ 28168-8 Почвы. Отбор проб . М.: Стандартинформ, 2008. 6 с.

Добровольский Г. В., Чернов И. Ю. Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия . М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 273 с.

Казеев К. Ш., Колесников С. И. Биодиагностика почв: методология и методы исследований . Ростов н/Д: Изд-во Южного федерального ун-та, 2012. 260 с.

Киреева Н. А., Водопьянов В. В., Мифтахова А. М. Биологическая активность нефтезагрязненных почв . Уфа: Гилем, 2001. 376 с.

Колесников С. И., Казеев К. Ш., Денисова Т. В. Методика оценки целесообразности и эффективности рекультивации почв, загрязненных нефтью и нефтепродуктами по биологическим показателям // Инженерный вестник Дона. 2013. Т. 26. № 3 (26). С. 51.

Корикина Н. О., Гусакова Н. В., Петров В. В. Оценка экологического состояния почвы городских территорий на основании показателей биологической активности (на примере г. Таганрога) // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2016. № 4. С. 87–91. DOI: [10.18522/0321-3005-2016-4-87-91](https://doi.org/10.18522/0321-3005-2016-4-87-91)

Корчагин А. А., Мазиров М. А., Шушкевич Н. И. Физика почв: Лабораторный практикум . Владимир: Изд-во Владим. гос. ун-та, 2011. 99 с.

Мотузова Г. В., Безуглова О. С. Экологический мониторинг почв . М.: Академический Проект: Гаудеамус, 2007. 237 с.

Нетрусов А. И. Практикум по микробиологии . М.: Академия, 2005. 608 с.

Пархоменко А. Н. О необходимости микробиологической диагностики почв, испытывающих антропогенное воздействие // Юг России: экология, развитие. 2010. № 4. С. 88–91.

Пархоменко А. Н. Влияние загрязнения нефтепродуктами и серой на микрофлору почв аридной зоны (на примере Астраханской области): Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2011. 181 с.

Пархоменко А. Н. Эколого-биологическое состояние почв Астраханской области в условиях антропогенного воздействия // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2018. Т. 8. № 1. С. 129–134. DOI: [10.21285/2227-2925-2018-8-1-129-134](https://doi.org/10.21285/2227-2925-2018-8-1-129-134)

Ручин А. Б., Мещеряков В. В., Спиридонов С. Н. Урбоэкология для биологов . М.: КолосС, 2009. 195 с.

Федорец Н. Г., Медведева М. В. Методика исследования почв урбанизированных территорий . Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. 84 с.

Хазиев Ф. Х. Методы почвенной энзимологии . М.: Наука, 2005. 252 с.

Хазиев Ф. Х. Структурно-функциональная связь биоразнообразия наземных экосистем с почвами // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 19–35. [DOI 10.31163/2618-964X-2019-2-1-19-35](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-1-19-35)

Atlas R. M. Microbial hydrocarbon degradation – bioremediation of oil spills // J. Chem. Tech. Biotechnol. 1991. Vol. 52. P. 149–156.

Bahrampour T., Moghanlo Sarvi V. Evaluation of soil biological activity after soil contaminating by crude oil // International Journal of Agriculture: Research and Review. 2012. Vol. 2 (6). P. 671–679.

Elliott G. Effects of inhibitors of microbial activity on urea hydrolysis and nitrification in a soilless potting medium // Horticulture. 2007. № 3. P. 23–27.

Lehmann A., Stahr K. Nature and Significance of Anthropogenic Urban Soils // J. of Soils & Sediments. 2007. Vol. 7(4). P. 247–260.

Obire O., Anyanwu E. C. Impact of various concentrations of crude oil on fungal populations of soil // Int. J. Environ. Sci. Tech. 2009. № 6. P. 211–218.

INDICATION OF THE ECOLOGICAL STATUS OF URBAN SOILS BASED ON SOME CHEMICAL AND MICROBIOLOGICAL INDICATORS (ON THE EXAMPLE OF ASTRAKHAN)

**PARKHOMENKO
Anna Nikolaevna**

*Ph.D., Astrakhan State Technical University (16, Tatishchev st.,
Astrakhan, 414025, Russia), parhoman@mail.ru*

Keywords: urban soils, soil assessment, biological activity, enzyme activity, ecological state

Received on:
15 July 2019
Published on:
12 March 2020

Summary: The aim of the research was to determine the ecological status of soils in the industrial, residential and recreational areas of the Astrakhan city. As a result, biological and enzymatic activity of the studied soil samples was studied. Soils in the territory of LUKOIL-NVNP oil depot No. 5 showed low biological activity. Low enzymatic activity was shown by soils of the residential area. Using the obtained results, we calculated an integral indicator of the biological state of the studied soils based on the complex of 15 microbiological and biochemical parameters. The maximum values of the integral indicator of biological state (IIBS) of soil were marked for soils of recreational area, minimal - for soils of industrial area (tank farm No. 5 OOO «LUKOIL-NWNP»). They were 81,2% and 26,2 %, respectively. For data processing and analysis we used clustering based on a set of chemical and microbiological indicators. As a result, 3 clusters were formed. Minimum differences in chemical and microbiological parameters were established for soils selected in the territory of LUKOIL-NVNP oil depot No. 5. The second cluster was formed by the soils of the residential area and Confectionary plant «Karon», the third - by the soils selected in the recreational area of the city. It was also established that microbiological indicators were most applicable to determine the ecological state of urban soils in the industrial and residential areas compared to biochemical ones. The obtained results show that the ecological status of soils in the industrial, residential zone and V.I. Lenin Park can be characterized as highly dangerous by the values of integral indicators.



УДК 599.323.43

КОМПЛЕКСНЫЙ КРАНИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕОГРАФИЧЕСКИ УДАЛЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОНДАТРЫ (*ONDATRA ZIBETHICUS LINNAEUS, 1766*)

ЧУЕВА
Анна Викторовна

Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского
(603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23),
anvchueva@gmail.com

ГЕЛАШВИЛИ
Давид Бежанович

Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского
(603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23),
ecology@bio.unn.ru

ЯКИМОВ
Василий
Николаевич

Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского
(603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23),
damselfly@yandex.ru

БРАГАЗИН
Александр
Андреевич

Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского
(603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23),
abragazin73@yandex.ru

МУХАНОВ
Алексей
Валерьевич

Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского
(603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23),
muav2@yandex.ru

Ключевые

слова: цифровая 3D-модель черепа, геометрическая морфометрия, флуктуирующая асимметрия, Нижегородское Поволжье, Южный Казахстан

Получена:

29 июля 2019 года

Подписана к печати:

12 марта 2020 года

Аннотация. В настоящей работе проведен комплексный краниологический анализ двух географически удаленных популяций ондатры (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766), включающий стандартный анализ на основе промеров черепов и анализ формы черепов методами геометрической морфометрии. Материалом исследования являлись выборки черепов ондатры двух географических популяций, удаленных друг от друга более чем на 2000 км: окрестности д. Аристово Семеновского района Нижегородской области и долины р. Или Балхашского района Казахстана. Стандартный краниометрический анализ нижегородской и казахстанской выборок, проведенный с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, выявил межпопуляционные отличия только по одному из восьми промеров (длине резцового отверстия). В свою очередь, анализ формы черепов, проведенный методами геометрической морфометрии на основе цифровых 3D-моделей, показал наличие межпопуляционных различий симметричной компоненты формы. Анализ асимметричной компоненты формы черепа выявил наличие как флуктуирующей, так и направленной асимметрии, при этом флуктуирующая асимметрия по величине примерно в 10 раз выше направленной. Отдельный прокрустов дисперсионный анализ на основе асимметричной компоненты формы черепа ондатры был проведен для выявления межпопуляционных отличий. Было установлено, что направленная асимметрия, в отличие от флуктуирующей, характеризуется межпопуляционной спецификой, т. е. черепа ондатры в разных популяциях по-разному отклоняются от строгой билатеральной симметрии. На данном этапе исследований невозможно выяснить, имеет ли эта специфика адаптивное значение либо является результатом изоляции и генетико-автоматических процессов. Полученные результаты дополняют картину процессов морфологической адаптации в популяциях ондатры как вида-вселенца.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Из всех костных морфологических структур позвоночных наиболее консервативной в своем строении и в то же время информационно емкой является череп. Этот орган эволюционно формировался для выполнения сразу нескольких функций: во-первых, для защиты головного мозга, во-вторых, защиты и фиксации расположения органов чувств, в-третьих, захвата, удержания и поглощения добычи. Ввиду того, что череп сосредотачивает в себе жизненно важные функции, его строение для каждого вида позвоночных, и млекопитающих в частности, строго детерминировано образом жизни и наследственностью. В строении черепа вида (тип и строение зубной системы, размер и форма черепа) заключена информация о родственных отношениях с другими видами, специализации в пищевой сети экосистемы, условиях среды обитания. Эти закономерности давно были подмечены исследователями и в настоящее время используются для классификации диких видов (Лебедев, Лисовский, 2008; Аверьянов, Лопатин, 2011) и пород домашних животных (Боронецкая и др., 2017), а также в исследовании внутривидовых межпопуляционных различий (Васильева и др., 2008; Барышников, Пузаченко, 2009).

Основой краниологических исследований по-прежнему остается классический метод стандартного краниометрического анализа, построенный на системе линейных промеров черепа с последующим статистическим анализом полученных данных (Амшокова, 2010; Барышников, Пузаченко, 2012; Кораблёв и др., 2012, 2014). Однако в

настоящее время в краниологических исследованиях все чаще прибегают к методам получения цифровых изображений черепов (Cox et al., 2013; Quintela et al., 2016) и, в частности, цифровых 3D-моделей черепов с последующим анализом их формы методами геометрической морфометрии (Maga et al., 2015). У этого подхода есть свои преимущества – он дает полную информацию о форме черепа как единой интегрированной морфоструктуры, а следовательно, увеличивает зону поиска как различий, так и инвариантных характеристик – основного предмета в исследовании форм морфологических структур биообъектов (Пузаченко, 2013, 2016).

Изменение морфологии вида, и черепа в частности, может происходить при смене условий обитания вида. Внедрение в экосистемы видов-вселенцев является наглядным примером таких процессов. Проблеме внедрения в экосистемы чужеродных видов-вселенцев в последние десятилетия уделяется достаточное внимание со стороны исследователей (Хляп и др., 2008; Олейников, 2013; Бобров, 2015; Дгебуадзе, 2014). Кардинальное внедрение нового вида в экосистему ведет к изменению ее естественного баланса и взаимосвязи между видами, нарушению устоявшейся иерархии пищевых цепочек. Таким примером может служить интродукция на территории Евразии североамериканского грызуна ондатры (*Ondatra zibethicus* L.), достигшая беспрецедентных масштабов в бывшем СССР, где с момента начала интродукции вида в 1928 г. по 1970 г. в пределах его территории было расселено около 300 тыс. зверьков (Ондатра..., 1993). В настоящее время ареал ондатры простирается от Европы до Дальнего Востока, захватывая территории Казахстана, Монголии и Китая (Чашухин, 2007).

Межпопуляционные различия интродуцированной ондатры изучены в Западной Сибири с применением традиционного краниометрического анализа на основе линейных промеров черепа (Васильев и др., 1999), а также методами геометрической морфометрии на материале двумерных изображений нижней челюсти (Васильев и др., 2014, 2016). Применение анализа формы нижней челюсти методами геометрической морфометрии позволило выявить более подробную картину морфогенетических изменений в популяциях интродуцированной ондатры. Однако изучение формы черепа (за исключением нижней челюсти), с учетом анализа симметричной и асимметричной компонент формы, методами геометрической морфометрии в популяциях ондатры до настоящего момента не проводилось.

В задачу настоящего исследования входило на примере выборок из контрастных географически удаленных друг от друга популяций интродуцированной ондатры (Нижегородское Поволжье и Южный Казахстан) использовать комплексный подход в исследовании краниологических показателей посредством классических методов, а также методов геометрической морфометрии с помощью анализа цифровых 3D-моделей черепов, включая анализ симметричной и асимметричной компонент формы.

