научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

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

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

https://ecopri.ru

№ 3 (24). Сентябрь, 2017

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

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

Службы поддержки

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

ISSN 2304-6465

Адрес редакции
185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Ленина, 33.
E-mail: ecopri@petrsu.ru
https://ecopri.ru

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

Содержание № 3. 2017

От редакции

	Выпуск 24	3

Аналитический обзор

Антонов А. М., Lutovinovas E. ., Иванов Г. А., Пастухова Н. О.	***Адаптация и перспективы разведения мухи Черная львинка (Hermetia illucens) в циркумполярном регионе***	4 - 19
Савинов А. Б., Никитин Ю. Д.	***Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки в экосистемах***	20 - 39
Сладкова С. В., Холодкевич С. В., Сафронова Д. В., Борисов Р. Р.	***Кардиоактивность раков Cherax quadricarinatus (von Martens 1868) в различных физиологических состояниях***	40 - 53

Оригинальные исследования

Андреев В. П., Соболев П. С., Попова Г. Н.	***Новые типы субстратов пероксидаз***	54 - 65
Жуков А. В., Задорожная Г. А.	***Пространственная изменчивость твердости рекультивируемых почв***	66 - 80
Ивичева К. Н., Филоненко И. В.	***О влиянии освоенности водосбора реки Верхней Сухоны (Вологодская область) на химический состав вод ее притоков***	81 - 92
Кулаков Д. В.	***Использование показателей зоопланктона в оценке качества вод двух озер бассейна Финского залива***	93 - 100
Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В.	***Изменчивость территориального поведения птиц рода Sylvia в зависимости от структуры биотопов и плотности населения***	101 - 117
Суходольская Р. А., Савельев А. А., Шамаев Д. Е.	***Влияние факторов среды на изменчивость размеров жужелицы Poecilus cupreus L. (Coleoptera, Carabidae)***	118 - 131

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

ВЫПУСК 24

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

Подписана к печати:
14 ноября 2017 года

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

С сожалением должны констатировать, что заявка, поданная нами в Scopus, не прошла.

Пожалуй, главной формальной причиной, которая была названа нашими экспертами из АНРИ, является недостаток иногородних и иностранных членов в составе редколлегии.

Это хороший повод подумать о наличии корреляций между формой и содержанием. В любом случае, видимо, в журнале все должно быть прекрасно.

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

ISSUE 24

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

Published on:
14 November 2017

Антонов А. М., Lutovinovas E. ., Иванов Г. А., Пастухова Н. О. Адаптация и перспективы разведения мухи Черная львинка (Hermetia illucens) в циркумполярном регионе // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 4–19. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6302

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 591.61+ 602.3

АДАПТАЦИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВЕДЕНИЯ МУХИ ЧЕРНАЯ ЛЬВИНКА (HERMETIA ILLUCENS) В ЦИРКУМПОЛЯРНОМ РЕГИОНЕ

АНТОНОВ Александр Михайлович	*кандидат сельскохозяйственных наук, Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (163002, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 17), anaximandr2@yandex.ru*
LUTOVINOVAS Erikas	*PhD of biological sciences, Nature Research Centre (Akademijos 2, LT-084 12 Vilnius 21, Lithuania), wohlfahrtia@gmail.com*
ИВАНОВ Геннадий Анатольевич	*ООО «НордТехСад» (164900, Архангельская область, г. Новодвинск, ул. Мельникова, 7), arhsad@yandex.ru*
ПАСТУХОВА Надежда Олеговна	*Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова (163002, г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 17), hope203@yandex.ru*

Ключевые слова:
Биотехнология, муха Черная львинка (Hermetia illucens), адаптация, биоконверсия, состав личинок, кормовая добавка, процесс разведения, циркумполярный регион

Получена:
06 февраля 2017 года
Подписана к печати:
07 ноября 2017 года

Аннотация. Биотехнологии в последнее время приобретают большие масштабы, как перспективные направления науки, изучающие возможности использования живых организмов, систем или продуктов их жизнедеятельности для решения технологических задач. В качестве объекта исследования выступает американский вид мухи – Черная львинка (Hermetia illucens). Вид обитает в странах с теплым климатом, однако в последнее время активно обсуждается вопрос разведения мухи в регионах с холодными климатическими условиями. В отличие от Америки и стран Западной Европы в России данный вопрос мало изучен. Анализ литературных источников позволит определить оптимальные условия для роста, развития и размножения вида в искусственно созданных лабораторных условиях. Широкую популярность насекомое получило за счет высокоэффективной биоконверсии различных твердых органических отходов, а также высокой питательности личинок с возможностью использования в кормлении сельскохозяйственных животных и аквакультуры. Однако это далеко не весь спектр сфер использования мухи. Личинка мухи отличается способностью к поглощению практически любых биоотходов. В результате в организме накапливается комплекс веществ, процентное содержание которых зависит от диеты питания. В личинке содержится ≈40 % аминокислот, которые оказывают благоприятное воздействие на рост и развитие сельскохозяйственных животных и птиц и подтверждают возможность использования сухих личинок в виде кормовой добавки. Черная львинка – муха, вызывающая большой научный и практический интерес. Искусственное создание необходимых условий для жизни вида при изучении и адаптации насекомого в условиях с холодным климатом, а также разработка технологий по развитию и размножению насекомого в лабораторных и промышленных условиях обеспечат разведение мухи в циркумполярном регионе и позволят развить ряд направлений биотехнологии в Архангельской области.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Муха Черная львинка (*Hermetia illucens, или* Черный солдатик – Black Soldier Fly) – это крупная американская муха из семейства львинок (Stratiomyidae), естественный ареал распространения которой считается Северная и Южная Америка (Rozkošný, 1983). Насекомое относится к числу немногих видов беспозвоночных, способных круглогодично развиваться в чистой культуре в замкнутом пространстве искусственных условий, что позволяет использовать вид в биотехнологических целях (Ушакова, Некрасов, 2015). В наши дни биотехнология, как перспективное направление науки, связанное с разведением живых организмов в производственных целях, имеет огромное экологическое и биологическое значение. Объектами исследования могут служить многочисленные представители групп живых организмов – микроорганизмы (вирусы, бактерии, протисты, дрожжи и др.), растения, животные, а также насекомые, к числу которых относится изучаемый представитель – муха Черная львинка.

Цель – провести анализ существующих исследований и рассмотреть опыт по адаптации и перспективы разведения мухи Черная львинка в приарктическом регионе на территории Архангельской области.

Аналитический обзор

Насекомые составляют ≈80 % глобального разнообразия видов, а также это самый обильный по численности и по биомассе класс сухопутных животных, которых отличает высокая плодовитость и способность к массовому размножению. В последнее десятилетие во всем мире наблюдается повышенный интерес к насекомым как источнику высокоусвояемого кормового белка, жира с уникальными свойствами, антиоксидантов, иммуномодуляторов, сырья для получения новых лекарственных средств (Kroeckel et al., 2012; Stamer et al., 2014; Józefiak et al., 2016). Немаловажным фактором является возможность некоторых видов содержаться в культуре в искусственных условиях. Это позволяет использовать их в качестве новых промышленных продуцентов, получать физиолого-биохимические и генетические характеристики конкретной культуры, контролировать процессы биоконверсии субстратов, на которых развиваются насекомые, а также оценивать качественные и количественные показатели продуктов переработки биомассы насекомых для последующего применения в кормах, ветеринарии, фармакологии. Кормовой белок, полученный путем переработки насекомых, представляет собой муку (шрот) из взрослых особей или их личинок. Его можно использовать в качестве компонента корма в рационе свиней, крупного рогатого скота, домашней птицы и рыбы (Tran, Gnaedinger, Mélin, 2015).

Разработка основ технологии разведения личинок мухи Черная львинка (*Hermetia illucens*), обеспечивающей получение высокоэффективного белково-липидного компонента кормовых рационов, – актуальная тема, значение которой существенно повысилось в настоящее время в связи с необходимостью импортозамещения компонентов кормов для сельскохозяйственных животных и рыб. Муха получила большую популярность в последнее десятилетие за счет внедрения в качестве кормового объекта для рептилий, птиц и других животных (Kroeckel et al., 2012; Stamer et al., 2014; Józefiak et al., 2016). Прежде всего это связано с высокой питательностью личинок, выращенных на органических отходах, которые содержат протеины (≈40 %) и жиры (≈40 %). В составе жирных кислот 50 % приходится на лауриновую кислоту, а также кальций, фосфор и железо (Ушакова, Некрасов, 2015). Личинки содержат полезные органические соединения, которые имеют коммерческую и промышленную ценность. К числу таких элементов относится: 42.1 % – сырой протеин; 34.8 % – липиды; 7.0 % – сырая клетчатка; 7.9 % – влага; 1.4 % – свободный экстракт азота; 14.6 % – зола; 5.0 % – кальций; 1.5 % – фосфор (Alvarez, 2012). Биомасса личинок используется для получения белкового продукта для кормопроизводства. Личинки применяются в системах аквакультуры, поскольку отрасль сталкивается с потенциальным дефицитом кормового белка. В связи с высоким содержанием данных элементов личинки мухи могут использоваться в качестве корма для форели. Они обладают низким содержанием Омега-3 и Омега-6 жирных кислот, но, в зависимости от типа питания, содержание данных компонентов в личинках увеличивается (St-Hilliare, 2007).

Схожая ситуация в области животноводства. Географическая изоляция производства рыбы и упадок мировых рыбных запасов могут способствовать дефициту рыбной муки, которая является основным источником белка в питании животных. Добавление личинок мухи Черная львинка в корм крупному рогатому скоту и птице обеспечит альтернативный источник белка в животноводческой промышленности, создаст профиль питания животных и удовлетворит особые пищевые потребности (Papadoyianis, 2007).

Процесс уничтожения твердых отходов претерпел значительные изменения со времен возникновения практики открытого сжигания. Современные методы уничтожения включают в себя уменьшение их количества, повторное использование, переработку и компостирование. Использование мух Черная львинка для уничтожения отходов не новый процесс (Alvarez, 2012). Этот вид используют для стабилизации проблемных отходов, включая навоз свиней и птицы. Личинки способны переваривать органические порции твердых биологических составляющих, осадки сточных вод и отходы от обработки рыбы и мяса, фрукты, овощи, отходы из ресторанов и кухонные

отходы (Sheppard et al., 2002). Максимальная скорость биоконверсии не менее 0.9 кг/день/м^2, удельная производительность не менее 25 мг субстрата/личинка/сутки при плотности посадки 5 особей на см^2 (Бастраков, Загорский, 2014).

Способ уничтожения отходов с применением личинок мухи не похож на любой другой метод утилизации. С его использованием органические остатки не подвергаются обязательному механическому измельчению. Личинки черной львинки сами измельчают их на практически одинаковые, маленькие частицы в процессе поедания и переваривания. После того, как личинки извлекут из массы органических отходов все питательные вещества, объем отходов уменьшится на 70–80 %. Да и сами отходы после уничтожения отходами уже не являются – они представляют собой высокоценное и экологически чистое, полное удобрение для растений (зоогумус) (Серебрянский, 2015).

Оба процесса (биоконверсия отходов и использование личинок в качестве корма) обусловлены наличием двойной пользы и полностью дополняют друг друга – личинки утилизируют навоз и органические отходы и сами становятся хорошим кормом для животных. Однако, по мнению западных исследователей, биомассу личинок следует обрабатывать высушиванием и проверять на наличие или отсутствие кишечных патогенов (Lalander et al., 2013), а накапливание тяжелых металлов (кадмий) потенциально ограничивает использование личинок в производстве корма для животных при кормлении их некоторыми отходами (Diener, Zurbrügg, Tockner, 2015). Повышение температуры при биоконверсии (до 45 ^{0}C) и сушка (t = 105–120 ^{o}C) обеспечивают снижение количества бактерий (Циммер, 2013). Согласно исследованиям, при развитии личинок значительное число патогенов (*Escherichia coli* O157:H7 (STEC O157) и *Salmonella enterica* в курином помете) подавляется (Erickson et al., 2004), что объясняет наличие антимикробных протеинов у насекомых (Hattori, 1995).

Черная львинка (*Hermetia illucens*) в основном распространена в субтропическом климате. По внешнему виду и по поведению схожа с осой, однако в отличие от осы у нее только одна пара крыльев, нет жала и темный одноцветный окрас тела. В течение своего жизненного цикла муха проходит пять стадий: яйцо, личинка, предкуколка, куколка и взрослая особь (Paola, Anabel, Santo, 2013).

Личинки *Hermetia illucens* (в длину могут достигать до 27 мм) тусклые, белого цвета с золотисто-желтыми волосками (Diclaro, 2010). Они имеют небольшую выступающую желтовато-коричневую голову с ротовым аппаратом. На боковой стороне головы расположены светло-желтые глазные протуберанцы, в то время как усики расположены очень низко и антеролатерально (Rozkošný, 1983).

Головная капсула, в отличие от тела, узкая и маленькая и может быть втянута в грудной отдел. Грудь состоит из трех сегментов (рис. 1). Спинные сегменты густоволосистые с несколькими рядами мелких волосков, которые хорошо развиты в передних сегментах II и III. Брюшной отдел состоит из 8 сегментов, образованных пластинками грубо прямоугольной формы, которые покрыты многочисленными мелкими щетинками. Сегменты с 1 до 7 характеризуются наличием дыхальца с обеих сторон. Восьмой брюшной сегмент – последний, округлой формы (Fernanda, Klaus, Richard, 2015).

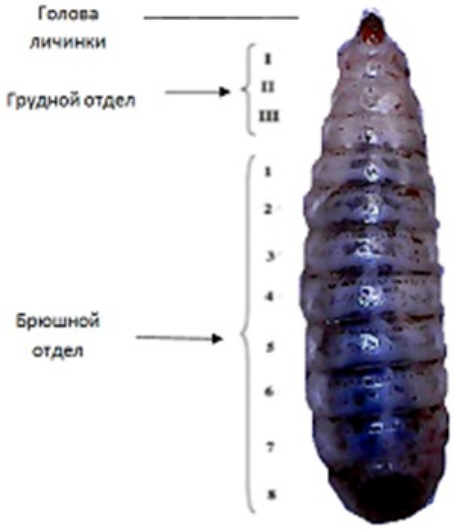


Рис. 1. Анатомическое строение личинки мухи Чёрная львинка (Fernanda, Klaus, Richard, 2015)
Fig. 1. The anatomical structure of the larva Black flies lvink (Fernanda, Klaus, Richard, 2015)

Подробное описание стадий развития мухи приведены в табл. 1. Согласно исследованиям (Fernanda, Klaus, Richard, 2015), первая стадия личинки длится около 15 дней. По цвету личинки бело-желтые, могут достигать размера до 5.0 мм ± 0.5 мм. Во второй стадии продолжительностью 1 дней они увеличиваются в размерах до 12 мм. Третья возрастная стадия (предкуколки) продолжительностью 8 дней достигает размера 19 мм. За данный период личинки изменяют свой цвет до темно-коричневого и по структуре становятся более жесткими. Процесс окукливания длится около 10 дней, после завершения которого взрослая муха выходит из куколки с единственной целью спаривания и откладки яиц.

Таблица 1. Стадии развития мухи Черная львинка (*Hermetia illucens*)

Стадия	Размер (мм)	Цвет	Изображение
Яйцо	0.8–1	Белый/желтый	
Личинка	5–12	Белый/желтый/светло-коричневый	
Предкуколка	19	Темно-коричневый	

Куколка	19	Темно-коричневый	
Взрослая муха	15–20	Черный, частично с белыми голенями и ступнями	

Взрослые особи *Hermetia illucens*, в длину от 15 до 20 мм, имеют слабовыраженный, лижущий ротовой аппарат, предназначенный только для питья, следовательно, насекомое не кусается и не жалит. По цвету мухи черные с дымчато-черными крыльями, очень плотными по структуре и все покрыты мембранами (рис. 2) (Paola et al., 2013). Голова взрослых мух короткая и широкая, глаза широко разведены, независимо от пола насекомого. Усики в два раза длиннее головы (соотношение представлено на рис. 3), представляют собой удлиненные жгутики и имеют длинный концевой сегмент (Sheppard et al., 2002).



Рис. 2. Крыло *Hermetia illucens* (Paola et al., 2013)
Fig. 2. Wing of Hermetia illucens (Paola et al., 2013)

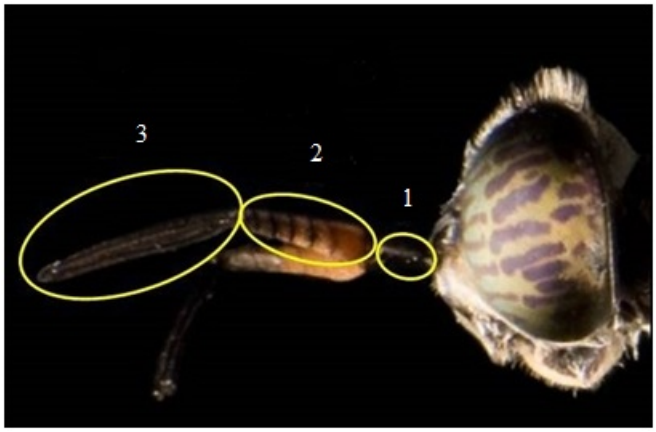
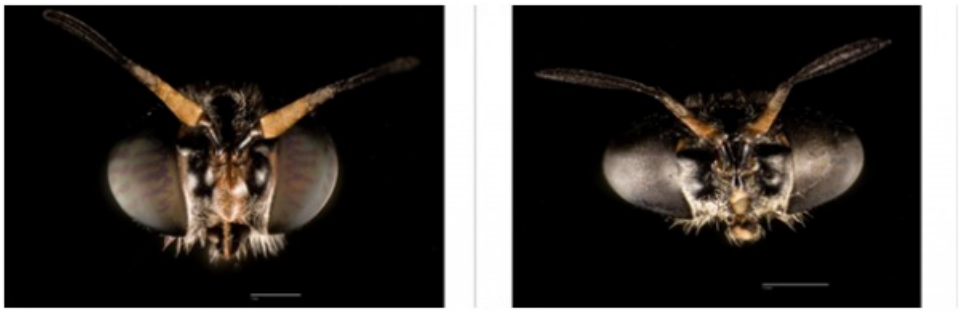


Рис. 3. Строение усиков *Hermetia illucens* (Jonathan Tan). Круги представляют собой пронумерованные части усиков (1 – скейп, 2 – базальная часть флагеллума, 3 – апикальная часть флагеллума)
Fig. 3. The structure of the antennae of Hermetia illucens (Jonathan Tan). Circles are the numbered parts of the antennae (1 – skeyp, 2 – basal part of the flagellum, 3 – apical part of the flagellum)

Для *Hermetia illucens* характерно наличие черт полового диморфизма: размер тела и наличие волосков на лбу и голове (Rozkošný, 1983). Явных половых отличий у вида не наблюдается, хотя самки, как правило, по размеру больше самцов. Однако

необходимо отметить, что размер мух зависит от количества пищи, употребленной личинкой, таким образом, самцы и самки могут быть схожи по биометрическим показателям. Они отличаются большим числом белесых волосков на голове, в основном сосредоточенных в нижней части «лица» (рис. 4a–b). Самцы отличаются более разреженными волосками и их меньшим количеством.



а) Самка мухи Чёрная львинка б) Самец мухи Чёрная львинка

Рис. 4a–b – особенности полового диморфизма взрослых мух *Hermetia illucens* на голове (Jonathan Tan)

a) Female fly Black lvink b) Male fly Black lvink

Fig. 4a–b – Features of sexual dimorphism of adult flies Hermetia illucens on the head (Jonathan Tan)

Естественное распространение вида *Hermetia illucens* характерно для субтропических широт (от 40° с. ш. до 40° ю. ш.) (McCallan, 1974), но в Западной Европе, где климат более мягкий, муха распространяется до $49^{0}55$ с. ш. (Roháček, Hora, 2013). Это страны с преобладающим теплым климатом, где вид разводят в вольерах, расположенных на открытом воздухе. Однако в последнее время активно обсуждаются перспективы разведения мухи и как следствие ее использование в регионах с холодным климатом. Это возможно при создании оптимальных искусственных условий, где вид может нормально функционировать, развиваться и размножаться.

При разведении мухи Черная львинка основные факторы, влияющие на рост, развитие и получение кормовой биомассы, – освещение, влажность, температурный режим, кормовой субстрат, химические факторы, к которым относятся газовый состав воздуха, минеральный состав воды, кислотность, механический и химический состав среды, в которой развивается насекомое, ее воздухопроницаемость и плотность, а также шум, гамма-излучение и электромагнитные колебания (Чернышев, 1996). Несмотря на весь спектр необходимых факторов среды распространения, насекомое отличается неприхотливостью, а ее личинки – всеядностью и способностью развиваться в широких диапазонах температур (20–50 °С) и влажности (40–90 %). Основные параметры, необходимые для разведения насекомого, – для имаго влажность воздуха до 70 %, температура воздуха – около 30 °С, наличие питьевой воды и освещения. Согласно исследованиям, минимальная освещенность, необходимая для спаривания взрослых особей мухи, составляет 70 мкмоль/м^2/с, максимальная – 100 мкмоль/м^2/с (Alvarez, 2012). Для кладки яиц оптимальное значение температуры должно поддерживаться на уровне 27 °С с относительной влажностью окружающей среды 60 %. При таких условиях наблюдается выводимость яиц 80 % и более (Holmes, 2010; Sheppard et al., 2002).

При соблюдении всех необходимых условий окружающей или искусственно созданной среды муха может разводиться в любых географических зонах Земли. Первые исследования по разведению личинок вида в условиях холодного климата проводили в теплице здания биологии при Университете Виндзора, Канада, США. Клетки, где проводили исследования, разместили в теплице, с температурой и относительной влажностью воздуха в пределах 27 °С и 33 °С (оптимальная) и 25 % до 50 % (не является оптимальной, но допустима). Для организации исследования объект

был разделен на операционные зоны (рис. 5).

Реакторное пространство представляет собой территорию, на которой недавно вылупившаяся личинка может развиваться с момента вылупления до своей мигрирующей стадии. Пространство имеет форму прямоугольной призмы, изготовленной из ¾ дюйма фанеры, объем территории 1.0 м^3 (1.82 м Д. х 1.82 м Ш. х 0.305 м В.). Реакторное пространство соединено наклонной поверхностью (пандус/рампа) с инкубатором (место для взрослых особей мух). Пандус построен также из фанеры под углом 40 градусов, и покрыт мембраной BlueSkin для обеспечения водонепроницаемости. Он обеспечивает выход мигрирующим личинкам к собирающемуся желобу (к камере для окукливания) (Alvarez, 2012).

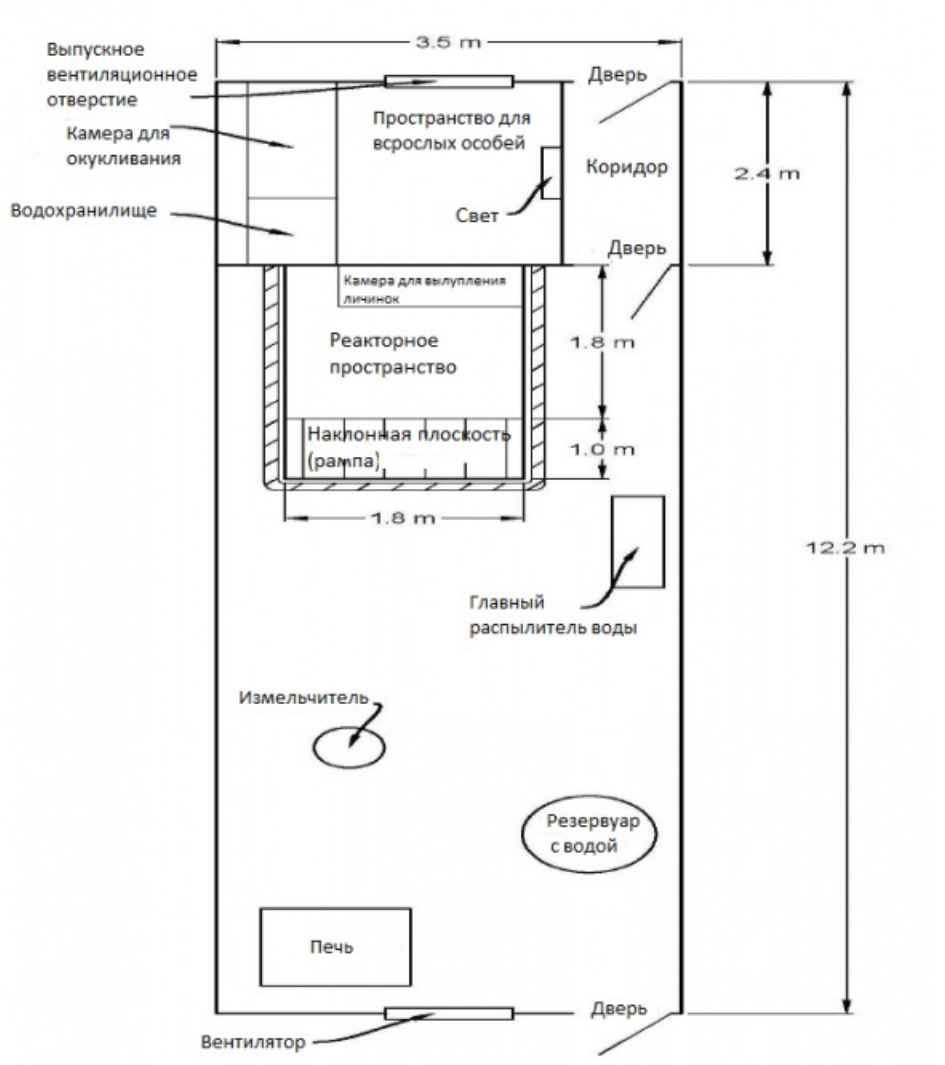


Рис. 5. Схема объекта по производству мухи Черная львинка (при Университете Виндзора, Канада, США)
Fig. 5. Scheme of the construction for the production of flies Black lvink (at the University of Windsor, Canada, USA)

Собирающийся желоб прямоугольной формы (1.82 м Ш. х 0.914 м Д. х 0.457 м В.), изготовлен из фанеры и заполнен щепой (глубина – 0.15 м). В этом месте личинок вместе со щепой собирали, щепу просеивали, самих личинок взвешивали и перемещали в пространство для взрослых насекомых. Пространство для взрослых особей объемом около 14.5 м^3 (2.5 м Ш. х 2.35 м Д. х 2.46 м В.) состоит из четырех стенок, покрытых 0.15 мм пластика с обеих сторон. Для предотвращения кладки яиц в нежелательных местах камеры и сокращения количества бесконтрольной миграции

личинок все швы и стыки камеры были покрыты акрилом (Alvarez, 2012).

С инженерной точки зрения с поведением мух на взрослой стадии жизни сложнее справиться, чем с мухами на стадии личинки. Взрослые особи отличаются повышенной потребностью в питьевой воде, объемным пространством для поиска самки, воздействием света и наличием подходящего места для кладки яиц. Для удовлетворения потребности в воде установлена система распыления, которая распыляет воду по территории пространства и обеспечивает определенный уровень влажности окружающей среды. Для обеспечения потребности в свете, стены и потолок камеры сделаны из полупрозрачного пластика, а для обеспечения оптимального пространства для поиска самки при спаривании (воздушный поиск) большинство территории камеры было пустым.

Инкубатор для разведения взрослых особей мухи построен из дерева в виде треугольной призмы (0.305 м Д. х 1.6 м Ш. х 0.267 м В.). Одна, самая длинная, сторона строения покрыта листом фанеры, а остальные поверхности – просматриваемыми окнами для обеспечения оптимального светового режима (Alvarez, 2012).

В качестве мест для кладки яиц использовали новые пластиковые яичные картриджи. Картриджи сделаны из сравнительно твердого пластикового картона, который разрезали на части размером 0.305 м х 0.003 м х 0.0254 м. Каждый картридж имел два отверстия (5 мм х 3 мм), через которые были вставлены два стальных резьбовых стержня, соединяющие картриджи вместе. После сборки блоков для укладки яиц их устанавливали в инкубатор (Alvarez, 2012).

В отличие от Америки и стран Западной Европы (Голландия, Германия, Италия и др.), где изучением адаптации и разведением мухи Черная львинка в холодном климате занимаются уже несколько десятков лет, в России и странах Восточной Европы данный вопрос мало изучен.

В северных широтах России исследования по разведению и изучению адаптации чёрной львинки проводятся на территории Архангельской области с 2015 г. на базе малого инновационного предприятия ООО «НордТехСад». Исследования направлены на производство биомассы личинок и предкуколок мухи для введения в корма сельскохозяйственным животным и рыбам в качестве белково-энергетического компонента корма, и в том числе для замены рыбной муки. Технологический процесс производства выглядит следующим образом: температура в помещении, где проводятся работы по разведению мух, в течение всего года поддерживается на уровне 26–29 °С. Для содержания имаго используются клетки объемом 0.5 м^3. В каждой клетке находится 3000–3500 особей мух. Длина светового дня составляет 12 часов благодаря светильникам с лампами. В клетке располагается кормушка для имаго, которая представляла собой вискозную губку, пропитанную водой. Питание для мух этого вида не является строго необходимым, однако при его наличии продолжительность жизни насекомого существенно увеличивает.

Для откладки яиц черной львинки использовали соты и картон, установленные на дно клетки, которые располагаются над емкостью с едой. Когда цикл запущен, на дно клетки размещается емкость с куколками мух. Вылупившиеся самцы и самки мухи спариваются в полете, начиная с третьего дня жизни. Первые кладки яиц появляются на третий день с момента выхода первых особей. Самки откладывают яйца в отверстия сот и картона, содержащие от 250 до 1200 штук яиц в ячейке. Продолжительность жизни имаго составляет от 10 до 28 суток.

Яйца вида инкубируются в чашках Петри в сухом картоне при температуре 26 °С и влажности воздуха 80 %. Продолжительность развития яиц мухи черной львинки при указанной температуре составляет трое суток. Яйца третьего дня инкубации помещали в пластиковые контейнеры с питательным субстратом и накрывали мелкоячеистой сеткой. На пятый день субстрат с личинками помещали в контейнеры, где личинки перерабатывали практически любые органические отходы – овощи, мясо, фрукты, остатки пищи из мест общественного питания, причем как свежие, так и испорченные.

Развитие личинок до стадии предкуколки продолжается 2–3 недели в

зависимости от режима питания и температуры. Личинки, завершившие питание, линяют и приобретают темную, почти черную окраску. На этой стадии развития они ищут подходящее место для окукливания. Если субстрат недостаточно влажный, окукливание может произойти в толще субстрата. Если же в субстрат добавить воды, предкуколки вылезают на поверхность в поисках более сухого места для окукливания. Эта биологическая особенность вида может быть использована для отделения их от субстрата.

В процессе выращивания личинок и, как следствие, предкуколок важно следить за хорошей аэрацией, температурой в контейнерах и влажностью субстрата. Предкуколки могут сохранять жизнеспособность до нескольких месяцев при температуре 10–15 °С, а при температуре 26 °С окукливание проходит в течение 6–12 суток. Если плотность личинок возрастает (15–50 шт./см^2), температура субстрата также повышается (до 43 °С). Однако это не приводит к гибели личинок, а, напротив, подавляет значительное число патогенов в субстрате.

Всеядность и питательность обуславливается способностью личинок чёрной львинки поедать без исключения любые твердые органические отходы и в результате накапливать в своем организме комплекс макро- и микроэлементов, процентное содержание которых зависит от диеты питания. В табл. 2 представлен состав и процентное содержание веществ личинок мухи Черная львинка выращенных на помете свиней. Исследования проведены в лабораторных условиях на базе Университета Виндзора, Канада, США.

Таблица 2. Состав личинок *Hermetia illucens*, выращенных на помете свиней (Newton et al., 1977)

Изучаемые показатели	**Процентное содержание веществ, %**
Белки	42.1
Жиры	34.8
Волокно (хитин)	7.0
Влажность	7.9
БЭВ (безазотистые экстрактивные вещества)	1.4
Зола	14.6
Кальций	5.0
Фосфор	1.5

При проведении исследований установлено, что на содержание протеина в личинке не оказывает влияние состав кормового субстрата, в то время как количество жира и золы колеблется в зависимости от типа корма – для жира 20–45 %, для золы 3–20 % (Spranghers et al., 2015). Основной компонент липидов этого насекомого – лауриновая кислота и ее эфиры. Среди идентифицированных глицеридов лауриновой кислоты доминирует моноглицерид, который обладает значительной биологической активностью. Считается, что в организме животных и человека лауриновая кислота, которая содержится в грудном молоке, преобразуется в монолаурин, который является противовирусным, антибактериальным и антипротозойным глицеридом (Elwert et al., 2010; Гончаров, Хамидуллин, 2012). Кислота угнетает и подавляет многие вирусы, включая вирус ВИЧ, вирус кори, клостридий и многих патогенных простейших микроорганизмов.

Аминокислотный состав белка в личинке демонстрирует присутствие широкого спектра аминокислот и относительно высокое содержание лизина. В табл. 3 приведены результаты исследования аминокислотного состава, содержащегося в сухой муке личинок мухи.

Таблица 3. Аминокислотный состав сухой муки личинок *Hermetia illucens*, выращенных на помете свиней (Newton et al., 1977).

Аминокислоты	Процентное содержание, %
Аспарагиновая кислота	4.56
Треонин	0.55
Серин	0.12
Глутаминовая кислота	3.81
Пролин	3.26
Глицин	2.88
Аланин	3.69
Цистин	0.06
Валин	3.41
Метионин	0.86
Изолейцин	1.96
Лейцин	3.53
Тирозин	2.51
Фенилаланин	2.2
Гистидин	1.91
Лизин	3.37
Аргинин	2.24
Триптофан	0.2
Сумма аминокислот	40.12

Незаменимыми аминокислотами богаты корма животного происхождения, поэтому они считаются более полноценными. Из приведенных в табл. 3 данных обращает на себя внимание, что в относительно большом количестве присутствуют незаменимые L-аминокислоты с разветвленной цепью (лейцин, валин и изолейцин), составляя в сумме более 20 % от всех аминокислот. Лейцин и изолейцин необходимы для синтеза белков плазмы крови, тканей, нормального использования аминокислот корма и стимулируют выделение гормона роста. Изолейцин необходим для синтеза гемоглобина, а также регулирует уровень сахара в крови и процессы энергообеспечения. Валин оказывает стимулирующее действие и необходим для метаболизма в мышцах, восстановления поврежденной ткани. Он участвует в синтезе белков и гликогенов. Недостаток валина приводит к потере аппетита, снижению прироста живой массы у молодняка, вызывает глубокие дегенеративные изменения центральной нервной системы, выражающиеся в нарушении координации движений, повышенной возбудимости к внешним раздражителям (Горчакова и др., 2010; Baker et al., 2002).

Проведенные исследования указывают на биологическую активность аминокислот белков мухи Черная львинка и подтверждают необходимость использования личинок в качестве кормовой добавки крупному рогатому скоту и птице. При кормлении животных и птиц кормами с добавлением муки из высушенных личинок иммунная система становится более устойчивой к внешним раздражителям, стимулируется выделение гормона роста, что приводит к приросту организма по массе, а также указанные аминокислоты обеспечивают поддержание нормального обмена азота в организме животных, что приводит к нормализации обмена веществ и повышению иммунитета.

Заключение

Муха Черная львинка – насекомое, вызывающее большой научный и практический интерес. Личинки мухи полезны не только как корм для домашних животных, но и как корм для рыбных ферм и сельскохозяйственных представителей. Личинки способны эффективно перерабатывать органические отходы, в том числе экскременты свиней и птиц, накапливая в своем организме комплекс веществ, процентное содержание которых зависит от диеты питания.

Насекомое не требовательно к внешним факторам, и при минимальных вложениях и небольших усилиях можно добиться значительных успехов в разведении данного вида в районах Крайнего Севера. В Архангельской области в лабораторных условиях уже проводятся работы по созданию опытных партий личинок, усовершенствованию технологий разведения мухи в условиях циркумполярного региона на базе малого инновационного предприятия ООО «НордТехСад» и проведению испытаний на животных при добавлении личинок в качестве кормовой добавки. Заявленные направления исследований обеспечат развитие сельскохозяйственной и пищевой промышленности региона. За счет способности к биоконверсии личинки определят экологическую направленность по улучшению состояния окружающей среды региона и позволят развить ряд направлений в биотехнологии на севере России. Согласно вышеизложенному черная львинка является перспективным объектом исследований, поскольку широко зарекомендовала себя в качестве кормовой добавки сельскохозяйственным животным и аквакультуре, а также вид связан с актуальным направлением экологически безопасной биоутилизации органических отходов, что важно для условий палеарктики и циркумполярного региона.

Библиография

Бастраков А. И., Загоринский А. А., Козлова А. А., Ушакова Н. А. Высокоэффективная биоконверсия органических субстратов личинками Черной львинки (*Hermetia illucens*) // Биотехнология и качество жизни: Международная научно-практическая конференция. Москва, 18–20 марта 2014 г. М., 2014. С. 418–419.

Гончаров А. Т., Хамидуллин Т. Н. Использование монолаурина в кормлении цыплят-бройлеров // Отраслевой научно-производственный журнал «Птица и птицепродукты». 2012. № 3. С. 30–33.

Горчакова Н. А., Гудивок Я. С., Гунина Л. М. и др. Фармакология спорта / Под общ. ред. С. А. Олейника, Л. М. Гуниной, Р. Д. Сейфуллы. Киев, 2010. С. 631–639.

Серебрянский Д. Н. Достоинства и проблемы бизнеса по разведению личинок мух Чёрная львинка (*Hermetia illucens*) . URL: http://www.nasadki.net/index/dostoinstva_i_problemy_biznesa_po_razvedeniju_lichinok_mukh_chernaja_lvinka_hermetiaillucens/0-594.

Ушакова Н. А., Некрасов Р. В. Перспективы использования насекомых в кормлении сельскохозяйственных животных. Биотехнология: состояние и перспективы развития // Материалы VIII Московского международного конгресса / ЗАО «Экспо-биохим-технологии», РХТУ им. Д. И. Менделеева. Москва, 17–20 марта 2015 г. М., 2015. С. 147–149.

Циммер К. Микрокосм: *E. coli* и новая наука о жизни : Пер. с англ. М.: Альпина нон-фикшн, 2013. С. 394.

Чернышев В. Б. Экология насекомых . М.: Изд-во МГУ, 1996. С. 304.

Alvarez L. The Role of Black Soldier Fly, *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae) in Sustainable Waste Management in Northern Climates // Electronic Theses and Dissertations. 2012. P. 402.