Материалы

Материалом для исследований послужили выборки черепов ондатры Зоологического музея ННГУ им. Н. И. Лобачевского двух географических популяций, удаленных друг от друга более чем на 2000 км: окрестности д. Аристово Семеновского района Нижегородская области (собраны в 1949 г.) и долины р. Или Балхашского района Казахстана (собраны в 1951 г.).

Для анализа были использованы только черепа взрослых особей, возраст которых составлял 9 и более месяцев. Возраст ондатр определялся по двум признакам: особенностям формы черепа и степени развитости ламбдоидального и сагиттального гребней (Карасева и др., 2008). Признак степени развитости корней и стертости коронки для определения возраста ондатр применен не был ввиду невозможности препарирования музейных образцов.

Объем выборок, использованных в анализе, составил для нижегородской популяции 15 особей (7 самцов и 8 самок), для казахстанской – 21 особь (12 самцов, 4 самки и 5 особей без определения половой принадлежности).

Методы

Для краниометрического анализа черепов были выполнены 8 стандартных краниометрических промеров (Васильев и др., 1999), приведенных на рис. 1.

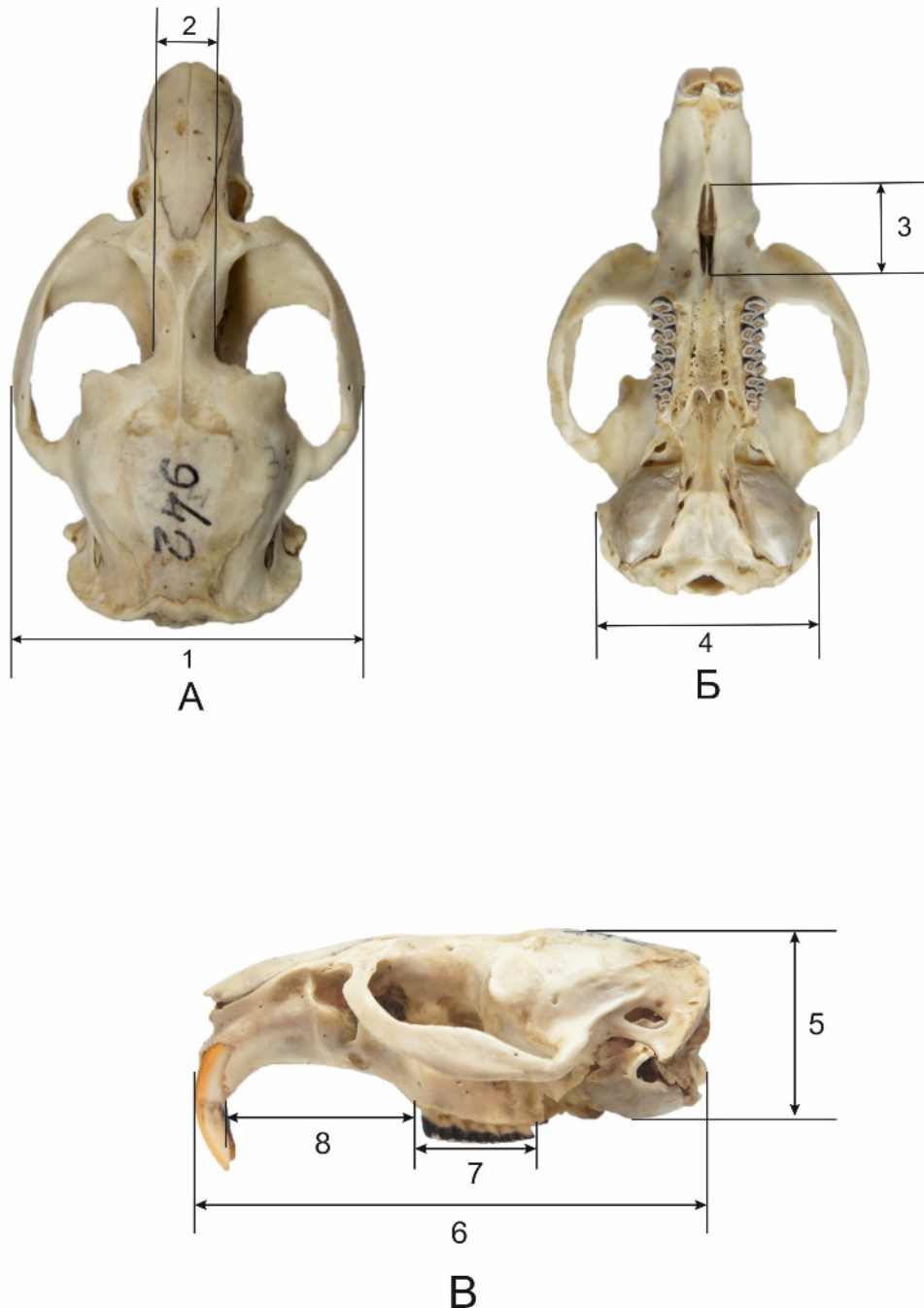


Рис. 1. Схема стандартных краниометрических промеров ондатры (*Ondatra zibethicus* L.). А - вид сверху: 1 - скуловая ширина (СШ), 2 - межглазничная ширина (МГШ). Б - вид снизу: 3 - длина резцового отверстия (ДРО), 4 - наибольшая ширина черепа (НШ). В - вид сбоку: 5 - высота черепа в области мозговой капсулы (ВЧ), 6 - кондильобазальная длина (КБД), 7 - альвеолярная длина верхнего зубного ряда коренных зубов (ДВЗР), 8 - длина диастемы верхней (ДДВ)

Fig. 1. Scheme of standard craniometric measurements of muskrats (*Ondatra zibethicus* L.). A - top view: 1 - zygomatic width, 2 - interorbital width. B - bottom view: 3 - stensen's foramen, 4 - maximum width of the skull. B - side view: 5 - the height of the skull in the area of the cerebral capsule, 6 - condylobasal length, 7 - alveolar length of the upper

dentition of the molars; 8– length of the upper diastema

Трехмерные цифровые изображения черепов (3D-модели), полученные с помощью 3D-сканера Range Vision ScanCenter, использовались для анализа различий формы и оценки флуктуирующей асимметрии (ФА) методом геометрической морфометрии (Klingenberg, McIntyre, 1998). Оцифровку образцов черепов производили с помощью специализированного программного обеспечения, поставляемого в комплекте с 3D-сканером. Череп фиксировался на подложке поворотного стола, входящего в комплект сканера, таким образом, чтобы избежать изменения его положения при повороте диска стола. Череп сканировался вертикально в двух положениях с фиксацией на затылочной части и роstralной части. Для полной оцифровки поверхности черепа двумя цифровыми камерами 3D-сканера диск стола делал полный оборот в 360°. При этом съемка производилась секторами (проекциями) с шагом поворота стола на 30°. Полный поворот диска стола на 360° соответствовал 12 проекциям, составляющим 1 съемку (по 2 итерации на каждое положение). Таким образом, после совершения полного цикла оцифровки череп был представлен 12 цифровыми проекциями, которые затем объединялись в единую модель в специализированной программе-редакторе RangeVision ScanMerge. Объединение проекций в полноценную модель осуществлялось с точностью до 0.02 мм.

Для решения задач по исследованию формы черепа методами геометрической морфометрии в программе Landmark (версия 3.0.0.6) на поверхности каждой из полученных 3D-моделей черепов в характерных точках (Lalis et al., 2009; Cox et al., 2013; Ge et al., 2015; Maga et al., 2015; Quintela et al., 2016) были расставлены 65 меток (рис. 2), каждая из которых характеризовалась 3 координатами (x, y, z). Исследуемые черепа характеризовались билатеральной симметрией, при этом часть меток располагались на плоскости симметрии, а часть являлись парными. Для учета эффекта ошибки измерения каждый череп был отсканирован и оцифрован дважды.

Статистический анализ данных проводился в программной среде R (версия 3.4.2). Для анализа гендерных и межпопуляционных отличий краниометрических промеров использован двухфакторный дисперсионный анализ с факторами «популяция» и «пол». Для анализа межпопуляционных отличий по всему комплексу краниометрических промеров использован многомерный дисперсионный анализ, для визуализации результатов анализа этого типа использован метод главных компонент. Значимость действия фактора определялась непараметрически с использованием перестановочной процедуры (Good, 2005), реализованной в функциях пакета ImPerm.

Анализ формы черепа методами геометрической морфометрии проводился средствами пакета geomorph (Adams, Otárola-Castillo, 2013; Adams et al., 2017). При анализе формы использовался алгоритм с процедурой отображения парных меток и вычислением симметричной и асимметричной компонент формы (Klingenberg et al., 2002). Анализ гендерных и межпопуляционных отличий формы проводился с помощью двухфакторного прокрустового дисперсионного анализа (procrustes ANOVA) симметричной компоненты с факторами «популяция» и «пол».

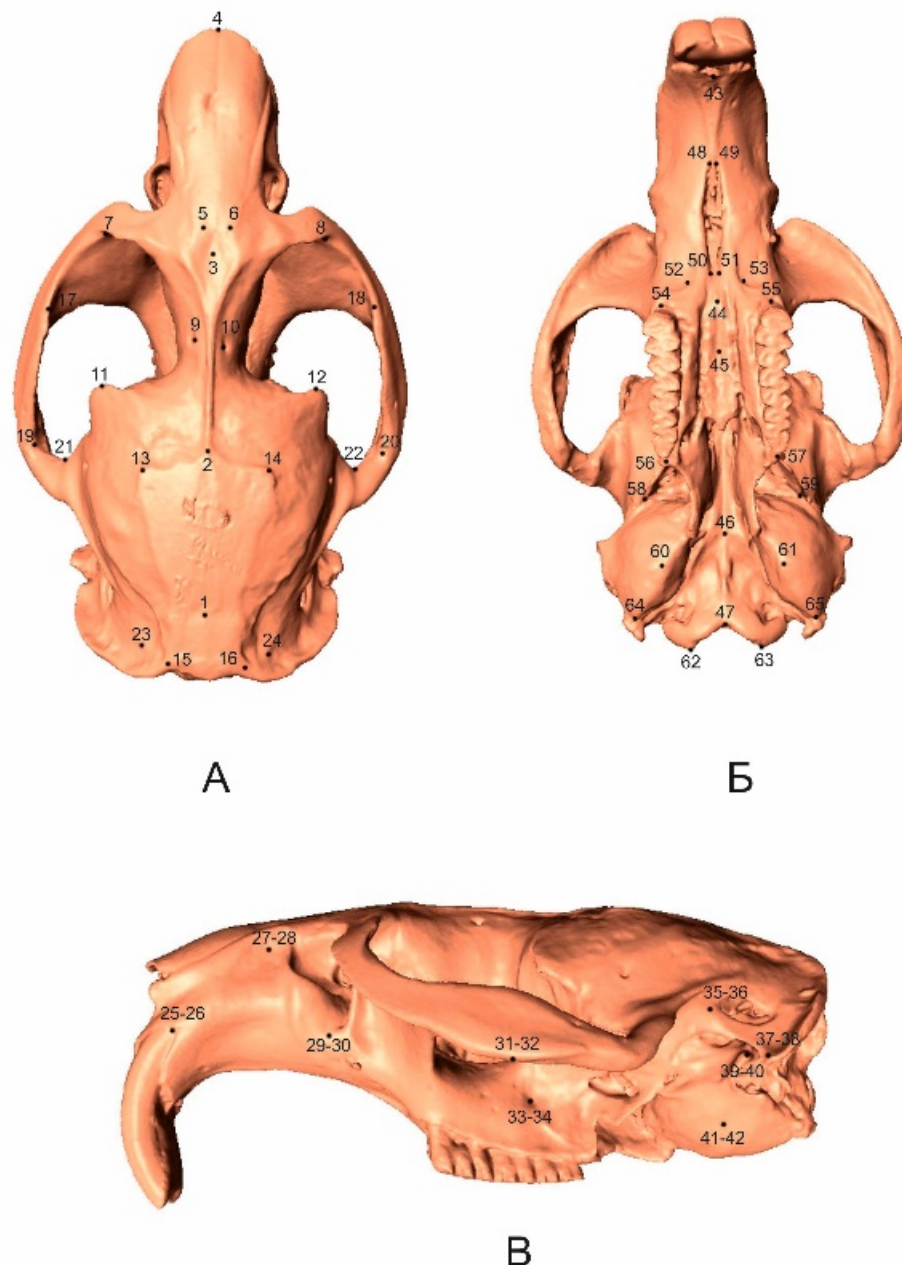


Рис. 2. Схема расстановки меток на 3D-модели черепа ондатры. А – вид сверху (1–24 метки); Б – вид снизу (43–65 метки); В – вид сбоку (25–42 метки)

Fig. 2. Scheme of arrangement of labels on 3D-models of the muskrat skull. A – top view (1–24 marks); B – bottom view (43–65 marks); B – side view (25–42 marks)

Анализ асимметрии формы черепа проводился путем двухфакторного прокрустовского дисперсионного анализа, где факторами выступали «организм», «сторона» и взаимодействие «организм × сторона». Этот анализ позволяет делать количественные выводы о присутствии статистически значимой направленной и флуктуирующей асимметрии (Klingenberg, McIntyre, 1998). В этом виде анализа значимость эффекта фактора «организм» означает наличие внутрипопуляционной изменчивости признака (выявляется практически всегда), значимость эффекта фактора «сторона» означает наличие направленной асимметрии, а значимость эффекта взаимодействия «организм × сторона» указывает на присутствие флуктуирующей асимметрии.