Baker D. H., Batal A. B., Parr T. M., Augspurger N. R., Parsons C. M. Ideal ratio (relative to lysine) of tryptophan, threonine, isoleucine, and valine for chicks during the second and third weeks posthatch // Poultry Science. Vol. 81. № 4. 2002. P. 485–494.

Diclaro II J. W., Kaufman P. E. Black soldier fly *Hermetia illucens* Linnaeus (Insecta:

Diptera: Stratiomyidae). EENY-461, Entomology and Nematology Department, Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, 2010. P. 1–3.

Diener S., Zurbrügg C., Tockner K. Bioaccumulation of heavy metals in the black soldier fly, *Hermetia illucens* and effects on its life cycle // Journal of Insects as Food and Feed. 2015. Vol. 1(4). P. 261–270.

Elwert C., Knips J., Katz P. A novel protein source: maggot meal of the black soldier fly (*Hermetia illucens*) in broiler feed // Gierus M., Kluth H., Bulang M. and Kluge H. (Eds.) 11. Tagung Schweine- und Geflügelernährung, November 23–25, 2010, Institut für Agrar- und Ernährungswissenschaften, Universität Halle- Wittenberg, Lutherstadt Wittenberg, Germany, 2010. P. 140–142.

Erickson M. C., Islam M., Sheppard C., Liao J., Doyle M. P. Reduction of Escherichia coli O157:H7 and Salmonella enterica serovar enteritidis in chicken manure by larvae of the black soldier fly // J. Food Prot. 2004. Vol. 67(4). P. 685–690.

Fernanda O., Klaus D., Richard L., Joseph R. O. Assessment of diptera: Stratiomyidae, genus *Hermetia illucens* (l., 1758) using electron microscopy // Journal of entomology and zoology studies. 2015. Vol. 3(5). P. 147–152.

Hattori S. State of research on radiation hormesis by CRIEPI // Am. Nucl. Soc. Trans. 1995. Vol. 73. P. 40–42. See also BELLE Newsletter 3, 1995. P. 1–7.

Holmes L. Role of Abiotic Factors on the Development and Life History of the Black Soldier Fly, *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae) // Masters thesis University of Windsor. ON, Canada, 2010. P. 168.

Józefiak D., Józefiak A., Kierończyk B., Rawski M., Świątkiewicz S., Długosz J., Engberg R.M. Insects – a natural nutrient source for poultry – a review // Annals of Animal Science. 2016. P. 36.

Kroeckel S., Harjes A.-G. E., Roth I., Katz H., Wuertz S., Susenbeth A., Schulz C. When a turbot catches a fly: Evaluation of a pre-pupae meal of the Black Soldier Fly (*Hermetia illucens*) as fish meal substitute – Growth performance and chitin degradation in juvenile turbot (*Psetta maxima*) // Aquaculture. 2012. P. 345–352.

Lalander C., Diener S., Magri M. E., Zurbrügg C., Lindström A., Vinnerås B. Faecal sludge management with the larvae of the black soldier fly (Hermetia illucens) — from a hygiene aspect, 2013. Sci Total Environ 458–460. P. 312–318. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.04.033.

McCallan E. *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae), a cosmopolitan American species long established in Australia and New Zealand // Entomol. Mo. Mag. 1974. Vol. 109. P. 232–234.

Newton G. L., Booram C. V., Baker R. W., Hale O. M. Dried *Hermetia illucens* larvae meal as a supplement for swine // Journal of Animal Science. 1977. Vol. 44 (3). P. 395–400.

Paola G., Anabel M.-S., Santos R. The effects of larval diet on adult life-history traits of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) // Eur. J. Entomol. 2013. Vol. 110(3). P. 461–468. URL: http://www.eje.cz/pdfs/110/3/461/

Papadoyianis E. D. Insects offer a promising solution to the protein bottleneck // Feed Technology Update. 2007. Vol. 2 (6). P. 158.

Roháček J., Hora M. A northernmost European record of the alien black soldier fly *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Stratiomyidae) // Čas. Slez. Muz. Opava (A). 2013. P. 101–106.

Rozkošný R. A Biosystematic Study of the European Stratiomyidae (Diptera): Clitellariinae, Hermediinae, Pachygasterinae and Bibliography (Vol. 2). London: Springer Science & Business Media, 1983. P. 431.

Sheppard D. C., Tomberlin J. K., Joyce J. A., Kiser B. C., Sumner S. M. Rearing methods for the black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) in a colony // Journal of Medical Entomology. 2002. Vol. 39(4). P. 695−698.

Spranghers T., De Clercq P., De Smet S., Sas B., Eeckhout M. Insects in animal feed: Acceptance and its determinants among farmers, agriculture sector stake-holders and citizens // Anim. Feed Sci. Tech. 2015. Vol. 204. P. 72–87.

Stamer A., Wesselss S., Neidigk R., Hoerstgen-Schwark G. Black Soldier Fly (*Hermetia illucens*) larvae-meal as an example for a new feed ingredients' class in aquaculture diets // Rahmann G., Aksoy U. (Eds.). Proceedings of the 4th ISOFAR Scientific Conference. *'Building Organic Bridges',* at the Organic World Congress 2014, 13–15 Oct. Istanbul, Turkey, 2014. P. 1043–1046.

St-Hilliare S. et al. Fish offal recycling by the black soldier fly produces a foodstuff high in omega-3 fatty acids // J. World Aquac. Soc. 2007. Vol. 38(2). P. 309–313.

Tran G., Gnaedinger C., Melin C. Black soldier fly larvae *(Hermetia illucens)*. Feedipedia, a programme by INRA, CIRAD, AFZ and FAO // Last updated on October. 2015. Vol. 20. URL: http://www.feedipedia.org/node/16388.

ADAPTATION AND PROSPECTS OF BREEDING FLIES BLACK LVINK (HERMETIA ILLUCENS) IN CIRCUMPOLAR REGION

ANTONOV Alexandre	*PhD, M.V. Lomonosov Northern (Arctic) Federal University (163002, Russia, Arkhangelsk, Severnaya Dvina emb., 17.), anaximandr2@yandex.ru*
LUTOVINOVAS Erikas	*PhD, Nature Research Centre (Akademijos 2, LT-084 12 Vilnius 21, Lithuania), wohlfahrtia@gmail.com*
IVANOV Gennady Anatol	*LLC "NordTehSad" (164900, Arkhangelsk region, Novodvinsk, Melnikov st., 7), arhsad@yandex.ru*
PASTUKHOVA Nadezhda	*M.V. Lomonosov Northern (Arctic) Federal University (163002, Russia, Arkhangelsk, Severnaya Dvina emb., 17.), hope203@yandex.ru*

Keywords:
Biotechnology, fly Black lvink (Hermetia illucens), adaptation, bioconversion, composition of larvae, fodder additive, breeding process, circumpolar region

Received on:
06 February 2017
Published on:
07 November 2017

Summary: Biotechnology has recently become pervasive, as a prospective branch of science that study the possibilities of using living organisms, systems or products of their vital activity to solve technological problems. American type of fly - the Black lvink (Hermetia illucens) is used as a research object. The species lives in countries with warm climate, but recently the issue of flies breeding in the regions with cold climatic conditions has been actively discussed. Unlike America and countries of Western Europe, in Russia this issue is underexplored. The analysis of literature sources will allow determining the optimal conditions for the growth, development and reproduction of the species in artificially created laboratory conditions. The insect has gained widespread appreciation due to its highly effective bioconversion of various solid organic wastes as well as high nutrition of larvae with the possibility of using them in feeding farm animals and aquaculture. However, this is not the full range of research areas of fly use. The larva of the fly is characterized by the ability to absorb virtually any biowastes. As a result, its body accumulates a complex of substances, the percentage of which depends on the diet. The larva contains about 40% amino acids which produce a favorable effect on the growth and development of farm animals and birds, and confirm the possibility of using dry larvae as a fodder additive. Black lvink causes great scientific and practical interest. Artificial creation of the necessary conditions for the life of the species when studying and adaptation of an insect in cold climate as well as the development of technologies for the development and reproduction of insects in laboratory and industrial conditions will provide fly breeding in circumpolar regions and allow developing a number of biotechnology directions in Arkhangelsk region.

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

УДК 574:575.8

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ОБ АКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ, ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ И СПОСОБАХ ОЦЕНКИ В ЭКОСИСТЕМАХ

САВИНОВ Александр Борисович — *кандидат биологических наук, Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, ННГУ, корп. 1, кафедра экологии), sabcor@mail.ru*

НИКИТИН Юрий Дмитриевич — *Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, ННГУ, корп. 1, кафедра экологии), yuriy156@rambler.ru*

Ключевые слова:
активность растений, фитоценоз, фены, адаптивные стратегии

Рецензент:
Н. В. Василевская

Получена:
29 декабря 2016 года
Подписана к печати:
09 ноября 2017 года

Аннотация. При изучении активности видов в фитоценозах используется три методологических подхода: статусный, ценотипический и эргонтический. Последний подход предложен впервые и основан на том, что активность растительных организмов данного вида рассматривается как совокупность взаимодействий указанных организмов между собой, с другими видами организмов и абиотическими компонентами экосистем. Это взаимодействие по существу отражает скорость аккумуляции и генерирования вещества, энергии и информации растительными организмами. Для расчета активности видов растений в этом аспекте предложены соответствующие формулы. При сравнении статусного, ценотипического и эргонтического подходов высказано положение о том, что указанные подходы могут взаимно дополнять друг друга.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

На большую роль различных форм активности (реактивности) организмов, их группировок и сообществ в организации, функционировании и развитии экосистем и биосферы указывают современные исследования (Васильев, 2005; Biosphere…, 2008; Чайковский, 2008; Иорданский, 2011; Grime, Pierce, 2012; Левченко, 2012; Проблемы…, 2013; Савинов, 2016б). В том числе показано, что растения как важнейшие продуценты характеризуются специфичными вещественными, энергетическими и информационными взаимодействиями с разнообразными абиотическими и биотическими факторами экосистем (Каратыгин, 1993; Photosynthesis…, 1996; Gurevitch et al., 2002; Тихонович, Проворов, 2009; Савинов, 2012). Это многообразие связей и взаимодействий отражается в размерах и географическом положении ареалов растений, обилии их групп, степени и формах внутривидовой дифференциации (Жизнь растений, 1974; Gurevitch et al., 2002). Одни группы растений, биологически

прогрессируя, активно распространяются, увеличивают численность и усиливают адаптивную радиацию, представители же других групп, напротив, оказываются менее активными в освоении новых биотопов, поддержании численности, внутривидовой дифференциации, регрессируют, нередко оказываясь на грани исчезновения, или вымирают (Мелихова, 2014).

Важную роль таких градаций активности видов растений в формировании фитоценозов исследователи стали осознавать постепенно.

Так, еще в 30-х годах прошлого века Л. Г. Раменский (1971) отметил (тезисно), что виды растений разных семейств активно и конвергентно осуществляют в фитоценозах специализацию, приводящую к формированию трех ценотипов: 1) виоленты (силовики), являющиеся, как правило, эдификаторами в мезофильных биотопах, энергично развивающиеся и захватывающие территорию, подавляющие полнотой использования ресурсов среды другие виды растений; 2) патиенты (выносливцы), успех которых в борьбе за существование достигается не энергией жизнедеятельности, а выносливостью к неблагоприятным условиям биотопов (засолению, закислению почвы, аридности климата и т. п.); 3) эксплеренты (выполняющие), не обладающие качествами виолентов и патиентов, но способные очень быстро временно захватывать появляющиеся (пионерные) биотопы, еще не занятые виолентами или освобожденные от них естественным или искусственным путем. Л. Г. Раменский (1971) отметил, что предложенная им классификация ценотипов растений весьма условна, поскольку большинство растений совмещают признаки разных ценотипов, являются переходными формами или проявляют изменчивость метаболизма в разных биотопах. Впоследствии Т. А. Работнов (1974, с. 208) предложил расширить классификацию ценотипов Л. Г. Раменского и дополнил ее новыми группами (субвиолентами, субпатиентами, флюктуационными и сукцессионными эксплерентами).

Однако в дальнейшем ценотипическая концепция Л. Г. Раменского отечественными фитоценологами мало использовалась и не получила широкого освещения в отечественной и зарубежной литературе. Вследствие этого, независимо от Л. Г. Раменского, английским фитоценологом Дж. Граймом (Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012) в 70-х годах прошлого века была предложена и развивается до сих пор теория адаптивных (экологических) стратегий растений, аналогичная ценотипической концепции Раменского, что отметил и сам Дж. Грайм (Grime, Pierce, 2012). Как и Л. Г. Раменский, Дж. Грайм (Grime, 1974) выделил те же самые функциональные группы растений (в соответствии с их адаптивными стратегиями), хотя неудачно (Работнов, 1985) назвал их: 1) конкуренты (C), 2) стресс-толеранты (S) и 3) рудералы (R). В связи с этим зарубежными фитоценологами и рядом отечественных ученых исследования адаптивных стратегий растений ведутся в рамках CSR-теории Грайма (Миркин и др., 1999; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001; Franzaring et al., 2007; Pierce et al., 2007, 2013, 2014, 2017; Kosakivska, 2008; Иванова, Юмагулова, 2009; Бетехтина, Веселкин, 2011; Магомедмирзаев и др., 2013; Сибгатуллина, Валеева, 2013; Магомедмирзаев, Гусейнова, 2015; Li, Shipley, 2017). При этом важно, что и выделяемые ценотические (ценобиотические) типы по Раменскому, и соответствующие им основные типы стратегии по Грайму характеризуют взаимоотношения между видами растений в соответствующих биотопах (Работнов, 1985), и этот подход в фитоценологии можно условно назвать ценотипическим.

В 60-х годах прошлого века Б. А. Юрцевым (1966, 1968) была сформулирована концепция об активности видов растений как мере их преуспевания в соответствующих ландшафтно-климатических условиях, как мере их фитоценотической значимости. Подход, сформировавшийся на основе указанной концепции, можно условно назвать статусным (от лат. status – положение, состояние). Статусный подход обусловил спектр исследований, при выполнении которых с помощью ряда сходных методов был получен массив данных по активности видов растений в различных наземных и водных экосистемах (Дидух, 1982; Свириденко, 2000; Налимова, 2006; Чепинога, Росбах, 2008; Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др.,

2014; Панкова, 2014). По мнению исследователей, эти данные позволили глубже отразить структуру фитоценозов, оценить их устойчивость к воздействию негативных природных и антропогенных экологических факторов, а также прогнозировать динамику структурно-функциональных параметров сообществ (Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др., 2014). Параллельно проводятся исследования ценотической активности кормовых трав в агроэкосистемах (Рыженко, 2012; Минвалиев, Павлова, 2015), развиваются представления о неоднородности (квантованности) растительного покрова (Ипатов, 2016; Лебедева и др., 2016), не связанные со статусным подходом, но близкие к нему.

Иной подход, который условно можно обозначить как эргонтический (от греч. ergon – действие, работа), предложен и развивается нами (Савинов, 2015а, б, 2016а, б; Савинов, Никитин, 2016). Он основан на определении активности прежде всего как интенсивности (скорости) взаимодействия биологической системы с другими внешними биотическими и абиотическими системами в вещественном, энергетическом и информационном аспектах. Формализация этого определения позволила разработать и начать апробировать метод количественной оценки активности групп растений и животных на популяционном уровне (Савинов, 2015а, 2016а, б; Савинов, Никитин, 2016). Представляется, что предложенный метод позволяет вести в новом аспекте теоретические и прикладные исследования, в частности в плане биоиндикации и биомониторинга экосистем (Савинов, Никитин, 2016), а также в области эволюционной экологии (Савинов, 2015б, 2016а, б).

Целью данной статьи является сравнительный анализ ценотипического, статусного и эргонтического подходов к оценке активности растений как особого экологического фактора в фитоценозах и экосистемах.

Аналитический обзор

Теория экологических стратегий растений Раменского – Грайма (ценотипический подход)

Выделенные Л. Г. Раменским (1971) ценотипы (виоленты – силовики, патиенты – выносливцы, эксплеренты – выполняющие) «по существу характеризуют три основных направления приспособления растений, возникших в процессе их сопряженной эволюции при совместном произрастании и в процессе формирования фитоценозов (фитоценогенеза)» (Работнов, 1985, с. 3). При этом Л. Г. Раменский (1971, с. 232) специально отметил, что выделенные им основные ценобиологические типы – результат схематизации, поскольку, во-первых, «в действительности большинство растений имеет характеристику переходную или смешанную, совмещающую черты двух типов», во-вторых, ценотипы видов растений могут меняться в различных биотопах. Поэтому «в большинстве растительных группировок имеются виды, приближающиеся по своим свойствам к трем намеченным типам: силовиков, выносливцев и выполняющих; их соотношение отражает условия среды и внутренний ценобиотический строй группировки» (Раменский, 1971, с. 232).

К аналогичным выводам пришел и Дж. Грайм (Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al., 1988) и потому, кроме выделенных им типов конкурентов (C), стресс-толерантов (S) и рудералов (R), дополнительно указал возникающие в зависимости от биотопических условий промежуточные типы (CR, SC, RS, CSR), неудачно назвав их типами вторичной стратегии (Работнов, 1985). В действительности же, как отметил Т. А. Работнов (1985), во-первых, следует говорить о патиентности и виолентности как естественных качествах растений, поскольку, например, патиентность является универсальным свойством растений, в частности, виоленты в градиенте условий произрастания нередко переходят в патиентное состояние, также патиентами они являются в составе сомкнутых фитоценозов в начальный период онтогенеза и иногда в фазе старения. Во-вторых, по мнению Т. А. Работнова (1985, с. 8), «эксплеренты целесообразно трактовать несколько шире, чем это принято Л. Г. Раменским и Граймом, включив в этот тип стратегии растения, способные быстро и положительно реагировать на ослабление конкуренции не только в результате различных форм нарушения

растительности». Тогда эксплерентами являются и весенние эфемероиды некоторых типов листопадных лесов в период ослабления конкуренции со стороны деревьев-виолентов (Работнов, 1985). В-третьих, Т. А. Работнов (1985) предположил, что помимо трех основных типов стратегии по Раменскому – Грайму следует выделить четвертый тип пионерных растений, свойственных первым этапам первичных сукцессий, а также пятый тип, отмеченный Р. Уиттекером (1980) в отношении некоторых растений (пустынных однолетников, однолетних луговых и степных вик), развивающихся лишь эпизодически, при наступлении благоприятных условий для них (при прорастании их семян, годами покоящихся в почве, после ее обильного увлажнения атмосферными осадками).

Т. А. Работнов (1974, с. 208) указал, что «в понятие ценотипов следует вкладывать динамическое содержание», поскольку они являются группами видов растений «со сходным изменением их ценотической значимости в зависимости от условий произрастания или особенностей их жизненного цикла». Исходя из этого, Т. А. Работнов (1974, с. 208) предложил расширенную классификацию ценотипов, выделив наряду с виолентами, патиентами и эксплерентами дополнительно новые группы: субвиоленты – «многолетние растения, способные в благоприятных условиях создавать монодоминантные сообщества, но недостаточно конкурентоспособные»; субпатиенты – виды, сходные с патиентами в отношении биотопов, способные создавать монодоминантные сообщества, но иногда лишь на короткий срок; флюктуационные эксплеренты – многолетние (реже – малолетние) растения, принимающие малое участие в формировании фитоценозов, но способные быстро и резко положительно реагировать на ослабление конкуренции и недолго доминировать при массовом отмирании или ослаблении доминантов; сукцессионные эксплеренты – растения, длительно доминирующие при непрерывном воздействии фактора, вызвавшего нарушение прежнего фитоценоза.

В процессе непрерывного взаимодействия видов растений с биотическими и абиотическими факторами внешней среды происходит фитоценогенез – коадаптация данных видов, в результате чего исторически формируются фитоценозы (Работнов, 1985). В соответствии с этим под «стратегией вида» Т. А. Работнов (1975, 1985) предложил понимать совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность совместно обитать с другими организмами и занимать определенное положение в биоценозе. Все это позволяет говорить о взаимосвязи между представлениями о ценотипах Раменского – Работнова (Раменский, 1971; Работнов, 1975, 1985) и адаптивными стратегиями Раменского – Грайма (Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012), статусным (Юрцев, 1966, 1968) и эргонтическим (Савинов, 2015а, 2016а, б, 2017) подходами к оценке активности растений в экосистемах.

В теории экологических стратегий не используется понятие «активность растений», но при расчетах по системе Раменского – Грайма (CSR-теории) обычно применяется комплекс показателей, характеризующих энергию жизнедеятельности видов растений разных семейств, степень и скорость освоения ими ресурсов экосистемной среды в сравнении с конкурентами (Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012; Работнов, 1985; Миркин и др., 1999; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001; Усманов и др., 2001; Franzaring et al., 2007; Pierce et al., 2007, 2013, 2014, 2017; Kosakivska, 2008; Иванова, Юмагулова, 2009; Магомедмирзаев и др., 2013; Сибгатуллина, Валеева, 2013; Магомедмирзаев, Гусейнова, 2015; Li, Shipley, 2017); наряду с этим предпринимаются попытки связать типы экологических стратегий со способностью растений к микоризообразованию и его интенсивностью (Grime et al., 1988; Cornelissen et al., 2001; Бетехтина, Веселкин, 2011).

Дж. Грайм (Grime, 1979; Grime et al., 1988) при выделении типов экологических стратегий использовал известный продукционный показатель – относительную скорость роста растений (RGR) и морфологический индекс (M):

$$RGR = (lnW_2 - lnW_1) / (t_2 - t_1), \quad (4)$$

$$M = (a + b + c) / 2, \quad (5)$$

где RGR – относительная скорость роста (relative growth rate) (г/г · сут), W_2, W_1 – сухая масса растения (г), A_1, A_2 – площадь листьев ($см^2$) в моменты времени t_1 и t_2 соответственно; a – максимальная высота растения, b – величина горизонтального разрастания растения и c – максимальная величина опада (в баллах).

Впоследствии для установления адаптивных стратегий стали использовать отношение суммарной площади листьев к массе растения – LAR (leaf area ratio) ($см^2$/г), скорость чистой ассимиляции единицы листовой поверхности – NAR (net assimilation rate) (г/$см^2$ · сут), а также составляющие LAR (Пьянков, Иванов, 2000; Craine, 2005, 2007; Carlyle, Fraser, 2006; Franzaring et al., 2007; Иванова, Юмагулова, 2009; Cerabolini et al., 2010; Pierce et al., 2013, 2014, 2017):

$$RGR = NAR \times LAR, \quad (6)$$

$$LAR = SLA \times LMR, \quad (7)$$

где SLA – площадь единицы массы листа ($мм^2$/мг), LMR – листовой индекс (отношение биомассы листьев к общей биомассе растения, мг/мг) (Angert et al., 2007).

Однако указанные функциональные показатели не всегда однозначно указывают на принадлежность данного вида растений к группе с той или иной экологической стратегией. Например, у 35 видов дикорастущих растений разных стратегий (C, S, R) в условиях бореальной зоны Среднего Урала не было обнаружено значимых различий по LAR и SLA, а R-стратеги не имели существенных отличий по LMR от C- и S-стратегов (Пьянков, Иванов, 2000). Показано также, что в сообществе верхового болота в условиях западно-сибирской тайги разнонаправленно изменялись функциональные параметры R-, C- и S-стратегов: величины интенсивности транспирации листьев увеличивались в ряду R→C→S, интенсивности фотосинтеза – в ряду S→C→R, интенсивности дыхания – в ряду C→R→S (Иванова, Юмагулова, 2009).

Несомненно, у того или иного вида растения тип основной экологической стратегии генетически запрограммирован, хотя и может меняться в онтогенезе; при этом функциональные и морфологические параметры колеблются в пределах нормы реакции, отражая виолентность, патиентность и эксплерентность, проявляющиеся в соответствующих экологических условиях у всех видов растений, но в разной степени (Работнов, 1985; Пьянков и др., 2001; Усманов и др., 2001). Показано, что тип экологической стратегии связан с направленностью метаболических процессов у растений, особенностями их химического состава (Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001), степенью микоризации (Бетехтина, Веселкин, 2011). Имеющиеся данные (Работнов, 1985; Pierce et al., 2017) позволяют полагать, что тип определенной экологической стратегии конвергентно сформировался в ходе адаптациогенеза у растений разных семейств в пределах соответствующих природно-климатических зон, экосистем и биомов. Несомненно, благодаря разным типам экологических стратегий (C, S, R, CR, SC, RS, CSR) наземных и водных растений формируются адекватные биотопам биоценозы, происходят сукцессии экосистем.

Можно согласиться с мнениями о том, что хотя теория Раменского – Грайма подвергается критике (Craine, 2005, 2007; Grime, 2007; Tilman, 2007), предельно обобщенно характеризует направления адаптациогенеза растений и способы этой адаптации, но указанная теория открыта для дополнения новыми положениями и данными, вследствие чего обладает операциональной и прогностической ценностью (Работнов, 1985; Миркин и др., 1999; Бетехтина, Веселкин, 2011). В отличие от статусного (Юрцев, 1966, 1968) и эргонтического подходов (Савинов, 2015а, б, 2016а, б, 2017), теория экологических стратегий Раменского – Грайма не оперирует понятием «активность» и не ставит задачи количественного определения активности растений, но вопросы адаптации, разрабатываемые в теории экологических стратегий, напрямую связаны с аспектами активности ценопопуляций и видов.

Статусный подход к оценке активности растений в экосистемах

Основоположник статусного подхода Б. А. Юрцев (1966, с. 5) предложил активными видами растений считать «преуспевающий элемент флоры, противостоящий реликтовым ее элементам»; при этом Б. А. Юрцев полагал, что

«эколого-биологические свойства активных видов соответствуют общей ландшафтно-климатической обстановке данной территории, и это находит свое выражение в повышенной численности таких видов, значительной широте их экологической амплитуды, более равномерном распределении их по территории, – то есть в более интенсивном освоении этими видами данного ландшафта». Впоследствии Б. А. Юрцев (1968) увеличил число критериев активных видов и конкретизировал высказанные положения. В частности, исследуя фитоценозы высокогорий северо-востока Сибири (Юрцев, 1968), он учитывал, что активность вида в пределах ландшафта тем выше, во-первых, чем больше экологическая амплитуда вида (т. е. чем больше разнообразие заселенных им экотопов); во-вторых, чем равномернее вид распределен по территории и, в-третьих, чем выше общий уровень численности вида в занимаемых им экотопах. На основании соотношений этих показателей Б. А. Юрцев в фитоценозах выделял 5 ступеней активности видов растений: 1) особо активные (I ступень активности), 2) высокоактивные (II ступень), 3) среднеактивные (III ступень), 4) малоактивные (IV ступень), 5) неактивные (V ступень). Но поскольку у видов одной и той же ступени активности соотношение широты экологической амплитуды, равномерности распределения по территории и уровня численности может быть неодинаковым, то виды каждой ступени, в свою очередь, были подразделены на подгруппы (табл. 1). Наряду с этими критериями Б. А. Юрцев (1968) предлагал по возможности определять дополнительные важные характеристики активности вида: его жизненность в основных экотопах, фенотипический (в том числе возрастной) и генотипический составы ценопопуляций; но полагал, что эти характеристики можно оценить только при длительных стационарных исследованиях.

В отношении растений наземных экосистем в настоящее время используются различные модификации метода Б. А. Юрцева в форме степенных (балльных) измерений внутриландшафтной (парциальной) активности видов (Налимова, 2003, 2006; Чепинога, Росбах, 2008; Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др., 2014). Одна из модификаций метода представлена в табл. 2.

Таблица 1. Критерии выделения ступеней (степеней) активности видов растений (по Юрцеву, 1968)

Группы видов по характерному для них уровню численности	Виды									
							стенотопные			
	ЭТ		ГЭТ		ГСТ		обычных экотопов		редких экотопов	
	ПМ	СП	ПМ	СП	ПМ	СП	П	М	П	М
Массовые	Ia	Iб	IIa	IIб	IIIa	IVa	IIIб	IVб	IVв	Va
Малочисленные	IIв	IIг	IIIв	IIIг	IIIд	IVг	IIIе	Vб	Vв	Vг
Единично встречающиеся	IIIж	IVд	IVe	Vд	IVж	Ve	IVз	Vж	Vз	Vи

Примечание. ЭТ – эвритопные, ГЭТ – гемиэвритопные, ГСТ – гемистенотопные, ПМ – повсеместные, СП – спорадические, П – постоянные, М – малопостоянные, I – особо активные, II – высокоактивные, III – среднеактивные, IV – малоактивные, V – неактивные.

Таблица 2. Количественные критерии степеней активности видов растений (по Налимовой, 2003, 2006, с коррекциями)

Степени активности	Показатели активности, в долях		
	амплитуда экологического пространства	встречаемость	обилие

Высокая (I)	>0.4	>0.4	0.3–1.0
Средняя (II)	0.2–0.4	0.2–0.4	0.04
Низкая (III)	0.1–0.2	0.1–0.2	0.03
Очень низкая (IV)	<0.1	<0.1	0.01

С помощью этой и аналогичных методик (Бабич, Ушакова, 2012; Коновалова и др., 2014) были получены данные, показывающие сходство в соотношении долей активных и неактивных видов растений для фитоценозов разных типов наземных и водных экосистем. В частности, в луговых фитоценозах заповедника «Присурский» (Чувашская Республика) 68.2–97.1 % видов растений характеризовались низкой активностью, из них до 60 % видов – очень низкой активностью; средней активностью обладали 2.9–31.8 % видов и только 6 % – высокой активностью (Налимова, 2006). В лесных питомниках южнотаежной зоны Вологодской области сорные растения также представлены преимущественно неактивными стенотопными (56.8 %) и малоактивными гемиэвритопными, гемистенотопными и стенотопными (30.9 %) видами, а среднеактивные, высокоактивные и особоактивные виды составляют 5.6, 4.2 и 2.5 % соответственно (Бабич, Ушакова, 2012). При этом видами, проявляющими наибольшую ценотическую активность на полях питомников, являются типичные убиквисты: *Achillea millefolium* L., *Chenopodium album* L., *Elytrigia repens* L., *Rumex acetosella* L., *Taraxacum officinale* Wigg. Сходная ситуация отмечена и в фитоценозах лесных питомников Архангельской области (Коновалова и др., 2014). При этом соотношение групп видов с разной активностью рассматривается как отражение структуры фитоценозов.

Развивая идеи Б. А. Юрцева (1966, 1968), Я. П. Дидух (1982) предложил рассматривать активность вида в нескольких аспектах: 1) региональном, 2) временном, 3) фитоценотическом и 4) локальном. Этот подход был апробирован при изучении фитоценозов Ялтинского заповедника (Дидух, 1982). В частности, при изучении активности видов в первом аспекте выявлялись видовые оптимумы и тенденции (прогнозы) изменения видовых ареалов. При этом были выделены категории экспансивных, преуспевающих, угасающих и реликтовых видов растений. Изучение активности видов во временном аспекте позволило определить период оптимума (максимума, минимума) активности, изменений ее в различные исторические периоды, что помогает изучению активности в первом, региональном аспекте. Исследованиями активности видов в фитоценотическом аспекте выявлялась, во-первых, приуроченность оптимума активности к определенному синтаксону (или флороценотическому комплексу) и, во-вторых, изменения активности в других синтаксонах (или флороценотических комплексах) данного региона. Изучение активности видов в локальном аспекте позволило определить степень активности видов на небольших (меньше площади элементарной флоры) территориях, включающих только те ценозы, в которых встречался данный вид.

Наряду с расширением спектра показателей активности видов растений на базе методологии Б. А. Юрцева предлагались и упрощенные методики. Например, Л. И. Малышев (1973) считал, что для оценки активности (A) вида растения достаточно интегрального выражения лишь его встречаемости (F) и обилия (D):

$$A = (F \cdot D)^{1/2} \qquad (1)$$

Б. Ф. Свириденко (2000) парциальную активность (ПА) в отношении видов гидромакрофитов также по существу рассматривает как функцию двух переменных величин – встречаемости и обилия в пределах одного класса экотопов и определяет активность так:

$$ПА = (ПП / 100\ \%) \cdot (В / 100\ \%), \qquad (2)$$

где ПП – среднее проективное покрытие вида в популяциях (в %), В – экотопическая встречаемость популяций (%). При этом максимальная величина парциальной активности может быть равна 1 (при ПП = 100 %, В = 100 %), но ее реальные значения всегда ниже.

По предложению Б. Ф. Свириденко (2000), виды растений, у которых ПА < 0.01, следует считать неактивными, с величинами ПА > 0.01 – активными с подразделением на высокоактивные (ПА > 0.10), среднеактивные (0.05 < ПА < 0.10) и низкоактивные (0.01 < ПА < 0.05) виды.

В соответствии с этой методикой, например, в водоемах Северного Казахстана высокоактивными (ПА > 0.10) являются виды-убиквисты: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (ПА = 0.46–0.54), *Potamogeton pectinatus* L. (ПА = 0.18–0.35), *Typha angustifolia* L. (ПА = 0.15–0.20); низкоактивными (0.01 < ПА < 0.05) – *Potamogeton pusillus* L. (ПА = 0.01–0.04), *Eleocharis palustris* (L.) R. Br (ПА = 0.01–0.04); неактивными (ПА < 0.01) – *Chara kirghisorum Lessing emend. Hollerbach* (вид редкий и типичный олиготрофный, олигосапробный представитель), *Elodea canadensis* Michx. (инвазионный вид, но еще относительно слабо распространившийся по водоемам Казахстана); при этом доля активных видов в экосистемах невелика – 18–28 % (Свириденко, 2000; Свириденко и др., 2013). Аналогичное распределение активных и неактивных видов гидромакрофитов наблюдается и в водоемах европейской части России: здесь во флоре доля активных видов составляет всего 4–7 %, а неактивных – 56–66% (Панкова, 2014), хотя в группу активных входят другие виды растений: *Carex acuta* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Potamogeton natans* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium erectum* L. (Панкова, 2014). Активные виды как убиквисты нередко создают до 95 % общей биомассы макрофитов в лимносистемах (Грищенкова, Власов, 2008).

Проводятся методологически сходные исследования прикладного характера (но не связанные с теорией Б. А. Юрцева) в отношении ценотической активности кормовых трав в агроэкосистемах (Рыженко, 2012; Минвалиев, Павлова, 2015). В частности, изучаются конкурентные взаимоотношения (ценотическая активность) злаковых и бобовых трав в составе различных травосмесей и при разных уровнях минерального питания (с целью разработки технологий повышения урожайности травосмесей и качества их биомассы). При этом установлено, что ценотическая активность изучаемых видов многолетних злаковых и бобовых трав (доля каждого вида в составе агрофитоценозов) нестабильна и зависит от влияния многих экологических факторов: 1) фона минерального питания, 2) стадии вегетации, 3) видового состава травосмесей, 4) климатических условий года, 5) долголетия, темпа развития и отавности компонентов травосмеси (Минвалиев, Павлова, 2015).

Ко всем рассмотренным работам (с термином «активность») примыкают исследования неоднородности растительного покрова (Ипатов, 2016; Лебедева и др., 2016), не основанные на концепции статусного подхода, но методологически близкие к нему. В данном случае изучается многолетняя динамика видовой неоднородности (квантованности) фитоценозов с использованием коэффициента участия вида (КУ). Этот коэффициент определяется либо по массе вида в процентах от общей массы растений на учетной площади, либо по доле проективного покрытия вида ($ПП_{вида}$) в общем проективном покрытии видов ($ПП_{видов}$) фитоценоза:

$$КУ = (ПП_{вида} / \sum ПП_{видов}) \cdot 100\ \%. \qquad (3)$$

Исследования с вычислением коэффициента участия (КУ) показали, что в одних фитоценозах сохраняется многолетнее доминирование некоторых видов растений на фоне большинства слабо представленных видов; в других же сообществах в отдельные годы или под влиянием микрорельефной неоднородности виды-доминанты значительно снижают КУ (Ипатов, 2016; Лебедева и др., 2016).

Эргонтический подход к оценке активности растений в экосистемах

Этот подход основан на предложенном нами определении: активность материальной системы, в том числе живой, есть характер и интенсивность ее

взаимодействия с окружающей средой (т. е. с другими системами) в единицу времени, и чем сильнее и разнообразнее взаимодействует система с окружающей средой (другими системами), тем она активнее (Савинов, 2015а, 2016а, б). В отношении адаптирующихся, живых систем, это взаимодействие, т. е. активность (А), по существу отражает скорость аккумуляции или генерирования вещества, энергии и информации адаптирующейся системой, например биосистемой организменного, популяционного или биоценотического уровней (Савинов, 2015а):

$$A = M / t \quad (8), \qquad A = Q / t \quad (9), \qquad A = H / t \quad (10),$$

где M – масса потребленного и/или синтезированного вещества (г), Q – количество потребленной и/или выделенной энергии (Дж), H – количество информации (бит), экзогенно полученное или эндогенно созданное биосистемой (ее структурно-функциональным матриксом) за единицу времени t (например, в секунду).

В физиологическом и экологическом аспектах жизнедеятельность растений традиционно характеризуется скоростью аккумуляции или продукции вещества или энергии (Angert et al., 2007; Susiluoto, Berninger, 2007). Таковыми «скоростными» показателями являются, например, 1) интенсивность фотосинтеза, выражаемая в мг поглощенного CO_2, отнесенного к единице площади (дм^2) листьев растения в единицу времени (мин, час); 2) продуктивность растений, определяемая количеством произведенного ими вещества (энергии) на единицу площади листьев в единицу времени (г/м^2 ·сутки, ккал/м^2 ·сутки). Очевидно, эти и подобные показатели характеризуют активность растений, однако в силу специфики они не будут сопоставимы с характеристиками активности других членов биоценоза – консументов и редуцентов, что затруднит исследования экосистем в новом аспекте. Если же попытаться выражать активность, в частности, как скорость информационного взаимодействия биосистем с окружающей средой, то указанных выше ограничений не возникает, и можно использовать универсальные единицы информации (бит, байт).