Результаты

1. Традиционный краниометрический анализ различий нижегородской и казахстанской популяций ондатры

В табл. 1 представлены средние и стандартные отклонения 8 краниометрических промеров для нижегородской и казахстанской популяций ондатры. Двухфакторный дисперсионный анализ не выявил статистически значимого влияния пола ни по одному из признаков (см. столбец p_{gender}). Межпопуляционные отличия выявлены только по длине резцового отверстия (см. столбец p_{site}), которая оказалась выше в казахстанской популяции ондатры.

Таблица 1. Традиционные краниометрические показатели и результаты анализа межполовых и межпопуляционных отличий в выборках ондатры нижегородской и казахстанской популяций

Признаки	Описательная статистика				Результаты двухфакторного дисперсионного анализа	
	нижегородская популяция ($n = 15$)		казахстанская популяция ($n = 21$)			
	m	s	m	s	p_{gender}	p_{site}
Кондилобазальная длина	63.2180	2.7368	64.3162	1.8305	1.0000	0.4508
Скуловая ширина	38.8907	1.9691	38.8462	1.4714	0.2508	0.7255
Межглазничная ширина	6.2247	0.5537	6.0810	0.3660	0.7451	0.6333
Высота черепа в области мозговой капсулы	21.4780	0.8581	21.5886	0.8387	0.2714	0.7843
Длина резцового отверстия	12.7560	1.0407	13.5686	1.0161	0.7647	0.0471
Диастема верхняя, длина	23.2560	1.4065	23.6129	1.0763	0.8039	0.5341
Альвеолярная длина	15.8907	0.7782	15.9943	0.7235	0.6667	0.9804
Наибольшая ширина черепа	27.1340	1.3004	27.1086	0.9149	0.3875	0.5402

Примечание. n – объем выборки; m – среднее; s – стандартное отклонение; p_{gender} – значимость межполовых различий; p_{site} – значимость межпопуляционных различий.

Отсутствие внутрипопуляционных гендерных различий по краниометрическим промерам позволило на этапе многомерного анализа межпопуляционных различий объединить самцов и самок в единую выборку. Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA) значимых межпопуляционных отличий между выборками ондатры по совокупности 8 краниометрических показателей не выявил (λ Уилкса = 0.77; $F = 1$; $p = 0.43$). В целях визуализации результатов многомерного анализа проведен анализ главных компонент. Диаграмма рассеяния в пространстве двух первых главных компонент представлена на рис. 3. Хорошо видно отсутствие систематического смещения одной группы точек относительно другой, эллипсы рассеяния практически полностью пересекаются.

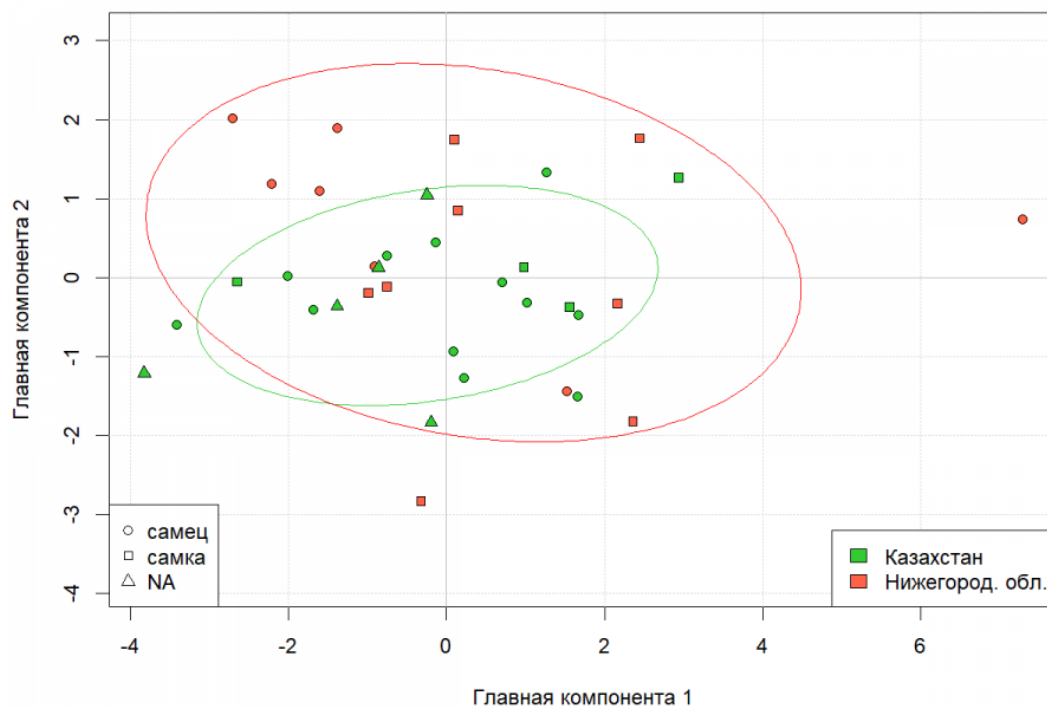


Рис. 3. Диаграмма рассеяния особей казахстанской и нижегородской популяций ондатры в пространстве первых двух главных компонент, вычисленных по 8 краниометрическим признакам (1-я главная компонента – 54.53 % общей дисперсии, 2-я главная компонента – 16.62 % общей дисперсии)

Fig. 3. Diagram of dispersion of individuals from Kazakhstan and Nizhny Novgorod muskrat populations in the space of the first two main components, calculated according to 8 craniometric features (the 1st main component – 54.53 % of the total dispersion, the 2nd main component – 16.62 % of the total dispersion)

Таким образом, традиционный краниометрический анализ с использованием совокупности 8 стандартных промеров черепа ондатры не выявил статистически значимых различий между выборками географически удаленных популяций как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Статистически значимые межвидовые отличия выявлены только по длине резцового отверстия.

2. Анализ различий формы черепов нижегородской и казахстанской популяций ондатры

Сравнительный анализ формы черепов популяций ондатры проводился с помощью методов геометрической морфометрии. Вначале была проведена процедура отображения координат парных меток относительно плоскости симметрии. Затем был проведен обобщенный прокрустов анализ, по результатам которого были вычислены переменные формы (координаты упорядоченных конфигураций меток без учета размерной составляющей) для исходных и отображенных конфигураций меток. На третьем этапе были рассчитаны симметричная и асимметричная компоненты формы (Klingenberg et al., 2002).

Симметричные компоненты формы использованы в двухфакторном прокрустовом дисперсионном анализе межполовых и межвидовых отличий. Результаты представлены в табл. 2. Межполовых отличий по форме черепа не выявлено. Отличия же между популяциями статистически значимы. Фактор межвидовых отличий объясняет 7.63 % общей изменчивости формы.

Таблица 2. Результаты прокрустова дисперсионного анализа межполовых и межвидовых различий симметричной компоненты формы черепа выборок ондатры нижегородской и казахстанской популяций

Фактор	Статистические показатели					
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	η^2	<i>p</i>
Популяция	1	0.00350	0.00350	2.3863	0.07631	< 0.001
Пол	1	0.00158	0.00158	1.0765	0.03443	0.2340
Популяция × пол	1	0.00118	0.00118	0.8065	0.02578	0.6101
Остаточная изменчивость	27	0.03965	0.00147			

Примечание. *df* – число степеней свободы; *SS* – сумма квадратов; *MS* – средний квадрат; *F* – отношение средних квадратов; η^2 – доля объясненной дисперсии.

Для наглядной демонстрации обнаруженных различий по форме черепа на рис. 4 представлена диаграмма рассеяния значений первых двух главных компонент, вычисленных по переменным формы (координаты *x*, *y*, *z* 65 меток черепа в упорядоченных и масштабированных конфигурациях). Хорошо видно, что нижегородская и казахстанская выборки расходятся по 1 главной компоненте.

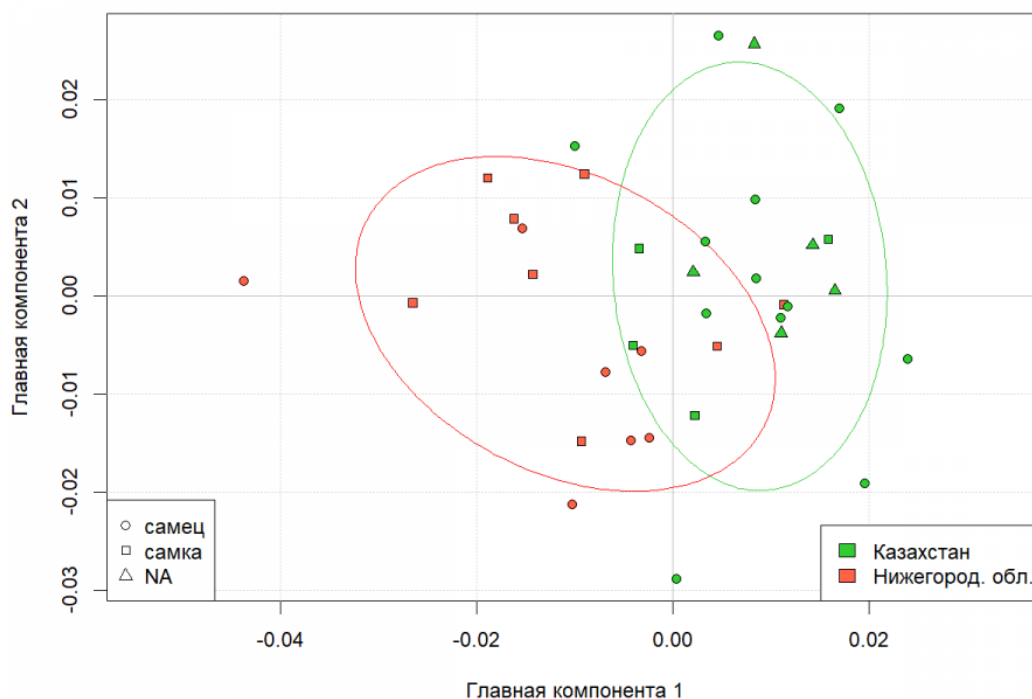


Рис. 4. Диаграмма рассеяния особей казахстанской и нижегородской популяций ондатры в пространстве первых двух главных компонент, вычисленных по симметричной компоненте формы черепа

Fig. 4 Diagram of dispersion of individuals from the Kazakhstan and Nizhny Novgorod muskrat populations in the space of the first two main components, calculated from the symmetric component of the skull shape

3. Оценка межпопуляционных различий уровня асимметрии формы черепов нижегородской и казахстанской популяций ондатры методами геометрической морфометрии

Двухфакторный дисперсионный прокрустов анализ формы черепа обнаружил статистически значимые различия как по фактору «сторона», выявив наличие направленной асимметрии, так и по фактору «организм × сторона», подтвердив

наличие ФА (табл. 3).