В предложенной формуле (10) величина H определяется известной формулой Шеннона, ей принято выражать количество информации, накопленное или генерируемое биосистемами организменного и надорганизменного уровней (Емельянов, 1994; Алимов и др., 2013):

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i \quad (11).$$

В формуле (11) p_i есть частота какого-либо события; например, для исследований активности растений мы использовали: а) частоту проявления (доли) в ценопопуляции дискретных фенотипических признаков – фенов, б) доли (частоты) химических элементов, аккумулированных в растениях разных видов, в) частоты посещения насекомыми-опылителями видов энтомофильных растений. При перечисленных формализациях для растительных организмов будут определены разные формы (составляющие) активности: условно 1) морфогенетической активности (при использовании частот параметров фенотипической изменчивости), 2) аккумулятивной активности (например, на основе соотношения величин долей аккумуляции разных металлов), 3) консортивной (в частности, энтомофильной активности, при учете частот взаимодействия видов растений с видами антофильных насекомых) и т. п. При возможности определения нескольких подобных форм активности для одного и того же вида растения эти формы можно интегрировать в показатель обобщенной активности (A_d) по формуле (Савинов, 2017):

$$A_d = (A_1 \cdot A_2 \cdot \ldots \cdot A_n)^{1/n} \quad (12)$$

Очевидно, приоритет в определении той или иной формы активности будет обусловлен, например, задачами, объектами экологического исследования и возможностями исследователя.

Важно отметить, что, с одной стороны, известна взаимосвязь энергетических и массовых характеристик биосистем организменного и популяционного уровней (Большаков и др., 1998). С другой стороны, потоки энергии через указанные системы взаимосвязаны с потоками информации через них (Алимов и др., 2013). Количество

этой информации является мерой организованности систем (Винер, 1958; Камшилов, 1970; Емельянов, 1994): выше организованные системы содержат больше информации, и наоборот. В свою очередь количество заключенной в системе информации адекватно разнообразию (неоднородности) элементов системы (Камшилов, 1970). Информационно значимые исследования фенотипического разнообразия на популяционном уровне актуальны и перспективны (Емельянов, 1994; Васильев, 2005). Учитывая это, мы в своих работах (Савинов, 2016а,б; Савинов, Никитин, 2016) использовали формулу (10), выражающую скорость информационного взаимодействия биосистемы популяционного уровня со средой обитания (Савинов, 2015а, 2016а, б).

Примеры использования эргонтического подхода

Апробирование эргонтического подхода проведено нами с использованием формулы (10) на основе собственных и литературных данных.

Определение морфогенетической активности растений

Были использованы многолетние данные о частотах встречаемости (долях) фенов листьев в ценопопуляциях сныти *Aegopodium podagraria* L. и подорожника *Plantago major* L. (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016) из городских парковых зон, служащих полигонами для наших регулярных биоиндикационных исследований (Савинов и др., 2007; Савинов и др., 2015) (рис.). Указанные ценопопуляции произрастали в 4 биотопах с разными уровнями токсической нагрузки (Безель и др., 1998) на почвы, загрязняемые тяжелыми металлами (ТМ): свинцом, цинком, медью и хромом. В частности, для биотопов № 1–4 (табл. 3) токсическая нагрузка составляла 3.42; 2.16; 1.94; 1.00 (условный контроль) относительных единиц соответственно. Время от начала вегетации растений до сбора листьев для выявления их фенов (рисунок) составляло 25–40 суток. По частотам встречаемости фенов листьев в ценопопуляциях сныти и подорожника (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016) нами рассчитаны величины H ценопопуляций этих растений по формуле (11) для каждого сезона исследований. По величинам H и учтенного времени вегетации с помощью формулы (10) были определены ежегодные величины морфогенетической активности растений и средняя величина этой активности за 5 сезонов исследований (Савинов, Никитин, 2016).

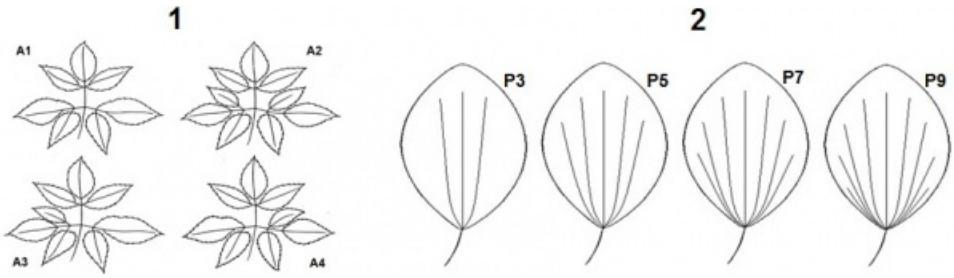


Рис. Фены листьев сныти (1) и подорожника (2) (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016)

Fig. Phens of leaves of goutweed (1) and plantain (2) (Savinov et al., 2015; Savinov, Nikitin, 2016)

Таблица 3. Динамика морфогенетической активности (10^7 бит/сек) ценопопуляций сныти и подорожника в биотопах по градиенту загрязнения ТМ (Савинов, Никитин, 2016)

Ценопопуляции/	Годы					Средняя активность
биотопы	2011	2012	2013	2014	2015	в течение 5 сезонов
1	5.13	2.15	5.9	4.91	5.13	4.64±0.58**
	4.05	4.42	3.6	4.17	3.19	3.89±0.49**

2	6.26	2.23	6.71	4.85	5.41	5.09±0.70**
	4.33	4.74	4.17	4.72	3.07	4.21±0.68**
3	6.9	2.87	7.11	5.68	5.97	5.71±0.68*
	5.32	5.41	4.91	5.53	3.84	5.00±0.69*
4 (контроль)	7.73	4.92	7.89	6.03	6.98	6.71±0.50
	6.98	6.19	5.32	5.85	4.18	5.70±0.42

Примечание. Над чертой – величины активности ценопопуляций сныти, под чертой – то же для подорожника (пояснения в тексте); * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

Расчеты показали, что морфогенетическая активность сныти и подорожника в их ценопопуляциях уменьшается с повышением токсической нагрузки ТМ на почвы, и эти различия сохраняются в течение нескольких лет (см. табл. 3). Эти результаты согласуются с данными о том, что наличие в почве комплекса ТМ (Pb, Zn, Cu, Cd) в дозах 1–5 ПДК ухудшает биометрические параметры растений, площадь фотосинтезирующей поверхности и может многократно снижать первичную продукцию (Щелчкова и др., 2010). С усилением загрязнения почв ТМ тормозятся морфогенетические процессы и снижается жизнеспособность аборигенных видов растений (Воробейчик, Хантемирова, 1994; Дуля и др., 2013).

Определение аккумулятивной активности растений

В отечественной и зарубежной литературе имеются многочисленные данные о количестве (концентрациях) химических элементов, в частности металлов, накопленных различными видами растений за определенные периоды вегетации. Аккумуляционную активность видов мы определяли (Савинов, 2016а, б) на основе таких литературных данных (Kozanecka et al., 2002; Кулагина, 2009; Шубина, Юрьев, 2009; Копылова, 2011; Великанова и др., 2012) о концентрациях металлов (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Cr) в листьях споровых (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Lycopodium clavatum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), покрытосеменных растений (*Convallaria majalis* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Polygonum aviculare* L., *Plantago major* L., *Populus balsamifera* L., *Ulmus pumila* L., *Malus baccata* (L.) Borkh.) и хвое *Pinus sylvestris* L., сформировавшихся за время их вегетации (до сбора растительного материала). По концентрациям металлов в листьях мы рассчитывали доли каждого элемента в их пуле для каждого вида растений. Данные о долях металлов позволили рассчитать величины H по формуле (11) для указанных видов растений. По величине H и времени, за которое были накоплены металлы, по формуле (10) определены величины аккумулятивной активности растений.

Наши расчеты показали, что в экосистемах минимальную аккумуляционную активность в отношении металлов проявляют вечнозеленые растения (*Pinus sylvestris*, *Vaccinium myrtillus*) – $0.08–0.11 \cdot 10^{-7}$ бит/сек, наибольшую – покрытосеменные с непродолжительным периодом вегетации (*Convallaria majalis, Polygonum aviculare*, *Plantago major, Populus balsamifera, Ulmus pumila, Malus baccata*) – $0.41–0.81 \cdot 10^{-7}$ бит/сек, а споровые (*Pleurozium schreberi*, *Lycopodium clavatum*, *Dryopteris filix-mas, Pteridium aquilinum*) занимают промежуточное положение – $0.28–0.61 \cdot 10^{-7}$ бит/сек (Савинов, 2016а, б).

Полученные данные согласуются с мнением Б. А. Юрцева (1966) о том, что вечнозеленость является архаичным признаком, эволюционным приспособлением, возникшим у предков вечнозеленых растений в связи с историческим развитием их в экосистемах с пониженными летними температурами и бедными почвами (с дефицитом элементов питания). Вечнозеленые растения (в отличие от летнезеленых) обладают пониженной интенсивностью многих физиологических процессов, малым приростом и длительностью функционирования осевых органов; поэтому развитие вечнозеленых растений в условиях дефицита элементов питания (нитратов, фосфатов, микроэлементов) происходит лишь благодаря активному симбиозу с микоризными грибами, обеспечивающими растения необходимыми минеральными соединениями

(Юрцев, 1966; Suzuki et al., 2001; Smith, Read, 2008).

Определение энтомофильной активности растений

Известно, что взаимодействие цветковых растений и антофильных насекомых обусловливает их коэволюцию, при этом для насекомых привлекательность цветков растений обусловлена многими их признаками: цветом, запахом, количеством нектара, морфологическими особенностями и др. (Гринфельд, 1978).

Для оценки энтомофильной активности нами были использованы данные многочасовых учетов посещения антофильными насекомыми цветковых растений разных семейств в условиях Южного Зауралья (Сорокина, 2003). По долям (частотам встречаемости) особей каждого вида насекомых в учетах на 4 видах растений нами рассчитаны величины H для этих растений по формуле (11). По величинам H и времени пребывания насекомых на растениях с помощью формулы (10) были определены величины энтомофильной активности растений.

По нашим расчетам, энтомофильная активность *Sisymbrium loeselii* L. (сем. *Brassicaceae*), *Heracleum sibiricum* L. (сем. *Umbelliferae*), *Taraxacum officinale* Wigg. (сем. *Asteraceae*) , *Kadenia dubia* (Schkuhr) Lavrova et V.N. Tichom. (сем. *Umbelliferae*) составила $5.8 \cdot 10^{-4}$; $1.5 \cdot 10^{-4}$; $1.1 \cdot 10^{-4}$; $0.5 \cdot 10^{-4}$ бит/сек соответственно. Эти величины энтомофильной активности, по-видимому, соответствуют сформировавшимся биоэкологическим особенностям видов (в жизнедеятельности которых энтомофилия занимает разное место и проявляется специфично): *S. loeselii* – рудеральный, эврибионтный вид, активный энтомофил и очень продуктивный нектаронос, размножающийся семенами (Никитин, 1983; Denisow, 2005); *H. sibiricum* – R-эксплерент, инвазивный вид с перекрестным, энтомофильным опылением и семенным размножением, широко распространившийся на территории Средней России, а также Западной Сибири и Центральной Европы (Демьянова и др., 2007; Дозорова, Опарина, 2016); *T. officinale* – широко распространенный эврибионт, сочетающий перекрестное энтомофильное опыление с сильно выраженной способностью к самоопылению (автогамия, гейтеногамия) и апомиксису, способный размножаться вегетативно (Ермакова, 1990; Демьянова, 2010); *K. dubia* входит в российские и западно-европейские Красные книги, в фитоценозах встречается изредка и в небольшом обилии (Еленевский, Буланый, 2008; Ершова, 2012).

Заключение

Впервые предпринятый нами анализ позволяет заключить, что активность видов растений играет важную роль в организации, функционировании и развитии фитоценозов и экосистем, хотя понимается по-разному и потому в настоящее время изучается на основе независимо возникших подходов; их можно условно подразделить на ценотипический, статусный и эргонтический.

При ценотипическом подходе, т. е. в теории адаптивных (экологических) стратегий растений Раменского – Грайма (Раменский, 1971; Grime, 1974, 1977, 1979; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012; Работнов, 1985; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001; Pierce et al., 2007, 2013, 2014, 2017; Бетехтина, Веселкин, 2011), не используется понятие «активность растений», но при разграничении ценотипов (растений с разными стратегиями) обычно используется комплекс показателей, характеризующих энергию жизнедеятельности видов растений разных семейств, степень и скорость освоения ими ресурсов экосистемной среды в сравнении с конкурентами.

Статусный подход основан на положении о том, что активность вида растения есть мера его преуспевания в соответствующих ландшафтно-климатических условиях, т. е. выражается в результатах освоения видами экосистем, что адекватно степени экологической амплитуды, площади и характеру распространения (повсеместности и равномерности) основных типов местообитания вида внутри ландшафта, общего уровня численности вида (постоянства присутствия) в основных экотопах (Юрцев, 1966, 1968). Вследствие этого при статусном подходе активность каждого вида растений определяется ценотической значимостью, «местом», которое данный вид

занимает среди других в системе сложившихся связей и отношений в растительном сообществе (Коновалова и др., 2014), т. е. по существу его экологической нишей.

Эргонтический подход (Савинов, 2015а, 2016а б, 2017), в отличие от статусного, позволяет оценивать величины разных форм происходящей, наблюдаемой активности видов (ценопопуляций), в частности морфогенетической, аккумуляционной, энтомофильной и других форм активности видов (ценопопуляций) растений. Величины таких форм активности могут быть интегрированы в обобщенном показателе активности. Таким образом, эргонтический подход, во-первых, дает возможность оценить вклад различных форм активности видов (ценопопуляций) в их наблюдаемое жизненное состояние в экосистеме, во-вторых, такой подход позволяет количественно обобщать данные о разных формах активности видов растений в едином показателе.

Есть основания полагать, что ценотипический, статусный и эргонтический подходы имеют точки соприкосновения, могут взаимно дополнять друг друга. На это определенно указывают следующие факты. Во-первых, под «стратегией вида» предложено понимать совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность совместно обитать с другими организмами и занимать определенное положение в биоценозе (Работнов, 1975, 1985). Во-вторых, определено, что «экологическая стратегия» выражается в непрерывном адаптациогенезе растений в пределах соответствующей экосистемы, т. е. в их приспособительном взаимодействии с разнообразными биотическими и абиотическими факторами и объектами внешней среды (Работнов, 1985; Grime et al., 1988; Grime, Pierce, 2012). В-третьих, еще родоначальник статусного подхода Б. А. Юрцев (1968) предлагал по возможности определять дополнительные важные характеристики активности вида, в частности фенотипический и генотипический составы ценопопуляций. Наши исследования подтверждают это, в частности, показывают закономерное снижение морфогенетической активности ценопопуляций (определяемой с использованием фенов) в градиенте загрязнения тяжелыми металлами почв урбоэкосистем (Савинов и др., 2015; Савинов, Никитин, 2016). В-четвертых, исследования взаимосвязи типов экологических стратегий растений с их способностью к микоризообразованию и его интенсивностью (Grime et al., 1988; Cornelissen et al., 2001; Бетехтина, Веселкин, 2011) по существу характеризуют симбиотическую активность организмов (Савинов, 2016в).

Таким образом, проблема активности растений как фактора их развития в соответствующих экосистемах позволяет интегрировать данные из различных областей биологии и экологии и в новых, перспективных аспектах рассматривать вопросы организации и развития фитоценозов в экосистемах (Савинов, 2015б, 2016а, б, 2017). Наряду с этим нам представляется, что предпринятый анализ в отношении продуцентов укрепляет теоретическую базу и для исследований роли активности консументов и редуцентов в организации и функционировании различных типов экосистем и биосферы в целом.

Библиография

Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология . СПб.: Наука, 2013. 343 с.

Бабич Н. А., Ушакова С. Н. Активность видов сегетальной флоры питомников южнотаежной подзоны Вологодской области // Вестн. Северн. (Арктич.) федеральн. ун-та. Сер. Естественные науки. 2012. Вып. 2. С. 5–10.

Безель В. С., Жуйкова Т. В., Позолотина В. Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382.

Большаков В. Н., Корытин Н. С., Кряжимский Ф. В., Шишмарев В. М. Новый подход к оценке стоимости биотических компонентов экосистем // Экология. 1998. № 5. С. 339–348.

Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности . М.: Медицина, 1966. 349 с.

Бетехтина А. А., Веселкин Д. В. Распространенность и интенсивность

микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–183.

Биологический энциклопедический словарь . М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии . Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.

Великанова Н. А., Гапонов С. П., Сливкин А. И. Оценка экологического состояния почв и лекарственного сырья (травы горца птичьего и листьев подорожника большого) по содержанию тяжелых металлов в городе Воронеже и его окрестностях // Вестник ВГУ. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2012. № 2. С. 238–244.

Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине . М.: Советское радио, 1958. 215 с.

Воробейчик Е. Л., Хантемирова Е. В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза – эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31–43.

Гринфельд Э. К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых . Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 208 с.

Грищенкова Н. Д., Власов Б. П. Антропогенное воздействие на видовой состав и количественное развитие высшей водной растительности Беларуси // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Всерос. конф. Вологда, 2008. С. 43–45.

Демьянова Е. И. Антэкология . Пермь: Перм. гос. ун-т, 2010. 116 с.

Демьянова Е. И., Квиткина А. К., Лыков В. А. Особенности опыления *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch (*Apiaceae*) в Приуралье // Вестн. Перм. ун-та. 2007. Вып. 5. С. 6–13.

Дидух Я. П. Проблемы активности видов растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 925–935.

Дозорова С. В., Опарина С. Н. Изучение особенностей репродуктивной биологии *Heracleum sibiricum* L. и возможные причины его уязвимости // Молодежный научный форум: Естественные и медицинские науки. № 6 (34). М.: МЦНО, 2016. С. 13–18 . URL: http://nauchforum.ru/archive/MNF_nature/6(34).pdf.

Дуля О. В., Микрюков В. С., Воробейчик Е. Л. Стратегии адаптации *Deschampsia caespitosa* и *Lychnis flos-cuculi* к обитанию в условиях промышленного загрязнения: анализ с использованием зависимостей доза – эффект // Экология. 2013. № 4. С. 243–253.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И. Зонтичные (*Apiaceae*, *Umbelliferae*) Саратовской области // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2008. Вып. 7. С. 35–44.

Емельянов И. Г. Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114. Вып. 3. С. 304–318.

Ермакова И. М. Одуванчик лекарственный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 210–229.

Ершова Э. А. Антропогенная трансформация в пригородных сообществах с участием в травостое папоротника орляка (*Pteridium pinetorum*) // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 2 (10). С. 132–138.

Жизнь растений . Т. 1. М.: Просвещение, 1974. 487 с.

Иванова Н. А., Юмагулова Э. Р. Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии сосудистых растений верховых болот . Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гуманит. ун-та, 2009. 186 с.

Иорданский Н. Н. Организмы, виды и эволюция . М.: ЛИБРОКОМ, 2011. 176 с.

Ипатов В. С. Квантованность динамических рядов растительных сообществ // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 4. С. 345–357.

Камшилов М. М. Организованность и эволюция // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31. № 2. С. 157–178.

Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений . СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. 118 с.

Коновалова И. С., Бабич Н. А., Марич С. Н. Фитоценотическая значимость сорных

растений лесных питомников // Известия вузов. Лесной журн. 2014. № 1. С. 37–43.

Копылова Л. В. Особенности поглощения некоторых тяжелых металлов древесными растениями в условиях городской среды // Вестник ИрГСХА. 2011. Вып. 44. С. 91–99.

Кулагина Л. С. Оценка роли сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в оптимизации техногенной среды Башкирского Зауралья // Современные проблемы контроля качества природной и техногенной сред. Тамбов: Изд. дом ТГУ, 2009. С. 33–38.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 4. С. 358–376.

Левченко В. Ф. Биосфера: этапы жизни (эволюция частей и целого) . СПб.: Свое издательство, 2012. 264 с.

Магомедмирзаев М. М., Гусейнова З. А., Алибегова А. Н., Магомедова С. М. Проблема адаптивных стратегий растений . Махачкала: Наука–Дагестан, 2013. 300 с.

Магомедмирзаев М. М., Гусейнова З. А. Репродуктивные адаптивные стратегии в эволюционно-морфологических преобразованиях семенных растений // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 199–203.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1581–1588.

Мелихова Г. И. Красная книга. Растения мира . М.: Эксмо, 2014. 96 с.

Минвалиев С. В., Павлова О. В. Ценотическая активность многолетних трав в условиях Приморского края // Вестн. Алтайского ГАУ. 2015. № 9 (131). С. 26–30.

Миркин Б. М., Усманов И. Ю., Наумова Л. Г. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 6. С. 581–595.

Налимова Н. В. Флористическое разнообразие и проблемы сохранения популяций редких видов растений ГПЗ «Присурский»: Автореф. дис. … канд. биол. наук . Сыктывкар, 2003. 23 с.

Налимова Н. В. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. 2006. С. 118–123.

Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР . Л.: Наука, 1983. 454 с.

Панкова Н. Л. Структура и динамика растительного покрова водоемов Окского заповедника / Тр. Окского гос. прир. биосф. заповедника. Вып. 31. Рязань: НП «Голос губернии», 2014. 166 с.

Проблемы эволюции биосферы / Ред. С. В. Рожнов. М.: ПИН РАН, 2013. 340 с.

Пьянков В. И., Иванов Л. А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.

Пьянков В. И., Иванов Л. А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова . Л.: Наука, 1971. 334 с.

Работнов Т. А. Луговедение . М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 2. С. 5–17.

Работнов Т. А. О типах стратегий растений // Экология. 1985. № 3. С. 3–12.

Рыженко О. В. Ценотическая активность многолетних трав на второй год жизни в зависимости от нормы азотных удобрений в условиях Приморского края // Вестн. КрасГАУ. 2012. Вып. 8. С. 48–51.

Савинов А. Б., Курганова Л. Н., Шекунов Ю. И. Интенсивность перекисного окисления липидов у *Taraxacum officinale* Wigg. и *Vicia cracca* L. в биотопах с разными уровнями загрязнения почв тяжелыми металлами // Экология. 2007. № 3. С. 191–197.

Савинов А. Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 4. 2012. С. 284–301.

Савинов А. Б. Активность материальных систем, ее информационно-эволюционная роль, количественная и качественная оценка // XXIX Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2015а. С. 104–111.

Савинов А. Б. Активность растений как фактор их эволюции в древней и современной биосфере // Палеоботанический временник. Вып. 2. М.: ГЕОС, 2015б. С. 155–160.

Савинов А. Б., Никитин Ю. Д., Тарасова М. П. Особенности изменчивости листьев растений в городских фитоценозах разного состава (информационный аспект активности сообществ) // XXIX Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2015. С. 479–484.

Савинов А. Б. Эволюционная теория активности систем // XXX Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2016а. С. 44–51.

Савинов А. Б. Теория активности систем и познание эволюции глобальных процессов // Эволюция: срезы, правила, прогнозы. Волгоград: Учитель, 2016б. С. 138–154.

Савинов А. Б. Активность компонентных сообществ паразитов наземных и водных животных // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. 49: Фауна и экология паразитов. М.: КМК, 2016в. С. 145–147.

Савинов А. Б. Активность живых организмов как фактор их онтогенеза и эволюции // XXXI Любищевские чтения. Современные проблемы экологии и эволюции. Ульяновск: УлГПУ, 2017. С. 66–73.

Савинов А. Б., Никитин Ю. Д. Фенотипическая изменчивость как проявление активности растений в сообществах (на примере урбоценозов) // XXX Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции и экологии. Ульяновск: УлГПУ, 2016. С. 104–110.

Свириденко Б. Ф., Евженко К. С., Ефремов А. Н. Фитоценотическое значение зигнемовых водорослей (*Zygnematales*) на западно-сибирской равнине // Вестн. ТГПУ. 2013. № 8. С. 35–42.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана . Омск: Изд-во Омского ГПУ, 2000. 196 с.

Сибгатуллина М. Ш., Валеева Г. Р. Металлы в травянистых растениях с разными типами адаптивных стратегий // Юг России: экология, развитие. 2013. № 1. С. 72–81.

Сорокина В. С. Кормовые преференции имаго мух-журчалок (*Diptera, Syrphidae*) в условиях Южного Зауралья // Евразиатский энтомол. журн. 2003. Т. 2. Вып. 3. С. 197–214.

Тихонович И. А., Проворов Н. А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего . СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2009. 210 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы . М.: Прогресс, 1980. 326 с.

Усманов И. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений . М.: Логос, 2001. 224 с.

Чайковский Ю. В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни . М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. 726 с.

Чепинога В. В., Росбах С. А. Активность различных видов водной флоры Иркутско-Черемховской равнины // География и природные ресурсы. 2008. № 1. С. 97–104.

Шубина Н. В., Юрьев Ю. Л. Влияние выбросов металлургического производства на микроэлементный состав хвои сосны // Химия растит. сырья. 2009. № 3. С. 173–176.

Щелчкова М. В., Стручкова Л. К., Федоров И. А. Комплексное влияние тяжелых металлов на ферментативную активность и эффективное плодородие мерзлотной луговочерноземной почвы // Вестн. СВФУ. 2010. Т. 7. № 4. С. 16–21.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры . М.; Л.: Наука, 1966. 95 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов

Северо-Востока Сибири . Л.: Наука, 1968. 235 с.

Angert A. L., Huxman T. E., Barron-Gafford G. A., Gerst K. L., Venable D. L. Linking growth strategies to long-term population dynamics in a guild of desert annuals // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 321–331.

Biosphere Origin and Evolution / Dobretsov N. et al. (Eds.). Berlin: Springer, 2008. 427 p.

Carlyle C. N., Fraser L. H. A test of three juvenile plant competitive response strategies // J. Veg. Sci. 2006. Volk. 17. № 1. P. 11–18.

Cerabolini B., Brusa G., Ceriani R. M., De Andreis R., Luzzaro A., Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? // Plant Ecol. 2010. Vol. 210. № 2. P. 253–261.

Cornelissen J. H. C., Aerts R., Cerabolini B. et al. Carbon cycling traits of plant species are linked with mycorrhizal strategy // Oecologia. 2001. Vol. 129. №. 4. P. 611–619.

Craine J. M. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman // J. Ecol. 2005. Vol. 93. № 6. P. 1041–1052.

Craine J. M. Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 235–240.

Denisow B. Nectar secretion of *Sisymbrium loeselii* L. in some ruderal phytocenoses in the city of Lublin area // J. Apic. Sci. 2005. Vol. 49. № 2. P. 51–58.

Franzaring J., Fangmeier A., Hunt R. On the consistencies between CSR plant strategies and Ellenberg ecological indicator values // J. Appl. Bot. Food Qual. 2007. Vol. 81. № 1. P. 86–94.

Grime J. P. Vegetation classification by reference to strategies // Nature. 1974. Vol. 250. P. 26–31.

Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. № 982. P. 1169–1194.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.

Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.

Grime J. P. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005) // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 227–230.

Grime J. P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester: Wiley-Blackwell, 2012. 240 p.

Gurevitch J., Scheiner S. M., Gordon A. F. The ecology of plants. Sunderland: Sinauer Associates, 2002. 464 p.

Kosakivska I. V. Biomarkers of plants with different types of ecological strategies // Gen. Appl. Plant Physiol. 2008. Vol. 34. № 1/2. P. 113–126.

Kozanecka T., Chojnicki J., Kwasowski W. Content of heavy metals in plant from pollution-free regions // Pol. J. Environ. Studies. 2002. Vol. 11. № 4. P. 395–399.

Li Y., Shipley B. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method // PLOS. 2017. April 7. P. 1–17. URL: https: //doi.org/10.1371/journal.pone.0175404.

Photosynthesis and the Environment / N. R. Baker (Ed.). Kluwer: Academic Publishers, 1996. 574 p.

Pierce S., Luzzaro A., Caccianiga M., Ceriani, R. M., Cerabolini B. Disturbance is the principal α-scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 4. P. 698–706.

Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B. E. L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants // Funct. Ecol. 2013. Vol. 27. № 4. P. 1002–1010.

Pierce S., Vagge I., Brusa G., Cerabolini B. E. L. The intimacy between sexual traits and Grime's CSR strategies for orchids coexisting in semi-natural calcareous grassland at the Olive Lawn // Plant. Ecol. 2014. Vol. 215. P. 495–505.

Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B. E. L., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // Funct. Ecol. 2017. Vol. 31. № 2. P. 444–457.

Smith S. E., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. Oxford: Elsevier, 2008. 804 p.

Susiluoto S., Berninger F. Interactions between morphological and physiological drought responses in Eucalyptus microtheca // Silva Fennica. 2007. Vol. 41. № 2. P. 221–233.

Suzuki H., Kumagai H., Oohashi K., Sakamoto K., Inubushi K., Enomoto S. Transport of trace elements through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus into marigold determined by the multitracer technique // Soil Sci. Plant Nutr. 2001. Vol. 47. № 1. P. 131–137.

Tilman D. Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005 // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 2. P. 231–234.

Благодарности

Авторы благодарны рецензентам, а также А. А. Протасову, Ч. М. Нигматуллину, А. А. Махрову за полезное обсуждение выдвинутых положений, что позволило дополнить статью важными литературными сведениями, расширить круг обсуждаемых вопросов; выражаем также признательность В. П. Воротникову за помощь в вопросах таксономии растений.

DEVELOPMENT OF CONCEPTS OF PLANTS ACTIVITY, ITS ECOLOGICAL ROLE AND METHODS OF ITS ASSESSMENT IN ECOSYSTEMS

SAVINOV Alexander — *PhD, Lobachevsky Nizhny Novgorod State University (Russia, 603950, Nizhny Novgorod, Gagarin Avenue, 23), sabcor@mail.ru*

NIKITIN Yuriy — *Lobachevsky Nizhny Novgorod State University (Russia, 603950, Nizhny Novgorod, Gagarin Avenue, 23), yuriy156@rambler.ru*

Keywords: plants activity, phytocenosis, phenes, adaptive strategies

Reviewer: N. V. Vasilevskaya

Received on: 29 December 2016

Published on: 09 November 2017

Summary: When studying the species activity in the phytocoenoses, three methodological approaches are used: coenotipic, status and ergontic. The latter is proposed for the first time and based on the fact that the activity of plant organisms of a given species is considered as a set of interactions of these organisms with each other, with other organisms and abiotic components of ecosystems. This interaction essentially reflects the rate of accumulation and generation of substances, energy and information by plant organisms. To calculate the activity of the plant species in this aspect, the appropriate formulas were proposed. When comparing the coenotipic, status and ergontic approaches, it was stated that these approaches can complement each other.

Сладкова С. В., Холодкевич С. В., Сафронова Д. В., Борисов Р. Р. Кардиоактивность раков Cherax quadricarinatus (von Martens 1868) в различных физиологических состояниях // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 40–53. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6442

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

УДК 574.24, 57.084.1

КАРДИОАКТИВНОСТЬ РАКОВ CHERAX QUADRICARINATUS (VON MARTENS 1868) В РАЗЛИЧНЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЯХ

СЛАДКОВА Светлана Владимировна — *Учреждение Российской академии наук Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности; Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, ул. Корпусная, 18; Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9), sladkova_sv1@mail.ru*

ХОЛОДКЕВИЧ Сергей Викторович — *Учреждение Российской академии наук Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности; Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, ул. Корпусная, 18; Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9), kholodkevich@mail.ru*

САФРОНОВА Дарья Вячеславовна — *Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9), dollydolly@mail.ru*

БОРИСОВ Ростислав Русланович — *Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (Москва, Красносельская Верхняя ул., 17), borisovrr@mail.ru*

Ключевые слова: раки Cherax quadricarinatus, кардиоактивность, циркадный ритм, линька

Рецензент:
Н. Ю. Корягина

Получена:
21 марта 2017 года
Подписана к печати:
28 октября 2017 года

Аннотация. Исследовали суточный кардиоритм раков Cherax quadricarinatus, содержавшихся в лабораторных условиях в режиме освещенности 12С:12Т. В течение нескольких месяцев неинвазивно регистрировали ЧСС в режиме реального времени, используя оригинальный волоконно-оптический метод. Установлено, что после некоторого периода акклимации у раков устанавливается ярко выраженный суточный ритм, который изменяется на предлиночной стадии линочного цикла и пропадает совсем за 3-5 дней, непосредственно предшествующих линьке. Показано, что обнаруженные в указанных экспериментальных условиях изменения хронотропных характеристик кардиоактивности, в том числе и кардиоритма, могут служить надежными критериями для оценки функционального состояния раков, которые используются в качестве тест-организмов для оценки экологического состояния поверхностных вод.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Пресноводные высшие раки часто используются в качестве индикаторных организмов устойчивого функционирования водной экосистемы, в которой они обитают, и в мониторинге качества воды (Kholodkevich et al., 2008; Мельник и др. 2013; Сладкова и др., 2016; Kozák, Kuklina, 2016). Австралийские красноклешневые раки *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868), получившие широкую известность в мире как объект тепловодной аквакультуры, могут служить в качестве индикаторных организмов качества воды теплых эвтрофных водоемов (Reynolds, Souty-Grosset, 2012). Их толерантность к колебаниям кислорода и биогенов в воде (Ghanawi and Saoud, 2012; Carreño-León et al., 2014), а также высокая чувствительность к загрязнению воды, например, тяжелыми металлами (Nakayama et al., 2010) делает их практически оптимальными животными для использования в качестве биоиндикаторов в биологических системах раннего предупреждения (БСРП). В настоящее время биологические методы оценки качества воды, в которых используются разные виды животных в качестве тест-организмов, а биомаркерами служат физиологические и поведенческие показатели их жизнедеятельности, получили достаточно широкое распространение. Среди них достаточно эффективными являются методы, основанные на неинвазивной регистрации и анализе в реальном времени кардиоактивности беспозвоночных животных с жестким наружным покровом (раков, крабов, раковинных моллюсков) (Depledge, 1984; Bamber, Depledge, 1997; Холодкевич, 2006, 2007; Kholodkevich et al., 2008). Очевидно, что при отборе тест-организмов, пригодных для использования в системах биоиндикации, необходимо учитывать адаптационные возможности вида, способность приспосабливаться к экспериментальной среде и условиям, зачастую весьма отличающимся от естественных. В ряде работ (Федотов и др., 2002; Сладкова и др., 2016) исследовалась кардиоактивность пресноводных раков вида *Astacus leptodactylus* в различных функциональных состояниях и показана возможность использования ее характеристик для оценки качества воды. В одной из таких работ (Удалова и др., 2009) по частоте сердечных сокращений (ЧСС) были определены критерии возникновения и стабилизации ночной, активной фазы поведения узкопалых раков и выявлены существенные изменения динамики ЧСС, предшествующие началу линьки, что позволило корректно использовать этот вид раков в системах биологического мониторинга качества воды на водозаборных станциях Санкт-Петербурга (Иванов и др., 2012). Несмотря на большое количество работ по выращиванию и культивированию австралийских красноклешневых раков, данные о кардиоактивности этого вида в литературе практически отсутствуют.

Цель настоящей работы состояла в изучении динамики ЧСС раков *C. quadricarinatus* в различных физиологических состояниях, важных с точки зрения их практического использования в качестве тест-организмов в биологических системах раннего предупреждения: в состоянии покоя, спонтанной ночной активности, состоянии стресса, а также на разных стадиях линочного цикла.

Аналитический обзор

Материалы и методы

Исследование проведено на культивируемых в лабораторных условиях австралийских красноклешневых раках *Cherax quadricarinatus*. Раки содержались в рыбоводческих лотках с пластиковыми убежищами. Основные параметры содержания: pH – 6.5–7.5, температура воды – 26–28 ºС, содержание кислорода – не менее 70 % насыщения (7 мг/л), режим освещенности – 12/12.

В эксперимент отбирали 6 недавно перелинявших половозрелых раков-самцов без признаков заболеваний общей длиной 10.0 ± 0.9 см и длиной карапакса 4.5 ± 0.4 см. Об удовлетворительном функциональном состоянии животных судили по их подвижности, поеданию корма и хорошо выраженной реакции опистотонуса (оборонительное приподнимание клешней). Отобранным животным на карапакс приклеивали миниатюрный держатель для волоконно-оптического датчика, необходимого для регистрации кардиоактивности (рис. 1), и по одному помещали в 6 аквариумов с проточной водой, в которых обеспечивалась циркуляция воды на

постоянном уровне с помощью помпы, находящейся в специальной резервной емкости.



Рис. 1. Красноклешневой рак *Cherax quadricarinatus* с прикрепленным датчиком для регистрации ЧСС

Fig. 1. Red-claw crayfish *Cherax quadricarinatus* with a fixed sensor for heart rate registration

Каждый аквариум был снабжен искусственным убежищем, в котором рак мог прятаться в светлое время суток. Толщина слоя воды в аквариуме поддерживалась на уровне 10 см. Использовалась отстоянная водопроводная вода. Качество воды обеспечивалось циркуляцией ее через биофильтр фирмы Eheim. Температуру воды в экспериментальной установке поддерживали на постоянном уровне 27.0 ± 0.5 ºС с помощью нагревателей, находящихся в резервной емкости. Режим освещенности 12/12 обеспечивался лампами дневного света. Свет включался с 8 утра до 8 вечера. Животных кормили 1 раз в 3 дня личинками хирономид (в пересчете на суточный рацион – 2 % от веса тела). На следующий день осуществлялась частичная смена воды через резервную емкость. Ежедневно контролировались pH воды и содержание нитратов в ней. Величина pH в течение всего эксперимента оставалась в пределах 6.5–7.4. Содержание нитратов не превышало 40 мг/л. Длительность исследования составила 6 месяцев. После линьки, по мере затвердения карапакса (в среднем через 5 суток), раку снова прикрепляли оптоволоконный датчик и продолжали регистрацию кардиоактивности. Для оценки функционального состояния раков в процессе исследования применяли физический стимул, в качестве которого использовали хэндлинг при наклейке датчиков и метод функциональной (физической) нагрузки – стресс-тест на подвес: рака в течение часа фиксировали в толще воды за закрепленный на карапаксе оптоволоконный кабель. Лишенный контакта с дном аквариума рак совершает вынужденные движения ходильными ногами и клешнями, пытаясь найти опору, и периодически совершает удары хвостом, пытаясь освободиться. Этот тест проводили через 20 дней от начала исследования и повторно в конце него. В течение всего исследования, за исключением момента линьки и постлиночной стадии линочного цикла (5 суток), осуществлялась непрерывная регистрация кардиоактивности раков с помощью оригинальной волоконно-оптической системы неинвазивной регистрации фотоплетизмограмм беспозвоночных с твердым наружным скелетом (Kholodkevich et al., 2008). На рис. 2 представлен используемый измерительный комплекс, который снабжен оригинальным программным обеспечением, позволяющим в реальном времени регистрировать ряд характеристик кардиоритма животных (Холодкевич, 2007; Kholodkevich et al., 2008). При математической обработке фотоплетизмограмм в реальном времени определяли частоту сердечных сокращений (ЧСС) в ударах в минуту с усреднением по 100 кардиоинтервалам, среднее квадратичное отклонение длительности кардиоинтервалов (СКО) в секундах. Программа обработки позволяла выводить и

архивировать числовые данные, а также строить в реальном времени графики зависимости указанных характеристик кардиоактивности от времени суток. При дальнейшей обработке массива данных ЧСС выделяли два временных периода: ночной – с 20 ч до 8 ч утра и дневной – остальное время суток. Полученный числовой материал обрабатывали статистическими методами с применением парного критерия Стьюдента t для зависимых выборок при оценке влияния различных факторов на кардиоактивность каждого рака и двухвыборочного критерия t для независимых величин. Значимыми считали различия сравниваемых величин при $p < 0.05$.