Таблица 3. Результаты прокрустов дисперсионного анализа асимметрии формы черепа ондатры нижегородской и казахстанской популяций

Фактор	Статистические показатели					
	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	η^2	<i>p</i>
Организм	35	0.20863	0.00596	6.8903	0.67909	< 0.001
Сторона	1	0.00288	0.00288	3.3283	0.00937	< 0.001
Организм x сторона	35	0.03028	0.00087	0.9520	0.09856	< 0.001
Остаточная изменчивость	72	0.06543	0.00091			

Примечание. Обозначения соответствуют табл. 2.

Анализ показал, что 67.9 % изменчивости формы приходится на отличия между организмами (см. показатель η^2). Отличия между сторонами (направленная асимметрия) объясняет 0.9 % изменчивости, тогда как на долю флуктуирующей асимметрии приходится 9.8 %. Оставшиеся 21.3 % составляет случайная необъясненная изменчивость. Таким образом, флуктуирующая асимметрия по величине примерно в 10 раз выше направленной.

Представленный анализ не учитывает возможность различного проявления направленной асимметрии в нижегородской и казахстанской популяциях ондатры. Для выявления этого аспекта был проведен отдельный прокрустов дисперсионный анализ на основе асимметричной компоненты формы черепа ондатры. Результаты выявили статистически значимые межпопуляционные отличия по асимметричной компоненте формы ($F = 1.48, p = 0.029, \eta^2 = 0.042$). Это означает, что две популяции характеризуются разной направленной асимметрией формы черепа.

Индивидуальный показатель флуктуирующей асимметрии рассчитывался для каждой особи как квадратный корень из суммы квадратов разностей координат между исходной и отображенной конфигурациями меток за вычетом среднего популяционного уровня асимметрии по каждой координате. Межпопуляционные отличия в уровне флуктуирующей асимметрии анализировались путем перестановочной процедуры на основе однофакторного дисперсионного анализа. Отличия не выявлены ($p = 0.53$).

Обсуждение

В настоящем исследовании реализован комплексный подход к краниометрическому анализу двух популяций ондатры на ранних этапах ее интродукции на территории Нижегородской области и Казахстана (1949 и 1951 г. соответственно). Анализ традиционных краниометрических промеров дополнен результатами анализа симметричной и асимметричной компонент формы черепа методами геометрической морфометрии на основе 3D-моделей.

Межполовые отличия не были выявлены как по промерам, так и методами геометрической морфометрии. Ранее межполовые отличия по краниометрическим промерам были проанализированы для популяций ондатры, обитающих на полуострове Ямал и на территории Курганской области (Васильев и др., 1999). Для курганских популяций отличия были выявлены, для ямальных – нет. Соответственно отсутствие полового диморфизма в изученных нами популяциях не противоречит ранее полученным данным.

Межпопуляционные отличия между нижегородской и казахстанской популяциями ондатры выявлены только для одного краниометрического промера –

длины резцового отверстия. По всей совокупности 8 промеров межпопуляционные отличия не выявлены. Напротив, геометрическая морфометрия выявила статистически значимые отличия по симметричной компоненте формы черепа между популяциями. Полученный результат свидетельствует об адаптационных процессах приспособления к различным условиям обитания даже на ранних этапах акклиматизации. Полученный результат соответствует ранее проведенному анализу отличий между курганской и ямальской популяциями ондатры на ранних этапах акклиматизации на основе краниометрических промеров (Васильев и др., 1999) и на основе геометрической морфометрии нижней челюсти (Васильев и др., 2014, 2016). Оба метода выявили межпопуляционные отличия между географически удаленными популяциями ондатры. Наше исследование дополняет указанные исследования в части демонстрации межпопуляционной изменчивости формы черепа.

Нами также впервые была проанализирована межпопуляционная изменчивость асимметричной компоненты черепа ондатры. Показано, что и нижегородская, и казахстанская популяции ондатры характеризуются наличием направленной асимметрией формы черепа. При этом выявлены статистически значимые отличия между популяциями по направленной асимметрии. Это означает, что систематическое искривление черепа, так же как и форма черепа, обладает межпопуляционной спецификой. На данном этапе исследований невозможно выяснить, имеет ли эта специфика адаптивное значение. С учетом того, что межпопуляционные отличия объясняют только 4.2 % межиндивидуальной изменчивости асимметричной компоненты формы, мы склоняемся к тому, что эти отличия являются результатом изоляции и генетико-автоматических процессов.

Уровень флуктуирующей асимметрии часто используется в популяционных исследованиях в качестве меры стабильности развития, что, в свою очередь, может отражать степень «благополучия» популяций (Захаров, 2001; Захаров и др., 2001). Так как отличий между популяциями по уровню флуктуирующей асимметрии в нашем анализе не выявлено, можно предположить отсутствие существенных изменений окружающей среды в момент развития организмов. Также следует учитывать, что череп является функционально важной структурой, развитие которой высоко канализовано и устойчиво к ненаправленным случайным отклонениям в ходе онтогенеза.

Заключение

Несмотря на широкое внедрение молекулярно-генетических методов, методов биологии развития и других исследовательских технологий, основной объем информации о разнообразии организмов по-прежнему добывается в процессе количественных морфологических исследований (Klingenberg et al., 2002). В последние годы исследования варьирования размеров и формы организмов проводятся с широким использованием аппарата статистического многомерного анализа в рамках направления, получившего название «морфометрия» (Павлинов, 2008; Поздняков, 2010; Klingenberg, 1996, 2008; Badyaev et al., 2000; Stevens, Willing, 2000; Zelditch et al., 2004). В общем случае многомерный морфометрический анализ направлен на обнаружение порядка (правил, закономерностей) в варьировании множества морфологических измерений на выборках организмов и отображение положения признаков («промеров») или особей в моделируемом многомерном пространстве, обозначаемом как «морфологическое пространство». В целом методы морфометрии показали свою эффективность в решении задач таксономии, индивидуального развития, эволюции и др.

Можно согласиться с мнением Пузаченко (2013, 2016), что варьирование микро- и макропараметров морфологического разнообразия черепа взрослых животных ограничено таким образом, что большая часть значений попадает в относительно узкий интервал или «норму», верхняя граница которой отражает организованность морфологического разнообразия, инвариантную для черепа млекопитающих. Классический метод стандартного краниометрического анализа, основанный на

системе линейных промеров черепа, характеризует именно эту консервативную (инвариантную) составляющую часть видоспецифичности. Подчеркнем, что, по Пузаченко (2013), одним из показателей, позволяющим отнести макропараметр к группе инвариантных показателей, является отсутствие полового диморфизма, что и наблюдалось в краниометрических показателях сравниваемых популяций ондатры.

Мы полагаем, что использование 3D-моделей черепов открывает перспективу расширения и углубления морфометрических исследований, в том числе и с использованием аппарата теории групп, а предпосылкой к развитию этого направления является проведенный нами теоретико-групповой анализ псевдосимметрии двумерных изображений гидробионтов классов *Conjugatophyceae*, *Bacillariophyceae*, *Acantharia*, *Asteroidea*, а также преобразований симметрии в онтогенезе иглокожих (Гелашвили и др., 2016, 2018). Следующим логическим шагом в изучении морфометрии биообъектов, в том числе черепов млекопитающих, включая их псевдосимметрию, будет теоретико-групповой анализ их трехмерных изображений.

Библиография

Аверьянов А. О., Лопатин А. В. Филогения трикодонтот и симметродонтот и происхождение современных млекопитающих // Доклады Академии наук. 2011. Т. 436. № 2. С. 276–279.

Амшокова А. Х. Изменчивость краниометрических признаков малой лесной мыши (*Sylvemus uralensis* Pall.) на разных уровнях в условиях Центрального Кавказа // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2010. № 3-1. С. 126–133.

Барышников Г. Ф., Пузаченко А. Ю. Краниометрическое разнообразие островных популяций бурого медведя (*Ursus arctos*, *Carnivora*) с Хоккайдо, Сахалина и Южных Курил // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313. № 2. С. 119–142.

Барышников Г. Ф., Пузаченко А. Ю. Краниометрическая изменчивость речной выдры (*Lutra lutra*: *Carnivora*: *Mustelidae*) в Северной Евразии // Труды Зоологического института РАН. 2012. Т. 316. № 3. С. 203–222.

Бобров В. В. Виды-вселенцы млекопитающих в России (обзор исследований) // Социально-экологические технологии. 2015. № 1-2. С. 21–30.

Боронецкая О. И., Никифоров А. И., Чикурова Е. А. Государственный музей животноводства имени Е. Ф. Лискуна – центр краниологических исследований // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2017. № 3. С. 70–83.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Малафеев Ю. М., Валяева Е. А. Эволюционно-экологические процессы в популяциях ондатры при акклиматизации в условиях севера // Экология. 1999. № 6. С. 433–441.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Синева Н. В. Отдаленные морфогенетические последствия акклиматизации ондатры в Западной Сибири // Доклады Академии наук. 2014. Т. 455. № 4. С. 478–480.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Васильева И. А., Синева Н. В. Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 2–13.

Васильева И. А., Васильев А. Г., Большаков В. Н. Морфологическая дивергенция скальных полевок подрода *Aschizomys* (*Rodentia*, *Cricetidae*) // Зоологические исследования / Под ред. И. Я. Павлинова, М. В. Калякина. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2008. С. 210–255.

Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Сомов Н. В., Марычев М. О., Нижегородцев А. А., Маркелов И. Н., Якимов В. Н. Псевдосимметрия в живой природе: Монография / Под общ. ред. проф. Д. Б. Гелашвили и проф. Е. В. Чупрунова. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2016. 363 с.

Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Сомов Н. В., Марычев М. О., Нижегородцев А. А., Маркелов И. Н., Якимов В. Н. Теоретико-групповой анализ преобразований симметрии на примере некоторых гидробионтов // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79. № 3. С. 169–182.

Дгебуадзе Ю. Ю. Чужеродные виды в голарктике: некоторые результаты и

перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.

Захаров В. М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. № 3. С. 177–191.

Захаров В. М., Жданова Н. П., Кирик Е. Ф., Шкиль Ф. Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 404–421.

Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.

Кораблёв М. П., Кораблёв Н. П., Кораблёв П. Н. Морфо-фенетический анализ популяций американской норки (*Neovison vison*) Каспийско-Балтийского водораздела // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 36–56.

Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Туманов И. Л. Факторы морфологического разнообразия краниометрических признаков американской норки (*Neovison vison*) // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 4. С. 30–54.

Лебедев В. С., Лисовский А. А. Географическая изменчивость метрических признаков черепа и таксономическая структура хомячков *Cricetulus* группы *Barabensis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 3. С. 361–374.

Олейников А. Ю. Размещение аборигенных и интродуцированных полуводных млекопитающих на Сихотэ-Алине // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 2. С. 35–50.

Ондатра: морфология, систематика, экология. М.: Наука, 1993. 542 с.

Павлинов И. Я., Нанова О. Г., Спасская Н. Н. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 5. С. 344–354.

Поздняков А. А. Морфологическая изменчивость животных (методы, результаты изучения на примере разных таксонов) // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Новосибирск; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 133–157.

Пузаченко А. Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2013. 48 с.

Пузаченко А. Ю. Количественные закономерности морфологического разнообразия черепа млекопитающих // Сборник трудов Зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова. 2016. Т. 54. С. 229–268.

Хляп Л. А., Бобров В. В., Варшавский А. А. Биологические инвазии на территории России: млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. 2008. № 2. С. 78–96.

Чашухин В. А. Ондатра: причины и следствия биологической инвазии. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 133 с.

Adams D. C., Otárola-Castillo E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data // Methods in Ecology and Evolution. 2013. Vol. 4. Issue 4. P. 393–399. DOI: 10.1111/2041-210X.12035

Adams D. C., Collyer M. L., Kaliontzopoulou A., Sherratt E. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 0.5. 2017. P. 1–139. URL: <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.

Badyaev A. V., Foresman K. R. Extreme environmental change and evolution: stress-induced morphological variation is strongly concordant with patterns of evolutionary divergence in shrew mandibles // Proc. R. Soc. Lond. 2000. Issue 267. P. 371–377.