Рис. 2. Установка для многоканальной регистрации кардиоактивности одновременно до 7 животных и интерфейс оригинальной программы «VarPulse»

Fig. 2. Installation for multi-channel registration of cardiac activity of up to 7 animals simultaneously and the interface of the original computer program «VarPulse»

Использованный способ неинвазивной регистрации кардиоактивности не влияет на поведение раков и не вызывает у них состояния стресса (Kholodkevich et al., 2008). Длина волоконно-оптического кабеля позволяла животному свободно передвигаться по аквариуму. Для регистрации кардиоактивности при нахождении рака в убежище на его верхней поверхности имелась продольная щель. Кардиоактивность регистрировали одновременно у шести раков.

Результаты исследования

На рис. 3 на примере рака №1 представлена типичная динамика хронотропных характеристик кардиоактивности красноклешневых раков сразу после прикрепления волоконно-оптического датчика и помещения их в аквариумы экспериментальной лабораторной установки для регистрации кардиоактивности в течение 2-недельного периода времени.

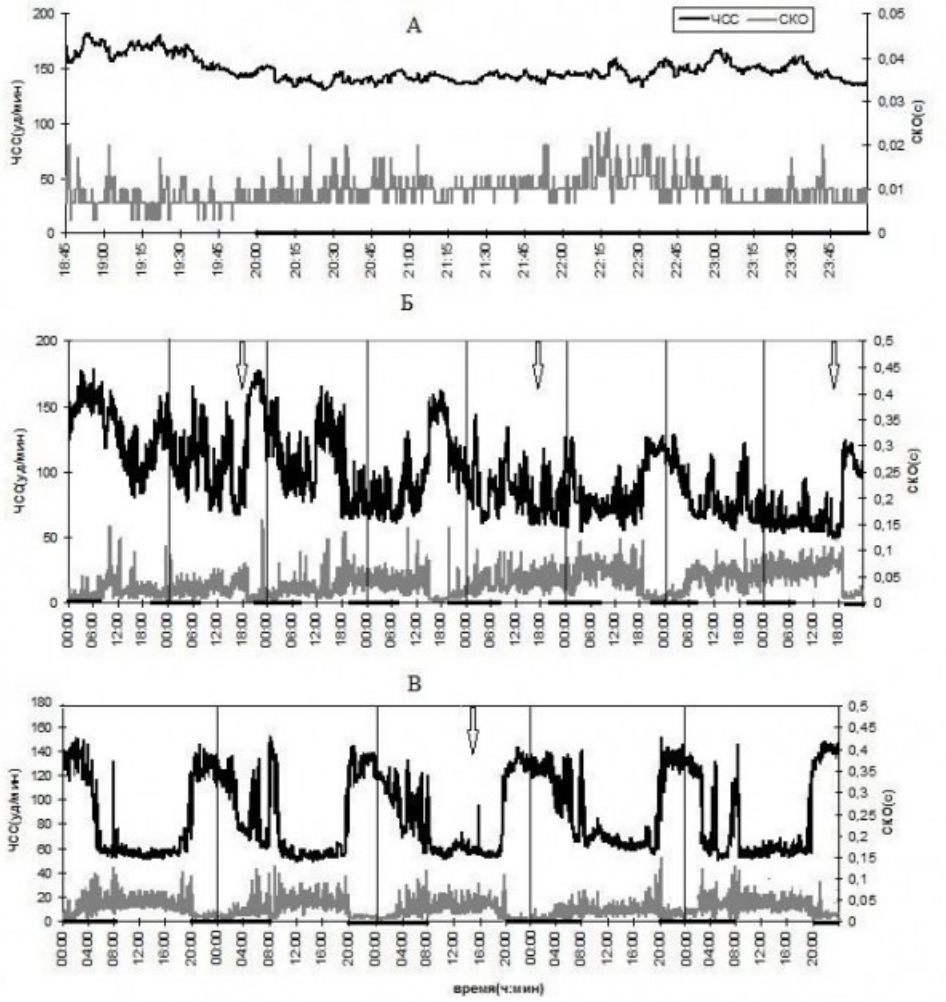


Рис. 3. Типичная динамика (рак № 1) ЧСС и СКО длительности кардиоинтервалов раков в течение 14 суток.

3А – запись в первые сутки эксперимента, 3Б – запись со 2-х по 9-е сутки, 2В – запись с 10-х по 14-е сутки. Верхняя кривая – ЧСС, нижняя – СКО длительности кардиоинтервалов. Стрелками показано время подачи корма. Вертикальными отрезками обозначены границы суток. Темные участки на временной шкале – продолжительность темнового периода

Fig. 3. Typical dynamics (crayfish №1) of heart rate and mean-square deviation of crayfish cardiac interval duration for 14 days.

3A – record in the first day of the experiment, 3Б – record from 2d to 9th day, 2B – record from 10th to 14th day. The upper curve is the heart rate, the lower one is the mean-square deviation of the cardiac interval duration. Arrows indicate the feed time. Vertical segments represent the bordelines between days. Dark areas on the timeline are the duration of the dark period

На этой записи можно выделить несколько характерных участков. После помещения раков в экспериментальные аквариумы высокое значение ЧСС, равное 186 ± 14 уд./мин, сохранявшееся после хэндлинга, сохранялось почти час (53.3 ± 5.8 мин, *n* = 6). В дальнейшем ЧСС несколько снижалась и держалась в среднем на уровне 150 уд./мин независимо от освещенности. При этом СКО длительности кардиоинтервалов варьировало от 3 мс до 20 мс около среднего уровня 7–10 мс. Такие высокие значения ЧСС в сочетании с минимальными значениями СКО свидетельствуют о высокой степени напряжения регуляторных систем (Баевский, Берсенева, 1997). Стоит отметить, что такая первичная реакция со стороны кардиосистемы рака наблюдалась как на начальном этапе исследования, так и при повторном прикреплении оптоволоконного

датчика на карапакс рака после линьки (рис. 3А). В последующие 2–3 суток наблюдались неритмичные колебания высоких значений ЧСС, что указывает на состояние возбуждения животных. Средний уровень СКО кардиоинтервалов при этом постепенно возрастал с 10 мс до 35 мс, что, в свою очередь, свидетельствует о том, что это возбуждение неуклонно спадает. С увеличением длительности нахождения раков в экспериментальной установке ЧСС постепенно снижается, и на 7-е сутки в кардиоактивности раков начинается проявление некоторой суточной периодичности, однако эта периодичность еще нестабильная. В это же время увеличивается диапазон колебаний СКО около все возрастающего среднего уровня, а в ночное время появляются значительные участки со средним значением СКО 7–10 мс, свидетельствующие о высокой ритмичности ЧСС в это время. На рис. 3В показан типичный пример суточного кардиоритма у раков *Cherax quadricarinatus*, адаптированных к условиям содержания (запись в течение 5 суток), который у всех особей стабилизировался на 10–11-е сутки после помещения раков в аквариумы. Четко прослеживаются регулярно повторяющиеся (с 24-часовым периодом) изменения кардиоактивности – высокие значения ЧСС в темное время и более низкие – в светлый период. Значения СКО кардиоинтервалов имеют аналогичную периодичность с минимальными значениями в ночное время и высокими – в дневное. Активизация кардиоактивности начинается с момента выключения освещения, ЧСС резко возрастает, а СКО резко падает. ЧСС в ночной период носила индивидуальные черты: продолжительность стадии стабильно высокого значения ЧСС, наличие нескольких фаз в периоде общей ночной активности и, наконец, продолжительность всего ночного периода активности. Однако имелись общие для разных особей закономерности. Значения ЧСС в течение почти всего темного периода сохраняются выше дневных значений. Почти все раки демонстрировали стабильно высокие значения ЧСС в промежутке от 22 до 4–6 часов утра. На включение света у всех исследованных животных наблюдается кратковременное повышение ЧСС до максимальных значений, характерных для ночного времени, и быстрый (от 10 до 30 минут) спад до низких дневных значений в покое. При этом СКО длительности кардиоинтервалов резко возрастает сразу после достижения максимальных значений ЧСС и падает до значений, характерных для дневного уровня. Такой пик, как правило, свидетельствует о процессе смены доминирующего звена регуляции, в частности, об ослаблении центральной регуляции кардиоактивности и возрастании влияния автономного контура (Баевский, Берсенева, 1997). Повышение СКО длительности кардиоинтервалов в дневное время сопровождается его постоянными колебаниями (разбросом) около средней линии (рис. 3В), что, возможно, свидетельствует о непостоянстве ритма ЧСС в дневное время, о возможных ультрадианных ритмах в ЧСС в состоянии покоя. Но способ обработки сигнала с усреднением по 100 кардиоинтервалам не позволяет их выявлять. Это задача требует применения всего арсенала метода вариационной пульсометрии для анализа кардиосигналов. На рис. 3 также видно, что процесс кормления раков всегда вызывает повышение ЧСС до максимальных значений, характерных для состояния стресса, но когда суточный ритм еще не выработался, длительность такой реакции разная и часто приводит к длительному периоду активации кардиоактивности. На стадии стабильного суточного ритма процесс кормления, как правило, приводит к повышению ЧСС на 30–60 минут, причем это не оказывает существенного влияния на динамику ЧСС животного в последующие сутки. Таким образом, реакция на включение света и подачу корма состоит в превышении ЧСС покоя на 100 % и более, которая в дневное время в среднем по выборке составляет 52.8 ± 2.160 уд./мин. В ночной период ЧСС в среднем по выборке возрастала на 130 % и составляла 124.4 ± 2.0 (табл. 1).

Таблица 1. Амплитудные характеристики суточного ритма кардиоактивности раков в режиме искусственной освещенности

№ рака	ЧСС в дневной период (уд./мин)	ЧСС в ночной период (22.00–6.00) (уд./мин)	Реакция ЧСС на включение света (уд./мин)	Длительность реакции на включение света (мин)
1	55.9 ± 4.8	127.2 ± 10.2	135.3 ± 10.5	17 ± 3
2	54.3 ± 4.2	124.8 ± 9.3	148.3 ± 15.7	19 ± 4
3	50.8 ± 2.0	123.5 ± 10.6	132.4 ± 11.2	15 ± 4
4	50.3 ± 2.5	121.3 ± 10.3	128.2 ± 12.8	18 ± 5
5	53.5 ± 4.1	124.3 ± 10.3	130.3 ± 10.4	20 ± 3
6	52.1 ± 4.3	125.6 ± 9.8	126.2 ± 11.7	21 ± 5
Среднее	52.8 ± 2.1	124.4 ± 2.0	133.5 ± 7.4	18 ± 2

Такой характер кардиоактивности с выраженным суточным ритмом, период и фазы которого жестко определялись режимом освещенности, раки демонстрировали в течение 3–4 месяцев. За 9–10 дней до наступления линьки характер кардиоактивности раков менялся. Линька всех раков происходила не одномоментно, но в пределах 3 недель. Первый рак полинял на 115-й день от начала регистрации кардиоактивности, а два последних – на 134-й. Как видно из рис. 4, за 10 дней до момента сбрасывания старого панциря значения характеристик суточного ритма ЧСС начинают изменяться в основном за счет повышения ЧСС покоя в дневное время. Повышение ЧСС в дневное время в дальнейшем продолжает нарастать, и за 5 дней до непосредственного момента линьки значения ЧСС достигают значений, характерных для ночной фазы, что приводит к полному нивелированию суточного ритма. При этом разброс значений СКО длительности кардиоинтервалов постепенно уменьшается, и на 5-е сутки средний уровень СКО соответствует 25 мс, а далее снижается до 10 мс и в последние 3 дня перед линькой до 7 мс с минимальным разбросом, что свидетельствует о нарастающей ритмичности ЧСС и напряженности регуляторных систем. Также видно, что по мере приближения к моменту линьки рак перестает адекватно реагировать на предъявляемые стимулы, а именно: подачу корма, включение и выключение света. В последние 3 дня, непосредственно перед экдизисом, сердце рака работает как часы, а рак сидит в убежище и вылезает из него только перед самой линькой. На рис. 4 видно, что в 16.00 имеется пик СКО и его последующая большая нерегулярная вариация, что обычно связано с движением животного. Замена панциря, как правило, занимает всего около 5–30 минут. К сожалению, методические возможности не позволяют регистрировать ЧСС сразу после линьки из-за мягкого панциря, и любое прикосновению к раку в это время может нанести ему непоправимый вред. Затем рак на время затвердевания панциря забивается в убежище. В это время, как показывают наши наблюдения, он не питается. Через 5 дней панцирь становится достаточно жестким, что позволяет в очередной раз прикрепить датчик и продолжить регистрацию ЧСС. Наблюдается аналогичная первичная реакция и последующее возбуждение в день наклеивания датчика, но уже на следующие сутки раки демонстрируют характерный для них светозависимый суточный ритм кардиоактивности (рис. 3В, табл. 1).

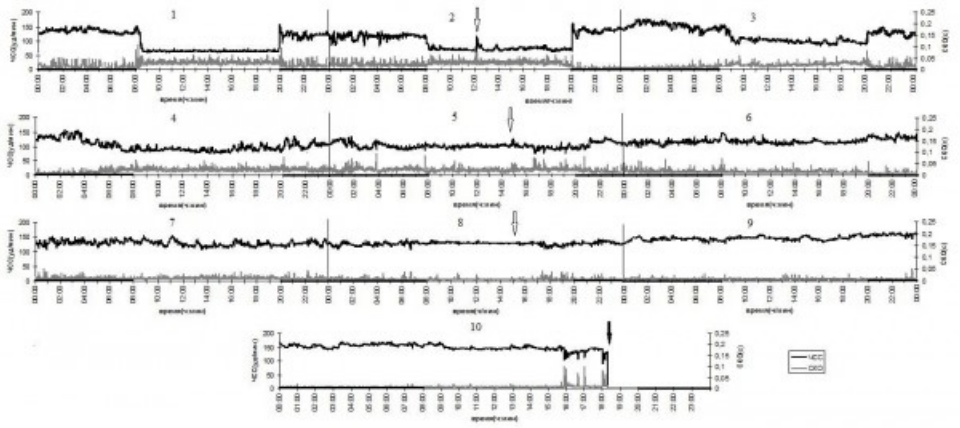


Рис. 4. Типичная динамика (рак № 2) ЧСС и СКО кардиоинтервалов раков в течение 10 суток до линьки. Верхняя кривая – ЧСС, нижняя – СКО. Светлыми стрелками показано время подачи корма. Темная стрелка – момент сбрасывания старого панциря. Вертикальными отрезками обозначены границы суток. Темные участки на временной шкале – продолжительность темнового периода

Fig. 4. Typical dynamics (crayfish №2) of heart rate and cardiac interval mean-square deviation of crayfish within 10 days before molting. The upper curve is the heart rate, the lower one is the mean-square deviation. The light arrows indicate the feed time. The dark arrow is the moment of dropping the old carapace. Vertical segments denote the bordelines between days. Dark areas on the timeline are the duration of the dark period

Реакция сердечно-сосудистой системы раков в тесте на подвес представлена на рис. 5 на примере рака №3. Эта реакция заключается в быстром повышении ЧСС примерно в 3 раза по сравнению с ЧСС покоя и поддержании этого уровня в пределах 10 % разброса во время подвеса. При этом значение СКО длительности кардиоинтервалов во время подвеса в 10 раз меньше СКО в покое и в среднем составляет 8 мс против 80–100 мс, что свидетельствует о том, что вариабельность сердечного ритма во время подвеса значительно меньше, чем в покое.

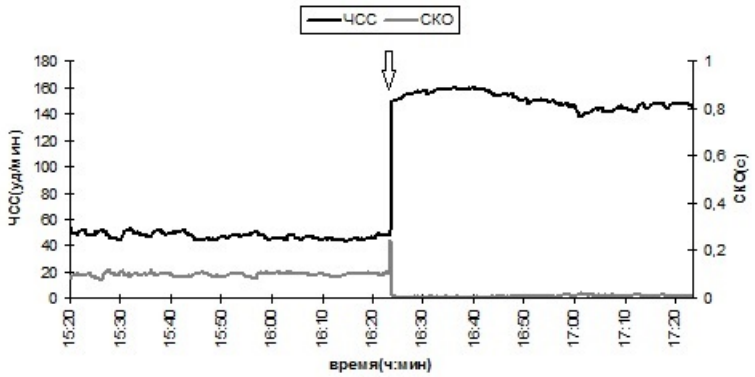


Рис. 5. Динамика ЧСС рака № 3 в фоне и в тесте на подвес. Стрелками указано начало подвеса. Черный цвет – среднее значение ЧСС, серый цвет – СКО кардиоинтервалов

Fig. 5. The dynamics of heart rate of crayfish №3 in the background mode and in the lifting test. The arrows indicate the beginning of lifting. The mean value of heart rate is marked black, the mean-square deviation of cardiac intervals is marked grey.

Такую реакцию все раки демонстрировали как в начале эксперимента до линьки, так и после линьки в конце эксперимента (табл. 2).