Cox P. G., Kirkham J., Herre A. Masticatory biomechanics of the Laotian rock rat, *Laonastes aenigmamus*, and the function of the zygomaticomandibularis muscle // PeerJ. 1: e160. 2013. DOI: 10.7717/peerj.160

Ge D., Yao L., Xia L., Zhang Z., Yang Q. Geometric morphometric analysis of skull morphology reveals loss of phylogenetic signal at the generic level in extant lagomorphs (Mammalia: Lagomorpha) // Contributions to Zoology. 2015. Vol. 84 (4). P. 267–284.

Good P. Permutation, parametric and bootstrap tests of hypotheses. N.Y.: Springer,

2005. 315 p.

Klingenberg C. P. A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae) // Biological Journal of the Linnean Society. 1996. Issue 59. P. 143–177.

Klingenberg C. P. Morphological Integration and developmental modularity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2008. Issue 39. P. 115–132.

Klingenberg C. P., McIntyre G. S. Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods // Evolution. 1998. Vol. 52. Issue 5. P. 1363–1375.

Klingenberg C. P., Barluenga M., Meyer A. Shape analysis of symmetric structures: Quantifying variation among individuals and asymmetry // Evolution. 2002. Vol. 56. Issue 10. P. 1909–1920.

Lalis A., Evin A., Denys C. Morphological identification of sibling species: the case of West African *Mastomys* (Rodentia: Muridae) in sympatry // C. R. Biologies. 2009. Vol. 332. P. 480–488.

Maga A. M., Navarro N., Cunningham M. L., Cox T. C. Quantitative trait loci affecting the 3D skull shape and size in mouse and prioritization of candidate genes *in-silico* // Frontiers in Physiology. 2015. Vol. 6. Article 92. DOI: 10.3389/fphys.2015.00092

Stevens R. D., Willing M. R. Community structure, abundance, and morphology // OIKOS. 2000. Vol. 88. P. 48–56.

Quintela F. M., Fornel R., Freitas T. R. O. Geographic variation in skull shape of the water rat *Scapteromys tumidus* (Cricetidae, Sigmodontinae): isolation-by-distance plus environmental and geographic barrier effects? // Anais da Academia Brasileira de Ciê. 2016. Vol. 88 (1 Suppl.). P. 451–466. DOI: 10.1590/0001-3765201620140631

Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., & Fink W. L. Introduction // Geometric Morphometrics for Biologists. 2004. P. 1–20.

COMPREHENSIVE CRANIOLOGICAL ANALYSIS OF GEOGRAPHICALLY REMOTE MUSKRAT POPULATIONS (*ONDATRA ZIBETHICUS* LINNAEUS, 1766)

CHUEVA
Anna Viktorovna

*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (603950 Nizhny Novgorod, Russia, Gagarin Av., 23),
anvchueva@gmail.com*

GELASHVILI
David Bezhanovich

Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (603950 Nizhny Novgorod, Russia, Gagarin Av., 23), ecology@bio.unn.ru

YAKIMOV
Vasily Nikolaevich

*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (603950 Nizhny Novgorod, Russia, Gagarin Av., 23),
damselfly@yandex.ru*

BRAGAZIN
Alexander
Andreevich

*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (603950 Nizhny Novgorod, Russia, Gagarin Av., 23),
abragazin73@yandex.ru*

MUKHANOV
Alexey Valeryevich

Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (603950 Nizhny Novgorod, Russia, Gagarin Av., 23), muav2@yandex.ru

Keywords: digital 3D-model of the skull, geometric morphometry, fluctuating asymmetry, Nizhny Novgorod Volga region, South Kazakhstan

Received on:
29 July 2019
Published on:
12 March 2020

Summary: In this article, a comprehensive craniological analysis of two geographically remote muskrat populations (*Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766) was carried out. The research material was samples of muskrat skulls from two geographical populations more than 2000 km away from each other: the vicinity of the village of Aristovo, Semenovskiy district, Nizhny Novgorod region and the valley of the Ili River, Balkhash district of the Republic of Kazakhstan. A standard craniometric analysis of the samples from Nizhny Novgorod and Kazakhstan revealed inter-population differences in only one of eight linear measurements (the length of the incisive foramen). The analysis of skull shape based on digital 3D-models revealed inter-population differences in the symmetric component of the form. The analysis of the asymmetric component of the skull form revealed the presence of both fluctuating and directional asymmetry. At the same time the fluctuating asymmetry is about 10 times higher than the directional one. Procrustes ANOVA based on the asymmetric component of muskrat skull shape revealed that that directional asymmetry, in contrast to fluctuating asymmetry, is characterized by inter-population specificity, that is, muskrat skulls in different populations deviate differently from strict bilateral symmetry. At this stage of research, it is impossible to find out whether this specificity has an adaptive value or is the result of isolation and genetic-automatic processes. The obtained results complement our understanding of the processes of morphological adaptation in muskrat populations as an introduced species.



УДК 574.22:574.472:574.38

АНАЛИЗ АСИММЕТРИИ ФОЛИДОЗА ПЛОСКОХВОСТОГО ДОМОВОГО ГЕKKОНА *HEMIDACTYLUS PLATYRUUS* (SCHNEIDER, 1792) (REPTILIA, SAURIA, GEKKONIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДОВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ (ВЬЕНТЬЯНБ, ПНОМПЕНЬ, БАНГКОК)

ЧУЛИСОВ
Анатолий
Сергеевич

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
Калужский государственный университет им. К. Э.
Циолковского (г. Калуга, ул. Степана Разина, 26),
gehyra@mail.ru

КОНСТАНТИНОВ
Евгений Львович

к. б. н, Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
Калужский государственный университет им. К. Э.
Циолковского (г. Калуга, ул. Степана Разина, 26),
nepentes@list.ru

ВОНГСА
Тхилапонг

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
Калужский государственный университет им. К. Э.
Циолковского (г. Калуга, ул. Степана Разина, 26),
vongsa93@mail.ru

Ключевые слова:

флуктуирующая асимметрия, Юго-Восточная Азия, статистический анализ, урбоэкология, *Hemidactylus platyurus*, синантропная герпетофауна

Рецензент:

Н. Б. Ананьева

Получена:

21 ноября 2019 года

Подписана к печати:

20 марта 2020 года

Аннотация. В данной работе проведен комплексный статистический анализ флуктуирующей асимметрии (ФА) билатерально симметричных признаков фолидоза головы и конечностей плоскохвостого домового геккона *Hemidactylus platyurus*. Половой диморфизм и возрастные различия ФА во всех трех анализируемых группах не выявлены ($p = 0.12 - 0.83$, $p = 0.52 - 0.94$ соответственно). Значимых различий в дифференциации биотопов по уровню ФА между центральной и краевой зонами для выборок без учета типа субстрата не обнаружено ни в одной изучаемой совокупности. Различия интегрального индекса в зависимости от типа субстрата выявлены во всех трех городах, причем как при сравнении выборок внутри городов, так и между собой ($p < 0.05$). Отмечено, что коэффициент ФА асимметрии выше на стенах (0.36–0.84), чем на стволах деревьев (0.10–0.58). При межпопуляционном сравнении выборок из Бангкока – Пномпеня, Бангкока – Вьентьяна выявлены высоко значимые различия в индексе ФА ($p < 0.05$). При сравнении Пномпеня – Вьентьяна различий не обнаружено. Бангкок – крупный транспортный и промышленно развитый мегаполис с населением более 5 млн человек, тогда как Пномпень и Вьентьян существенно уступают по этим показателям. Транспорт и промышленные предприятия являются основным источником физико-химического загрязнения городской среды, прямо или косвенно оказывающим влияние на стабильность развития живых организмов.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Исследование изменчивости как общебиологического явления имеет ряд основных аспектов. Исторически наиболее традиционными являются исследования морфологического разнообразия организмов, связанные с проблемами систематики и таксономии. Исследования внутривидовой изменчивости в связи с антропогенными изменениями среды обитания особенно широко развиваются последние десятилетия. Одним из новых направлений таких исследований является изучение флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков. Особенностью этого направления является анализ особой формы изменчивости – внутрииндивидуального разнообразия как проявления случайной изменчивости развития (Захаров, 1987). Уровень флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков является характеристикой общей стабильности развития, понимая под этим наличие стабилизированного потока, траектории развития (Waddington, 1940; Mather, 1953). Являясь показателем случайных отклонений в развитии, т. е. стабилизированного развития (Mather, 1953), флуктуирующая асимметрия одновременно выступает неспецифическим показателем условий развития, что дает возможность использовать ее для оценки условий существования как естественных, так и искусственных популяций (Захаров, 1987). Одним из популярных современных подходов оценки популяционного разнообразия является оценка уровня флуктуирующей асимметрии, которая позволяет определить не только гетерогенность популяций из разных участков города, но и стабильность развития особей (Захаров, 1987).

В настоящем исследовании проведен статистический анализ асимметрии билатерально симметричных признаков фолидоза головы и конечностей плоскохвостого домового геккона *Hemidactylus platyurus* на территории крупных городов Юго-Восточной Азии (ЮВА) (Вьентьян, Пномпень, Бангкок).

Материалы

При выполнении настоящего исследования использованы данные, полученные в результате обработки материала, собранного авторами в 2011–2014 гг. на территории ЮВА. Всего анализировались 765 экземпляров из трех локалитетов: г. Бангкок (Таиланд) – 130 самок, 168 самцов и 73 ювенильных особей; г. Вьентьян (Лаос) – 82 самки, 79 самцов и 36 ювенильных особей; г. Пномпень (Камбоджа) – 83 самки, 91 самец и 23 ювенильных особей. В каждом городе выборки сделаны в пяти точках (рис. 1): первая – условном центре города (за него принимался район с многоэтажной застройкой, удаленный от края города и приблизительно совпадающий с географическим центром) и четыре точки в условных окраинах (район на окраине с малоэтажной застройкой, граничащий с незастроенными территориями: пустырями с древесной или травянистой растительностью или сельскохозяйственными культурами, промышленные зоны), расположенными по сторонам горизонта от центральной точки (север, юг, запад, восток). Материал собирался с учетом обитания на стенах построек и стволах деревьев.

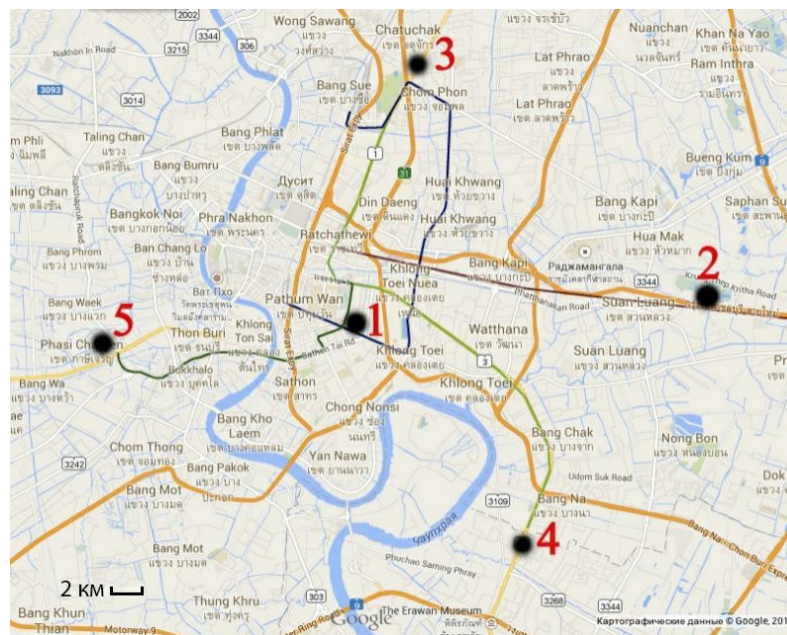


Рис. 1. Пример расположения точек сбора в городе (Бангкок). Условные обозначения: 1 – центр, 2 – восточная окраина, 3 – северная окраина, 4 – южная окраина, 5 – западная окраина

Fig. 1. An example of the location of sampling points in the city (Bangkok). Legend: 1 – center, 2 – eastern outskirts, 3 – northern outskirts, 4 – southern outskirts, 5 – western outskirts

В качестве изучаемых билатеральных признаков использовался фолидоз головы и число подпальцевых пластинок пальцев: Sl. – количество верхнегубных щитков; P. sl. – количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с верхнегубными; Il. – количество нижнегубных щитков; G. il. – количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с нижнегубными; Im – количество нижнечелюстных щитков; G. im. – количество следующего ряда щитков за нижнечелюстными; Ds – количество парных подпальцевых пластинок; Ads – количество непарных подпальцевых пластинок; Lm – количество подпальцевых пластинок.

Подсчет меристических признаков производился с применением бинокля МБС-10. Для удобства подсчета и дальнейшего анализа подпальцевых пластинок пальцам лап были присвоены порядковые номера: для передних – 1–5, для задних – 6–10.

Методы

Математическая обработка данных проведена с использованием электронных

таблиц Microsoft Excel 2016 и пакета статистических программ STATISTICA, версия 10.0 (StatSoft, Inc., 2010, США). Проверка нормальности распределения переменных осуществлялась по критерию Колмогорова – Смирнова. Чтобы убедиться во флуктуирующем характере исследуемых признаков и возможности включения этих признаков в систему интегральной оценки ФА, был проведен статистический анализ: изучение направленности асимметрии признака, тест на идеальную ФА, изучение степени скоррелированности величины асимметрии разных признаков (Гелашвили и др., 2004). Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости 0.05. Расчет интегрального индекса ФА производили по формуле (Васильев и др., 2006):

$$TA^2 = [\sum (L_i - R_i)] / k$$

$$DA^2 = [\sum (L_i - R_i)]^2 / k^2$$

$$FA^2 = TA^2 - DA^2,$$

где L – значение признака слева, R – значение признака справа, k – число признаков, TA – дисперсия общей асимметрии, DA – направленная асимметрия, FA – флуктуирующая асимметрия.

Результаты

Проверка нормальности распределения

Для выбора статистических методов исследования на предварительном этапе был проведен анализ вида распределения асимметрии изучаемых признаков (L – R). Отклонения от нормального распределения зафиксированы для всех изучаемых признаков (табл. 1). Поэтому в дальнейшем использовались непараметрические методы статистического анализа.

Таблица 1. Проверка нормальности распределения значений асимметрии по критерию Колмогорова – Смирнова (KS)

Признак	KS	p	Признак	KS	p	Признак	KS	p
Ds1	0.42	<0.01	Ds8	0.36	<0.01	Ds6	0.40	<0.01
Ads1	0.36	<0.01	Ads8	0.31	<0.01	Ads6	0.37	<0.01
Lm1	0.41	<0.01	Lm8	0.38	<0.01	Lm6	0.43	<0.01
Ds2	0.36	<0.01	Ds9	0.36	<0.01	Ds10	0.38	<0.01
Ads2	0.34	<0.01	Ads9	0.30	<0.01	Ads10	0.33	<0.01
Lm2	0.40	<0.01	Lm9	0.38	<0.01	Lm10	0.37	<0.01
Ds3	0.34	<0.01	Ds4	0.35	<0.01	Sl.	0.27	<0.01
Ads3	0.31	<0.01	Ads4	0.33	<0.01	P.sl	0.11	<0.01
Lm3	0.40	<0.01	Lm4	0.39	<0.01	Il.	0.28	<0.01
Ds7	0.35	<0.01	Ds5	0.36	<0.01	G.il.	0.13	<0.01
Ads7	0.33	<0.01	Ads5	0.33	<0.01	Im.	0.40	<0.01
Lm7	0.40	<0.01	Lm5	0.38	<0.01	G.im.	0.18	<0.01

Проверка направленности асимметрии

Отсутствие направленности асимметрии выражается в том, что распределение различий признака на левой и правой сторонах является статистически однородным и приблизительно симметрично расположенным относительно нулевого значения. Проверку направленности ФА проводили с использованием рангового критерия сдвига Уилкоксона, т. е. в случае принятия нулевой гипотезы о статистической однородности показателей ФА ($p > 0.05$) принималось предположение о флуктуирующем характере асимметрии, а при альтернативе делался вывод о том или ином типе ее направленности (Гелашвили и др., 2007). Анализ направленности асимметрии

признаков фолидоза *H. platyurus* показал (табл. 2), что статистически значимые различия между величинами признака на левой и правой сторонах тела наблюдаются по следующим признакам: количество непарных подпальцевых пластинок на 5-м пальце передней лапы (Ads5), количество подпальцевых пластинок на 1-м пальце задней лапы (Lm6), количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце задней лапы (Ds7), количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с верхнегубными (P. sl.), количество нижнегубных щитков (Il). Для остальных изучаемых признаков имеют место незначительные отклонения от билатеральной симметрии.

Таблица 2. Анализ направленности асимметрии признаков фолидоза *H. platyurus* (по критерию Уилкоксона)

Признак	Z	p	Признак	Z	p	Признак	Z	p
Ds1	-0.09	0.92	Ds5	-0.98	0.32	Ds9	-0.06	0.95
Ads1	-0.95	0.34	Ads5	-2.01	0.04	Ads9	-0.17	0.86
Lm1	-1.22	0.22	Lm5	-0.90	0.36	Lm9	-0.38	0.70
Ds2	-1.36	0.17	Ds6	-0.24	0.80	Ds10	-1.53	0.12
Ads2	-1.91	0.05	Ads6	-1.22	0.22	Ads10	-1.48	0.13
Lm2	-0.86	0.39	Lm6	-3.90	<0.01	Lm10	-0.47	0.63
Ds3	-0.37	0.71	Ds7	-3.04	<0.01	Sl	-0.65	0.51
Ads3	-0.98	0.32	Ads7	-0.24	0.80	P.sl	-3.21	<0.01
Lm3	-1.95	0.05	Lm7	-0.75	0.44	Il	-4.17	<0.01
Ds4	-0.68	0.49	Ds8	-0.59	0.55	G.il	-1.92	0.05
Ads4	-1.00	0.31	Ads8	-1.40	0.15	Im	-0.43	0.66
Lm4	-0.58	0.56	Lm8	-0.95	0.33	G.im	-1.01	0.31

Примечание. Жирным шрифтом обозначены статистически значимые значения.

Проверка на идеальную ФА

Тест на идеальную ФА включает проверку гипотезы о наличии у признаков явления антисимметрии. Явления ФА и антисимметрии не являются антагонистами и нечетко различимы в пределах одного и того же признака, однако выделение именно ФА имеет важное экологическое значение для оценки нормы генотипической гетерогенности организмов и стабильности их развития.

Индикатором антисимметрии служит отрицательный эксцесс (k) распределения различий между сторонами (L-R). При $k \geq 0$ предположение о наличии антисимметрии отклоняется и принимается гипотеза о флуктуирующем характере асимметрии. Для всех исследуемых признаков значения эксцесса положительны (табл. 3), что позволяет исключить возможность проявления антисимметрии по выбранным признакам и считать, что наблюдаемая асимметрия носит флуктуирующий характер.

Таблица 3. Значения эксцесса распределения различий между сторонами (L - R) признаков фолидоза *H. platyurus*

Признак	N	k	Признак	k	Признак	k
Ds1	765	3.4	Ds5	11.1	Ds9	14.5
Ads1	765	2.0	Ads5	0.5	Ads9	0.8
Lm1	765	4.3	Lm5	12.6	Lm9	21.1
Ds2	765	6.4	Ds6	4.4	Ds10	3.4
Ads2	765	0.9	Ads6	2.1	Ads10	1.5

Lm2	765	26.9	Lm6	9.6	Lm10	19.9
Ds3	765	11.4	Ds7	8.6	Sl.	3.3
Ads3	765	0.3	Ads7	0.3	P.sl	4.1
Lm3	765	15.1	Lm7	28.9	Il.	1.2
Ds4	765	12.8	Ds8	11.5	G.il.	1.1
Ads4	765	0.9	Ads8	0.6	Im.	125.8
Lm4	765	21.0	Lm8	36.4	G.im.	1.2

Проверка корреляции

Для более точной и объективной оценки ФА предпочтительнее использовать не один какой-либо признак, а их ортогональный комплекс. Для оценки ортогональности изучаемых признаков необходимо выявить уровень их взаимной коррелированности между собой: чем меньше коррелируют эти признаки, тем более четкую и обоснованную оценку можно дать уровню обобщенной ФА. В случае если выявлена сильная корреляция между ними, необходим подбор других признаков для обобщенной оценки ФА. Для проверки корреляционной связи асимметрии признаков использовался ранговый коэффициент корреляции Спирмена. По большинству признаков была выявлена корреляция с разной степенью силы (рис. 2). Признаки, у которых сила корреляции превышала значение 0.7 и была статистически значимой, исключались из дальнейшего анализа. Превышение отмечено для следующих признаков: количество непарных подпальцевых пластинок на 1-5-м пальцах передней лапы (Ads1, Ads2, Ads3, Ads4, Ads5); количество непарных подпальцевых пластинок на 1-5-м пальцах задней лапы (Ads6, Ads7, Ads8, Ads9, Ads10); количество подпальцевых пластинок на 1-м и 4-м пальцах передней лапы (Lm1, Lm4); количество подпальцевых пластинок на 3. 4 и 5-м пальцах задней лапы (Lm8, Lm9, Lm10).

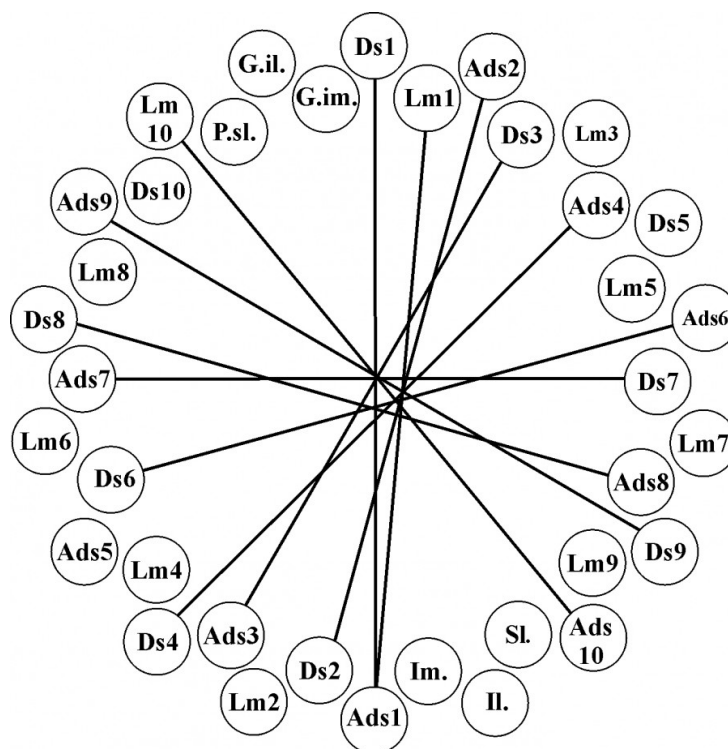


Рис. 2. Коррелограмма величины асимметрии признаков фоллидоза |L – R|. Линиями обозначены сильно коррелирующие признаки ($p < 0.05$)

Fig. 2. Correlogram of the asymmetry of the folliculosis signs |L – R|. The lines indicate strongly correlating traits ($p < 0.05$)

На основе проведенного статистического анализ исследуемых признаков фолидоза в систему оценки интегрального индекса ФА были включены следующие признаки: количество парных подпальцевых пластинок на 2-м и 5-м пальцах задней лапы (Ds8, Ds10), количество непарных подпальцевых пластинок на 2-м пальце задней лапы (ADs8), количество подпальцевых пластинок на 2, 3, 4 и 5-м пальцах передней лапы (Lm2, Lm3, Lm4, Lm5), количество подпальцевых пластинок на 1, 2, 3 и 4-м пальцах задней лапы (Lm6, Lm7, Lm8, Lm9), количество верхнегубных щитков (Sl.), количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с верхнегубными (P. sl.), количество нижнегубных щитков (Il.), количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с нижнегубными (G. il.), количество нижнечелюстных щитков (Im.), количество следующего ряда щитков за нижнечелюстными (G. im.).

Вклад отдельных признаков

Чтобы выяснить, какой вклад вносят отдельные признаки в интегральные показатели асимметрии *H. platyurus* из разных выборок, проанализировали частоту встречаемости особей, имеющих асимметрию по тому или иному признаку (табл. 4).

Таблица 4. Асимметричное проявление признаков

Признак	Бангкок		Пномпень		Вьентьян	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Ds1	47	12.6	37	18.7	37	18.7
Ds2	73	19.6	66	33.5	69	35.0
Lm2	56	15.0	57	28.9	43	21.8
Ds3	92	24.8	66	33.5	82	41.6
Lm3	70	18.8	50	25.3	43	21.8
Ds4	97	26.1	54	27.4	74	37.5
Ds5	84	22.6	59	29.9	64	32.4
Lm5	91	24.5	48	24.3	45	22.8
Ds6	74	19.9	38	19.2	38	19.2
Lm6	78	21.0	35	17.7	27	13.7
Ds7	112	30.1	62	31.4	64	32.4
Lm7	61	16.4	55	27.9	42	21.3
Ds8	93	25.0	58	29.4	73	37.0
Ds9	98	26.4	53	26.9	75	38.0
Ds10	81	21.8	51	25.8	64	32.4
Il.	155	41.7	87	44.1	107	54.3
G.il.	266	71.7	152	77.1	154	78.1
Im.	56	15.0	69	35.0	23	11.6
G.im.	240	64.6	130	65.9	120	60.9

Для особей из Бангкока чаще характерна асимметрия: количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце задней лапы (Ds7) – 30.1 %, количество нижнегубных щитков (Il.) – 41.7 %, количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с нижнегубными (G. il), – 71.7 %, количество следующего ряда щитков за нижнечелюстными (G. im) – 64.6 %. В Пномпене: количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце передней лапы (Ds2) – 33.5 %, количество парных подпальцевых пластинок на 3-м пальце передней лапы (Ds3) – 33.5 %, количество парных подпальцевых пластинок на 4-м пальце передней лапы (Ds4) – 27.4 %, количество парных подпальцевых пластинок на 5-м пальце передней лапы (Ds5) – 29.9 %, количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце задней лапы (Ds8) – 25.0 %, количество парных подпальцевых пластинок на 3-м пальце задней лапы (Ds9) – 26.9 %, количество парных подпальцевых пластинок на 4-м пальце задней лапы (Ds10) – 25.8 %, количество парных подпальцевых пластинок на 5-м пальце задней лапы (Ds11) – 25.8 %.

количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце задней лапы (Ds7) – 31.4 %, количество нижнегубных щитков (Il.) – 44.4 %, количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с нижнегубными (G. il), – 77.16 %, количество нижнечелюстных щитков (Im) – 35.0 %, количество следующего ряда щитков за нижнечелюстными (G. im) – 65.9 %. Во Вьентьяне: количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце передней лапы (Ds2) – 35.0 %, количество парных подпальцевых пластинок на 3-м пальце передней лапы (Ds3) – 41.6 %, количество парных подпальцевых пластинок на 4-м пальце передней лапы (Ds4) – 37.5 %, количество парных подпальцевых пластинок на 5-м пальце передней лапы (Ds5) – 32.4 %, количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце задней лапы (Ds7) – 32.4 %, количество парных подпальцевых пластинок на 3-м пальце задней лапы (Ds8) – 37.0 %, количество парных подпальцевых пластинок на 4-м пальце задней лапы (Ds9) – 38.0 %, количество парных подпальцевых пластинок на 5-м пальце задней лапы (Ds10) – 32.4 %, количество нижнегубных щитков (Il.) – 54.3 %, количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с нижнегубными (G. il), – 78.1 %, количество следующего ряда щитков за нижнечелюстными (G. im) – 60.9 %.

В целом в трех изучаемых выборках у *H. platyurus* чаще встречается асимметрия количества нижнегубных щитков (Il.), количества щитков следующего ряда, соприкасающихся с нижнегубными (G. il), и количества следующего ряда щитков за нижнечелюстными (G. im).

Анализ интегрального показателя ФА

Возрастные и половые различия

Обоснованная интегральная оценка уровня ФА на всем массиве данных возможна при отсутствии влияния факторов, вызывающих гетерогенный характер объединяемых выборок и искажающих формируемые выводы. Одним из таких факторов могут быть половые и возрастные различия показателей асимметрии (Гелашвили и др., 2007).

Анализ проверки гипотезы наличия полового диморфизма показал отсутствие различий во всех трех анализируемых группах: Бангкок ($U = 8759, Z = -0.20, p = 0.83$), Пномпень ($U = 2368, Z = 1.54, p = 0.12$), Вьентьян ($U = 2456, Z = 1.46, p = 0.14$). Также не были выявлены возрастные различия в уровне ФА: Бангкок ($U = 10089, Z = -0.07, p = 0.94$), Пномпень ($U = 1643, Z = -0.63, p = 0.52$), Вьентьян ($U = 2996, Z = -0.31, p = 0.75$). Учитывая, что в анализируемых группах не выявлены ни половые, ни возрастные различия нарушения стабильности развития особей, дальнейший анализ групп проводился по объединенной выборке как самцов, и самок, как половозрелых, так и ювенильных особей.

Внутрипопуляционный анализ ФА

Для проверки гипотезы различий уровня флуктуирующей асимметрии провели сравнение выборок из центральной части города и «краевой» зоны. Используя объединенную выборку (без учета типа субстрата), мы не выявили значимых различий в нарушении стабильности развития (табл. 5).

Таблица 5. Результаты сравнения биотопов

Биотоп	Бангкок				
	e	n	s	w	c
e		0.22	0.96	0.51	0.59
n	1358		0.32	0.06	0.36
s	890	780		0.60	0.78
w	1455	1241	835		0.16
c	3804	3672	2214	3485	
Пномпень					
e		0.25	0.24	0.47	0.91

n	200		0.90	0.78	0.20
s	219	215		0.64	0.09
w	263	228	242		0.28
c	1009	667	688	839	
Вьентьян					
e		0.02	0.11	0.20	0.09
n	169		0.72	0.38	0.42
s	119	167		0.71	0.82
w	129	149	103		0.90
c	851	1029	693	705	

Примечание. Над диагональю – уровень значимости, под диагональю – U-статистика, жирным шрифтом выделены статистически значимые значения, с – центр, е – восточная окраина, n – северная окраина, s – южная окраина, w – западная окраина.

Во Вьентьяне в краевой зоне анализ сравнения выборок показал, что существуют статистически значимые различия между северной и восточной точками сбора материала.

При проверке гипотезы о различиях интегрального индекса с учетом типа субстрата во всех трех анализируемых совокупностях выявлены существенные различия (табл. 6). Причем разница зафиксирована как в одной точке сбора материала, так и при сравнении локалитетов между собой. В Бангкоке уровень флуктуирующей асимметрии в центральной зоне выше у особей, обитающих на стенах домов, по сравнению с особями, живущими на стволах деревьев.

Таблица 6. Результаты сравнения уровня флуктуирующей асимметрии с учетом субстрата

Бангкок				
Субстрат	c-t	c-w	o-t	o-w
c-t		0.03	0.44	0.06
c-w	2004		0.15	0.78
o-t	3228	2501		0.22
o-w	3630	3517	4440	
Пномпень				
c-t		<0.01	<0.01	0.02
c-w	544		0.92	0.66
o-t	304	550		0.66
o-w	914	1328	794	
Вьентьян				
c-t		<0.01	0.01	0.01
c-w	503		0.02	<0.01
o-t	777	719		0.69
o-w	927	754	1089	

Примечание. Над диагональю – уровень значимости, под диагональю – U-статистика, жирным шрифтом выделены статистически значимые значения. c-t –

центр – деревья, с-w – центр – стены, o-t – окраина – деревья, o-t – окраина – стены.

В Пномпене в центре города значение коэффициента ФА выше у гекконов, собранных на стенах домов. Анализ также показал, что выборка центр – деревья отличается более низким нарушением стабильности развития по сравнению с выборками окраина – деревья и окраина – стены. Наиболее ярко различия в уровне стабильности развития *H. platyurus* выражены во Вьентьяне.

Сравнение по типам субстрата показало высокосignificant различия в уровне нарушения стабильности развития в центральной и краевой зонах. Причем как на окраине, так и в центре города интегральный индекс ФА выше у ящериц, собранных со стен строений.

С увеличением доли доминирования *H. frenatus* снижается общий вклад *H. platyurus* в сообщество (наблюдается отрицательная корреляция на высоком уровне между этими двумя видами, $r = -0.895$). По нашим данным, в изученных локалитетах отношение к присутствию других видов в сообществе (*Gehyra mutilata*, *Hemidactylus brookii*, *Dixonius siamensis*) доминирующие в городских условиях *H. frenatus* и *H. platyurus* проявляют по-разному. У *H. frenatus* наблюдается толерантное отношение к присутствию других видов ($r = 0.363$), а вот *H. platyurus* показывает диаметрально противоположную картину – наблюдается отрицательная корреляция к наличию других видов в сообществе ($r = -0.643$).

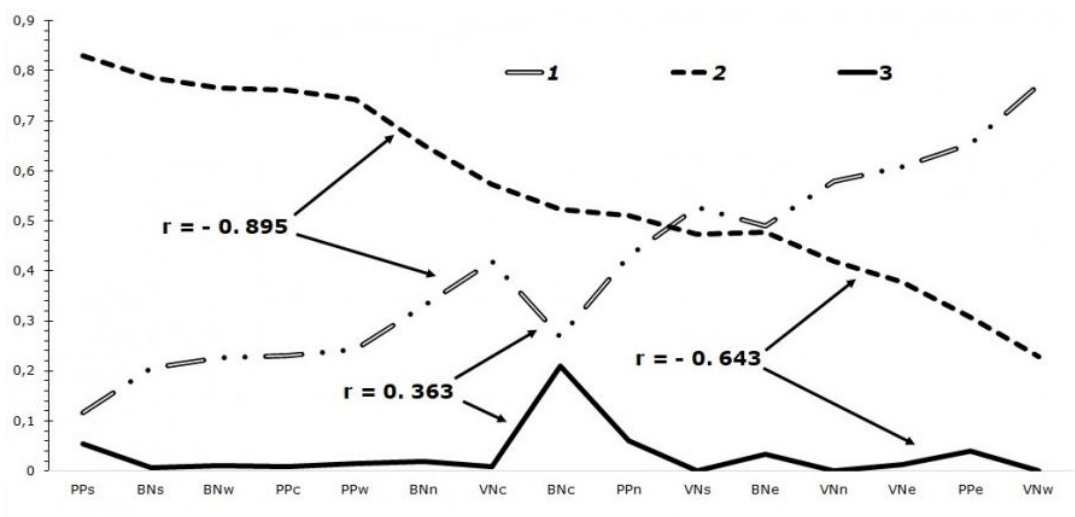


Рис. 3. Зависимость встречаемости синантропных гекконов, совместно обитающих на территории городов. D – индекс доминирования; BN – Бангкок; PP – Пномпень; VN – Вьентьян; с – центр города; n – северная окраина; s – южная окраина; w – западная окраина; e – восточная окраина, 1 – *H. frenatus*, 2 – *H. platyurus*, 3 – другие виды

Fig. 3. Dependence of the occurrence of synanthropic geckos living in cities together. Where, D is the dominance index; BN – Bangkok; PP – Phnom Penh; VN – Vientiane; с – center; n – northern outskirts; s – southern outskirts; w – western outskirts; e – eastern outskirts, 1 – *H. frenatus*, 2 – *H. platyurus*, 3 – other species

Межпопуляционные различия

При межпопуляционном сравнении выборок выявлены высоко значимые различия в индексе ФА между парами сравнения: Бангкок – Пномпень ($U = 18999, Z = -3.59, p = < 0.01$), Бангкок – Вьентьян ($U = 22412, Z = -4.26, p = < 0.01$). Разница в уровне ФА у особей между Пномпением – Вьентьяном ($U = 11512, Z = -0.49, p = 0.62$) статистически не значима. Сравнение выборок в зависимости от типа биотопа выявило различия между центрами городов в Бангкоке и Вьентьяне. Различия в нарушении стабильности развития на окраине отмечены: Бангкок – Пномпень и Бангкок – Вьентьян. Разница в коэффициенте флуктуирующей асимметрии для Пномпеня – Вьентьяна не

наблюдается ни в центре города, ни в краевой зоне (табл. 7).

Таблица 7. Результаты сравнения межпопуляционного распределения биотопов

Биотоп	Центр			Биотоп	Окраина		
	BN-с	PP-с	VN-с		BN-о	PP-о	VN-о
BN-с		0.17	0.02	BN-о		0.01	0.02
PP-с	5216		0.23	PP-о	7393		0.64
VN-с	5599	3528		VN-о	7967	4193	

Примечание. Над диагональю – уровень значимости, под диагональю – U-статистика, жирным шрифтом выделены статистически значимые значения.

Обсуждение

В аналогичных исследованиях по изучению ФА у животных влияние половых различий на уровень флуктуирующей асимметрии не выявлено, даже на фоне существенных половых различий по анализируемым признакам (Staley, Green, 1971; Zakharov, 1981; Leary et al., 1983; Pankakoski, 1985).

Ранее анализ встречаемости девиаций фолидоза у *H. platyurus* на окраине и в центре городов выявил, что во Вьентьяне различия между центральной и краевой зоной не наблюдаются, в Пномпене число аномалий щиткования увеличивается в центре города, в Бангкоке наблюдается обратная картина – увеличение числа аномальных вариаций на окраине (Константинов, Булдова, 2016).

В большинстве работ анализ ФА связан с индикацией неблагоприятных воздействий антропогенного характера на живой организм. В значительно меньшей степени внимание исследователей в настоящее время уделяется изучению воздействия естественных биотических факторов. В ряде публикаций по изучению ФА доказано их влияние на уровень стабильности развития. В частности, исследования, проведенные на обыкновенной бурозубке *Sorex araneus*, динамика численности которой подвержена четкому четырехлетнему циклу и максимально достигает 70-кратного размера (Шефтель, 1983), показали увеличение уровня флуктуирующей асимметрии у особей, родившихся в год максимальной численности, и уменьшение асимметричности у их потомков при спаде численности (Захаров и др., 1984).

Ранее было показано (Константинов, Гаврилов, 2012; Чулисов, Константинов, 2013), что в ряде городов Лаоса и Камбоджи в зависимости от степени урбанизации происходит изменение структуры сообществ, а доминирующее положение в зависимости от численности принадлежит *H. platyurus* и *H. frenatus*, причем *H. platyurus* является антагонистом в сообществе не только к *H. frenatus*, но и другим видам, вероятно, конкурируя за ресурсы среды.

Некоторые исследования на территории Флориды и на островах тропической части Тихого океана показывают, что у особей *H. frenatus* наблюдается как агонистическое поведение во время конфликтов между собой, так и агрессия к другим видам в сообществе, например, с *Hemidactylus garnotii* и *Lepidodactylus lugubris* (Bolger, Case, 1992; Dame, Petren, 2006).

По нашим наблюдениям, *H. platyurus* в городских условиях тяготеет к обитанию на деревьях, в сборах на деревьях его численность в 2.6 раза выше, чем *H. frenatus*. В связи с этим в районах города с меньшей озелененностью и большей освещенностью стен строений повышается вероятность как внутривидовых, так и межвидовых взаимодействий *H. platyurus*, что будет выражаться в обострении конкуренции.

Заключение

В ходе исследования был проведен статистический анализ ФА. Анализ направленности асимметрии признаков показал, что статистически значимые различия между величинами признака на левой и правой сторонах тела наблюдаются по

нескольким признакам: количество непарных подпальцевых пластинок на 5-м пальце передней лапы (Ads5), количество подпальцевых пластинок на 1-м пальце задней лапы (Lm6), количество парных подпальцевых пластинок на 2-м пальце задней лапы (Ds7), количество щитков следующего ряда, соприкасающихся с верхнегубными (P. sl.), количество нижнегубных щитков (Il). В связи с этим данные признаки были исключены из анализа уровня ФА.

Для оценки стабильности развития *H. platyurus* рекомендованы следующие признаки: количество парных подпальцевых пластинок на 3-м и 5-м пальцах задней лапы (Ds8, Ds10), количество непарных подпальцевых пластинок на 3-м пальце задней лапы (ADs8), количество подпальцевых пластинок на 2, 3, 4 и 5-м пальцах передней лапы (Lm2, Lm3, Lm4, Lm5), количество подпальцевых пластинок на 2, 3 и 4-м пальцах задней лапы (Lm7, Lm8, Lm9), количество верхнегубных щитков (Sl.), количество чешуй следующего ряда, соприкасающихся с нижнегубными (G. il.), количество нижнечелюстных щитков (Im.), количество следующего ряда чешуек за нижнечелюстными (G. im.).

Половой диморфизм во всех трех анализируемых группах не выявлен ($p = 0.12-0.83$). Также не были выявлены возрастные различия в уровне ФА ($p = 0.52-0.94$), что согласуется с теорией флуктуирующей асимметрии как общебиологического явления.

Значимых различий в дифференциации биотопов по уровню ФА между центральной и краевой зонами для выборок без учета типа субстрата не выявлено ни в одной изучаемой совокупности. Проводя сравнения точек сбора на окраине, во Вьентьяне обнаружены статистически значимые различия между восточной и северной окраиной ($p = 0.02$).

Различия интегрального индекса в зависимости от типа субстрата выявлены во всех трех городах, причем как при сравнении выборок внутри городов, так и между собой ($p < 0.05$). Отмечено, что коэффициент ФА асимметрии выше на стенах ($p < 0.36-0.84$), чем на стволах деревьев (0.10–0.58). Обитание на стенах городских сооружений, как эволюционно молодой экологической нише, сказывается на стабильности развития вида, который в природных условиях и в городах предпочитает стволы деревьев.

При межпопуляционном сравнении выборок из Бангкок – Пномпень, Бангкок – Вьентьян выявлены высоко значимые различия в индексе ФА ($p < 0.05$). При сравнении Пномпень – Вьентьян различий не выявлено. Бангкок – крупный транспортный и промышленно развитый мегаполис с населением более 5 млн человек, тогда как Пномпень и Вьентьян существенно уступают по этим показателям. Транспорт и промышленные предприятия являются основным источником физико-химического загрязнения городской среды, прямо или косвенно оказывающим влияние на стабильность развития живых организмов, что отмечается в целом ряде работ (Захаров, 1987; Логинов и др., 2003; Васильев и др., 2006).

Библиография

Васильев А. Г., Марин Ю. Ф., Васильева И. А. Феногенетический мониторинг березы повислой (*Betula pendula*): оценка качества среды в Висимском заповеднике и в зоне влияния техногенных поллютантов от предприятий цветной металлургии // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике: Материалы науч. конф., посвящ. 35-летию Висимского заповедника (Екатеринбург, 2–3.10.2006 г.) / Отв. ред. Ю. Ф. Марин. Екатеринбург, 2006. С. 85–93.

Гелашвили Д. Б., Нижегородцев А. А., Епланова Г. В., Табачишин В. Г. Флуктуирующая асимметрия билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* как популяционная характеристика // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2007. Т. 9. № 4. С. 941–949.

Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 7. Тольятти, 2004. С. 45–59.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход) . М.: Наука, 1987. 213 с.

Захаров В. М., Шефтель Б. И., Александров Д. Ю. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих // Доклады Академии наук СССР. 1984. Т. 275. № 3. С. 761–764.

Константинов Е. Л., Гаврилов А. Б. Экологические особенности распределения некоторых видов синантропных гекконов в городах Юго-Восточной Азии (Лаос, Камбоджа) // Вопросы герпетологии: Материалы Пятого съезда герпетологического общества им. А. М. Никольского, Минск, 25–28 сентября. Минск: Право и экономика, 2012. С. 113–117.

Константинов Е. Л., Булдова О. Ю. Изменчивость фолидоза нижней челюсти *Hemidactylus platyurus* (SCHNEIDER, 1792) на территории Лаоса и Камбоджи // Вестник СПбГУ. 2016. Вып. 3. С. 57–62.

Логинов В. В., Гелашвили Д. Б., Чупрунов Е. В., Силкин А. А. Структурно-информационные показатели стабильности развития амфибий на антропогенно трансформированных территориях // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 6. Тольятти, 2003. С. 85–90.

Чулисов А. С., Константинов Е. Л. Распределение синантропных гекконов в городской среде крупных городов на территории Лаоса и Камбоджи // Современная герпетология: проблемы и пути их решения: Статьи по материалам докл. Первой междунар. молодеж. конф. герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2013 г.). СПб., 2013. С. 159–162.

Шефтель Б. И. Многолетняя динамика численности землероек-бурозубок в Среднеенисейской тайге // Биологические проблемы Севера. Ч. 2. Животный мир: Тез. X Всесоюз. симпозиума. Магадан, 1983. С. 57–58.

Bolger D. T., Case T. J. Intra- and interspecific interference behaviour among sexual and asexual geckos // *Animal Behaviour*. 1992. № 44. P. 21–30.

Dame E. A., Petren K. Behavioural mechanisms of invasion and displacement in Pacific island geckos *Hemidactylus* // *Animal Behaviour*. 2006. № 71. P. 1165–1173.

Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // *Nature*. 1983. Vol. 301. № 5895. P. 71–72.

Mather K. Genetical control of stability in development // *Heredity*. 1953. Vol. 7. Pt. 3. P. 297–336.

Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats // *J. Mammal.* 1985. Vol. 66. № 1. P. 52–57.

Staley R. N., Green L. J. Bilateral asymmetry in tooth cusp occurrence in human monozygotic twins, dizygotic twins, and nontwins // *J. Dent. Res.* 1971. Vol. 50. № 1. P. 83–89.

Waddington C. H. Organisers and genes. Cambridge: Univ. press, 1940. 160 p.

Zakharov V. M. Fluctuating asymmetry as an index of developmental homeostasis // *Genetika* (Belgrade). 1981. Vol. 13. P. 241–256.

ANALYSIS OF THE ASYMMETRY OF FOLIOSIS OF THE FLAT-TAILED HOUSE GECKO *HEMIDACTYLUS PLATYRUUS* (SCHNEIDER, 1792) (REPTILIA, SAURIA, GEKKONIDAE) ON THE TERRITORY OF CITIES OF SOUTH-EAST ASIA (VIENTIANE, PHNOM PENH, BANGKOK)

CHULISOV Anatoly	<i>Institute of Natural Sciences, Tsiolkovskiy Kaluga State University (Kaluga, Stepan Razin st., 26), gehyra@mail.ru</i>
KONSTANTINOV Eugene	<i>PhD, Institute of Natural Sciences, Tsiolkovskiy Kaluga State University (Kaluga, Stepan Razin st., 26), nepentes@list.ru</i>
VONGSA Thilaphong	<i>Institute of Natural Sciences, Tsiolkovskiy Kaluga State University (Kaluga, Stepan Razin st., 26), vongsa93@mail.ru</i>

Keywords:

Fluctuating asymmetry, Southeast Asia, Statistical analysis, Urban ecology, *Hemidactylus platyurus*, Synanthropic herpetofauna

Reviewer:

N. Ananyeva

Received on:

21 November 2019

Published on:

20 March 2020

Summary:

In this work, we performed a comprehensive statistical analysis of fluctuating asymmetry of bilateral symmetric traits of foliosis of the head and limbs of the flat-tailed house gecko *Hemidactylus platyurus*. Sexual dimorphism and age-related differences were not found in all three analyzed groups ($p = 0.12 - 0.83$; $p = 0.52 - 0.94$, respectively). Significant discrepancies in the differentiation of biotopes by FA level between the central and marginal zones for samples without taking into account the type of substrate were not revealed in any of the studied populations. Differences in the integral index depending on the type of substrate were revealed in all three cities, both when comparing samples within cities and among themselves ($p < 0.05$). It was noted that the FA asymmetry coefficient was higher on walls ($p < 0.36 - 0.84$) than on tree trunks ($0.10 - 0.58$). A cross-population comparison of samples from Bangkok - Phnom Penh and Bangkok - Vientiane revealed highly significant differences in the FA index ($p < 0.05$). When comparing Phnom Penh - Vientiane, no differences were found. Bangkok is a large transport and industrially developed metropolis with a population of more than 5 million people, while Phnom Penh and Vientiane are significantly inferior in these indicators. Transport and industrial enterprises are the main source of physical and chemical pollution of the urban environment, directly or indirectly affecting the stability of the development of living organisms.