Таблица 2. Хронотропные характеристики кардиоактивности раков в тесте на подвес

№ рака	ЧСС в подвесе до линьки (уд./мин)	ΔЧСС = (ЧССтест - ЧССпокой) до линьки, %	ЧСС в подвесе после линьки (уд./мин)	ΔЧСС (ЧССтест-ЧССпокой) после линьки, %
1	172.4 ± 5.6	207	170.3 ± 9.7	201
2	156.3 ± 9.7	188	155.7 ± 9.8	198
3	151.2 ± 8.1	196	155.5 ± 9.2	194
4	158.8 ± 9.3	216	169.3 ± 8.4	218
5	160.7 ± 8.1	196	165.2 ± 8.3	201
6	155.1 ± 8.8	198	157.2 ± 10.2	198
Среднее	158.8 ± 7.6	200.2 ± 9.8	162.5 ± 7.4	201.7 ± 8.4

Обсуждение

Многомесячная регистрация хронотропных характеристик кардиоактивности австралийских красноклешневых раков позволила проследить изменения в динамике их сердечной деятельности, обусловленные долговременным пребыванием в экспериментальных условиях, отличающихся по ряду факторов от естественных сезонных, влияющих на процессы репродукции и линьки. Наблюдаемые изменения кардиоактивности связаны с различными физиологическими состояниями животных, поскольку сердечно-сосудистая система с ее многоуровневой регуляцией представляет собой систему, конечным результатом деятельности которой является обеспечение заданного уровня функционирования целостного организма. В процессе акклимации организм проходит ряд стадий, на которых пытается приспособиться к новым для него условиям среды. По изменениям характеристик кардиоактивности раков *Cherax guadricarinatus* в процессе их акклимации к экспериментальным условиям, а именно к существенному ограничению жизненного пространства и одиночному содержанию, можно выявить три этапа. Первичным стрессовым воздействием на раков является хэндлинг. Реакция на хэндлинг – генерализованная реакция возбуждения, проявляющаяся в возникновении отчетливого двигательно-оборонительного поведения, сопровождающегося быстрым повышением ЧСС до максимальных значений, приблизительно в 3 раза больших по сравнению с ЧСС в покое. В ответ на новые условия среды или стрессовое воздействие наблюдались выраженные поведенческие реакции и изменения хронотропных характеристик кардиоактивности с постепенным восстановлением их до исходного состояния в процессе акклимации. Анализ кардиоактивности раков в течение 9 дней после помещения в аквариумы лабораторной установки показал, что после первичной реакции с максимально возможными значениями ЧСС состояние возбуждения сохраняется еще 2–3 суток, о чем свидетельствует, в частности, повышенный на 20–30 % уровень ЧСС оперативного покоя в дневное время, по сравнению с ЧСС, характерной для раков этого вида, размера и возраста. Затем ЧСС покоя снижается до 50–60 уд./мин в зависимости от индивидуальных особенностей раков, при этом характерный для данного вида суточный кардиоритм еще не выявляется. По-видимому, за этапом возбуждения следует этап оптимизации поведенческих и физиологических процессов и соответствующих им характеристик кардиоактивности раков и установления оптимального суточного ритма (рис. 2Б). Длительность этого этапа в нашем исследовании составила 6–7 дней. Стабилизация типичной для данного вида раков циркадианной ритмики с чередованием дневного периода покоя и ночной активности является показателем торможения оборонительного поведения и закрепления естественного суточного цикла, т. е. акклимации к новым для животного условиям среды. Известно, что раки, адаптированные к условиям обитания, как в естественных условиях, так и при длительном содержании в лабораторных условиях, демонстрируют

характерный для каждого вида циркадианный кардиоритм, даже если все параметры, которые могли бы повлиять на частоту сердечных сокращений, стандартизированы (Styrishave et al., 1995; Bojsen et al., 1998; Styrishave et al., 2007; Удалова и др., 2009). Нами впервые показано, что у акклимированных раков вида *C. quadricarinatus* устанавливается отчетливо выраженный суточный ритм кардиоактивности, характерный для высших раков, заключающийся в чередовании высоких значений ЧСС в ночное время и низких – в дневное. Указанные сдвиги количественных характеристик кардиоактивности отражают изменения в поведении раков, соответствующие переходу при наступлении темноты из состояния покоя в активное состояние. Такой переход отражает особенности поведения раков, связанные с их сумеречной активностью, особенностями организации их пищедобывательного поведения. Суточный ритм ЧСС, наблюдаемый нами у тропических красноклешневых раков, без сомнения, является проявлением характерного для Decapoda циркадианного ритма, синхронизированного с режимом искусственного освещения «день – ночь» (12С:12Т). Четко прослеживается его бимодальный характер, заключающийся в наличии двух пиков активности. Впервые модальность суточного ритма кардиоактивности раков была обнаружена и описана у красных болотных раков *Procambarus clarkii* (Pollard, Larimer, 1977). Кратковременный пик ЧСС, возникающий сразу после включения света, является рефлекторным ответом на свет, как и индуцированная локомоторная активность, связанная с попыткой спрятаться в убежище (Fingerman, Lago, 1957). Пик на выключение света считается циркадианным, так как он наблюдается и при свободно бегущем ритме с периодом, отличным от 24 часов (Pollard, Larimer, 1977). Такой суточный ритм раки демонстрировали на межлиночной стадии линочного цикла. С наступлением предлиночной стадии амплитудные показатели суточного ритма начинали изменяться, ЧСС покоя, неуклонно возрастая, достигала значений, характерных для состояния активности или стресса, и суточный ритм нивелировался полностью. При этом вариабельность ритма ЧСС существенно уменьшалась. Применение для анализа показателя метода вариационной пульсометрии СКО длительности кардиоинтервалов повышало надежность определения изменений в сердечном ритме (рис. 3). Линька у раков, как и у всех ракообразных, – доминирующий процесс в течение всей их жизни, прямо или косвенно влияющий на обмен, поведение, размножение и сенсорное восприятие (Passano, 1960). Процессу сбрасывания старого панциря предшествует длительная физиологическая подготовка, которая осуществляется на предлиночной стадии линочного цикла. Как известно (Drach, 1939), данная стадия делится на 4 этапа, на которых последовательно происходит частичная деградация экзоскелета и формирование новой кутикулы. Это осуществляется за счет процессов реабсорбции кальция от старой кутикулы, кальций переносится гемолимфой от экзоскелета к желудку, где происходит аккумулирование его в гастролитах (Ahearn et al., 2004). Стимулируя линьку у раков *C. guadricarinatus* удалением глазных стебельков, Шехтер с соавторами показали, что через два дня после активации начинали образовываться гастролиты в желудке и увеличивались с линейной скоростью в последующие 8 дней вплоть до момента самой линьки. Одновременно с этим плотность кутикулы оставалась почти постоянной на протяжении большей части предлиночной стадии, снижение плотности кутикулы было обнаружено за 3 дня до линьки (Shechter et al., 2008). Для осуществления транспорта кальция требуется большое количество энергии, которое обеспечивается за счет увеличения потребления кислорода, ЧСС и содержания гемоцианина в гемолимфе (Цукерсис, 1970; Черкашина, 2002; Сладкова, Холодкевич, 2011). Полученные нами данные по кардиоактивности раков указанного вида на предлиночной стадии хорошо согласуются с данными, полученными Шехтером с соавторами. За 8 дней до линьки заметно увеличивается ЧСС покоя, что обеспечивает процесс образования и роста гастролитов. А за 2.5–3 дня до линьки значения ЧСС держатся на максимальном уровне с высокой степенью ритмичности, что свидетельствует о высокой степени напряжения регуляторных систем и регуляции сердечного ритма животного центральным контуром, представляющим собой сложную многоуровневую систему

нейрогуморальной регуляции физиологических функций. Известно, что линочный цикл речных раков контролируется гормонально и зависит от ряда внутренних и внешних факторов (Aiken, Waddy, 1992). Температура и фотопериод являются двумя основными экологическими факторами, лежащими в основе периодичности репродуктивных и линочных циклов у ракообразных. Влияние этих факторов на линьки, воспроизводство и связанные с ними процессы обмена веществ у речных раков хорошо изучены, а также показано, что изменение температуры и светового периода являются факторами, стимулирующими линьку (Armitage et al., 1973; Rice, Armitage, 1974; Westin, Gydemo, 1986; Aiken, Waddy, 1990; Dube, Portelance, 1992). В настоящем исследовании и температура, и фотопериод были стабилизированы. Линочный цикл, по-видимому, контролировался в основном эндогенными факторами. Поскольку линька наблюдалась у всех раков в относительно близкий временной интервал, можно предположить наличие внутренней программы роста и развития животных, выработанной в процессе эволюции. В естественных условиях эта программа синхронизируется с сезонными изменениями абиотических факторов и имеет важное адаптационное значение. В литературе имеются данные о периодических линьках красноклешневых раков как в условиях естественной освещенности, так и в условиях постоянства температуры и фотопериода (Barki et al., 1997).

Заключение

Проводимый в начале исследования (сразу после акклимации) и в конце его тест на подвес показал, что функциональное состояние раков не изменилось в процессе длительного эксперимента, а характеристики кардиоактивности в тесте на подвес свидетельствуют о нормальном энергетическом статусе животного (Bamber, Depledge, 1997). Поэтому можно считать, что все полученные закономерности в кардиоактивности красноклешневых раков имеют физиологический характер. В естественных условиях обитания суточная ритмика с выраженным усилением кардиоактивности и локомоций в «ночное» время у всех изученных видов Decapoda является выработанной в ходе эволюции адаптацией к циклическим изменениям в течение суток освещенности и температуры окружающей среды, способствующей избеганию дневных хищников и снижению межвидовой конкуренции. На наш взгляд, как и для раков вида *Astacus leptodactylus* (Удалова и др., 2009; Кузнецова и др., 2010; Иванов и др., 2012), наличие суточного ритма кардиоактивности *C. guadricarinatus* может служить важным индикатором нормального физиологического состояния, здоровья этих животных и использоваться в качестве автоматического самоконтроля работоспособности БСРП, в которых они используются в качестве тест-организмов. В заключение отметим, что автоматическая индикация этого показателя в реальном времени для всех раков *C. guadricarinatus* является принципиально важной, так как в качестве тест-организмов во всех системах БСРП, в том числе системах биомониторинга качества биологически очищенных сточных вод, целесообразно использовать только здоровых животных.

Работа была выполнена с использованием оборудования Ресурсного центра «Обсерватория экологической безопасности» Научного парка СПбГУ.

Библиография

Баевский Р. М., Берсенева А. П. Оценка адаптационных возможностей организма и риска развития заболеваний . М.: Медицина, 1997. 235 с.

Иванов А. В., Холодкевич С. В., Куракин А. С. Самодиагностика биоэлектронных систем мониторинга окружающей среды в реальном времени // Системы контроля окружающей среды. 2012. № 17. С. 26–31.

Кузнецова Т. В., Сладкова С. В., Холодкевич С. В. Оценка функционального состояния раков в нормальной и токсической среде по их кардиоактивности и биохимическим показателям гемолимфы // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2010. Т. 46. № 3. С. 203–210.

Мельник Е. А., Рублевская О. Н., Панкова Г. А., Холодкевич С. В., Иванов А. В.,

Корниенко Е. Л., Сладкова С. В., Любимцев В. А., Куракин А. С. Биоэлектронная система контроля токсикологической безопасности биологически очищенных сточных вод // Водоснабжение и санитарная техника. 2013. № 1. С. 7–12.

Сладкова С. В., Сафронова Д. В., Холодкевич С. В. Изучение влияния изменений режимов освещенности, температуры и процесса кормления на кардиоактивность раков-биоиндикаторов в биоэлектронных системах мониторинга качества поверхностных вод // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. № 1. С. 137–149.

Сладкова С. В., Холодкевич С. В. Общий белок в гемолимфе раков*Pontastacus leptodactylus* как показатель функционального состояния животных и биомаркер качества среды обитания // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2011. Т. 47. № 2. С. 136–141.

Удалова Г. П., Холодкевич С. В., Сладкова С. В., Иванов А. В., Рымша В. А. Исследование циркадианной активности раков *Pontastacus leptodactylus* при их многомесячном содержании в протоке речной воды // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 2009. Т. 45. № 3. С. 304–312.

Федотов В. П., Холодкевич С. В., Строчило А. Г. Особенности активности сердца рака *Astacus astacus* в различных функциональных состояниях // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 2002. Т. 38. № 1. С. 36–44.

Холодкевич С. В. Волоконно-оптические дистанционные биосенсорные системы непрерывного биологического мониторинга качества поверхностных вод и донных отложений в реальном времени // Нефть и газ арктического шельфа – 2006: Материалы международной конференции, Мурманск, 15–17 ноября. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2006. С. 287–296.

Холодкевич С. В. Биоэлектронный мониторинг уровня токсичности природных и сточных вод в реальном времени // Экологическая химия. 2007. Т. 16. № 4. С. 223–232.

Цукерсис Я. М. Биология широкопалого рака . Вильнюс: Милятис, 1970. 204 с.

Черкашина Н. Я. Динамика популяций раков родов Pontastacus и Caspiastacus (Crustacea, Decapoda, Astacidae) и пути их увеличения . М.: Нацрыбресурс, 2002. 256 с.

Ahearn G. A., Mandal P. K., Mandal A. Calcium regulation in crustaceans during the molt cycle: a review and update // Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 2004. Vol. 137. P. 247–257.

Aiken D. E., Waddy S. L. Winter temperature and spring photoperiod requirements for spawning in the American lobster (Homarus americanus) // J. Shellfish Res. 1990. Vol. 9. P. 41–43.

Aiken D. E., Waddy S. L. The growth-process in crayfish // Rev. Aquat. Sci. 1992. Vol. 6. P. 335–381.

Armitage K. B., Buikema A. L., Willems N. J. The effect of photoperiod on organic constituents and molting of the crayfish Orconectes nais (Faxon) // Comp. Biochem. Physiol. 1973. Vol. 44(A). P. 431–456.

Bamber S. D., Depledge M. H. Responses of shore crabs to physiological challenges following exposure to selected environmental contaminants // Aquatic Toxicology. 1997. Vol. 40. P. 79–92.

Barki A., Levi T., Hulata G., Karplus I. Annual cycle of spawning and molting in the red-claw crayfish, Cherax quadricarinatus, under laboratory conditions // Aquaculture. 1997. Vol. 157. P. 239–249.

Bojsen B. H., Witthofft H., Styrishave B. In situ studies on heart rate and locomotor activity in the noble freshwater crayfish, *Astacus astacus* (L.) in relation to natural fluctuation in temperature and light intensity // Freshwater Biology. 1998. Vol. 39. P. 455–465.

Carreño-León D., Racotta-Dimitrov I., Casillas-Hernández R., Monge-Quevedo A., Ocampo-Victoria L., Naranjo-Páramo J., Villarreal H. Growth, metabolic and physiological response of juvenile Cherax quadricarinatus fed different available nutritional substrates // J. Aquac. Res. Development. 2014. Vol. 5. № 2. Doi:10.4172/2155-9546.1000220.

Depledge M. H. Disruption of circulatory and respiratory action in shore crabs Carcinus maenas (L.) exposed to heavy metal pollution // Comp. Biochem. Physiol. 1984. Vol. 78. P. 445–459.

Drach P. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés décapodes. Ann. Inst. Océanogr. Paris (Monaco), 1939. 19. pp. 103–391.

Dubé P., Portelance B. Temperature and photoperiod effects on ovarian maturation and egg laying of the crayfish Orconectes limosus // Aquaculture. 1992. Vol. 102. P. 161–168.

Fingerman M., Lago A. D. Endogenous twenty four hour rhythms of locomotor activity and oxygen consumption in the crayfi sh Orconectes clypeatus // The American Midland Naturalist. 1957. Vol. 58. P. 383–393.

Ghanawi J., Saoud I. P. Molting, reproductive biology, and hatchery management of red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens 1868) // Aquaculture. 2012. Vol. 358–359. P. 183–195.

Kholodkevich S. V., Ivanov A. V., Kurakin A. S., Kornienko E. L., Fedotov V. P. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations // J. Environmental Bioindicators. 2008. Vol. 3. № 1. P. 23–34.

Kozák P., Kuklina I. Crayfish as tools of water quality monitoring // Freshwater Crayfish: A Global Overview / CRS Press, eds. T. Kawai, Z. Faulkes, G. Scholtz. Boca Raton, 2016. P. 275–298.

Nakayama S. M., Ikenaka Y., Muzandu K,. Choongo K., Oroszlany B., Teraoka H., Mizuno N., Ishizuka M. Heavy metal accumulation in lake sediments, fish (Oreochromis niloticus and Serranochromis thumbergi), and crayfish (Cherax quadricarinatus) in Lake Itezhi-tezhi and Lake Kariba, Zambia // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2010. Vol. 59. № 2. P. 291–300.

Passano L. M. Molting and its control // Physiology of Crustacea. 1960. Vol. 1. P. 473–536.

Pollard T. G., Larimer J. L. Circadian rhythmicity of heart rate in the crayfish, Procambarus clarcii // Comp. Biochem. Physiol. 1977. Vol. 57(A). P. 221–226.

Reynolds J., Souty-Grosset C. Management of Freshwater Biodiversity. Cambridge: University press, 2012. 374 p.

Rice P. R., Armitage K. B. The effect of photoperiods on oxygen consumption of the crayfish Orconectes nais (Faxon) // Comp. Biochem. Physiol. 1974. Vol. 47(A). P. 261–270.

Shechter A., Berman A., Singer A., Freiman A., Grinstein M., Erez J., Aflalo E. D., Sagi A. Reciprocal Changes in Calcification of the Gastrolith and Cuticle During the Molt Cycle of the Red Claw Crayfish Cherax quadricarinatus // Biol. Bull. 2008. Vol. 214. P. 122–134.

Styrishave B., Rasmussen A. D., Depledge M. H. The influence of bulk and trace metals on the circzdian rhythm of heart rates in freshwater crayfish Astacus astacus // Marine Pollution Bulleten. 1995. Vol. 31. № 1–3. P. 87–92.

Styrishave B., Bojsen B. H., Witthofft H., Andersen O. Diurnal variations in physiology and behaviour of the noble crayfish Astacus astacus and the signal crayfish Pacifastacus leniusculus // Marine and Freshwater Behaviour and Physiology. 2007. Vol. 40. № 1. P. 63–77.

Westin L., Gydemo R. Influence of light and temperature on reproduction and moulting frequency of the crayfish, Astacus astacus L. // Aquaculture. 1986. Vol. 52. P. 43–50.

CARDIAC ACTIVITY OF CRAYFISH CHERAX QUADRICARINATUS (VON MARTENS 1868) IN DIFFERENT PHYSIOLOGICAL STATES

SLADKOVA Svetlana	*Scientific Research Centre for Ecological Safety, Russian Academy of Sciences; Saint-Petersburg State University (Saint-Petersburg, Korpusnaya st., 18 ; Saint-Petersburg, Universitetskaya nab., 7-9), sladkova_sv1@mail.ru*
KHOLODKEVICH Sergey	*Scientific Research Centre for Ecological Safety, Russian Academy of Sciences; Saint-Petersburg State University (Saint-Petersburg, Korpusnaya str., 18; Saint-Petersburg, Universitetskaya nab., 7-9), kholodkevich@mail.ru*
SAFRONOVA Dar	*Saint-Petersburg State University (Saint-Petersburg, Universitetskaya nab., 7-9), dollydolly@mail.ru*
BORISOV Rostislav	*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (Moscow, Krasnosel), borisovrr@mail.ru*

Keywords:
crayfish Cherax quadricarinatus, cardiac activity, circadian rhythm, molting

Reviewer:
N. Y. Koryagina

Received on:
21 March 2017
Published on:
28 October 2017

Summary: Diurnal cardiac rhythm of crayfish Cherax quadricarinatus was studied. Crayfish were contained in laboratory conditions with the following illumination mode: 12 hours of light, 12 hours of darkness. Real-time heart rate was recorded non-invasively for several months using the original fiber-optic method. It was stated that after a certain period of acclimation a pronounced diurnal rhythm was established in crayfish. It changes during the pre-molting stage of the molting cycle and disappears completely within 3-5 days immediately preceding molting. It was shown that changes in the chronotropic characteristics of cardiac activity such as cardiac rhythm found in these experimental conditions could serve as reliable criteria for the assessment of the functional state of the crayfish, which is used as a test-organism for the assessment of surface waters ecological state.

Андреев В. П., Соболев П. С., Попова Г. Н. Новые типы субстратов пероксидаз // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 54–65. DOI: 10.15393/j1.art.2017.4001

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 547.979.733

НОВЫЕ ТИПЫ СУБСТРАТОВ ПЕРОКСИДАЗ

АНДРЕЕВ Владимир Петрович	*д. х. н., Петрозаводский государственный университет (185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33), 16862.10.ns@gmail.com*
СОБОЛЕВ Павел Сергеевич	*к. х. н., Петрозаводский государственный университет (185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33), ternei@pochta.ru*
ПОПОВА Галина Николаевна	*Петрозаводский государственный университет (185910, Россия, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33), gallina92@mail.ru*

Ключевые слова: пероксидазы, гетероароматические N–оксиды, фенолы, анилины, пропаргиланилины, электронная спектроскопия

Аннотация. Методом электронной спектроскопии исследованы реакции пероксидаз растений с различными классами органических соединений: стирильных производных гетероароматических N-оксидов, фенолов и анилинов. Обсуждаются изменения спектров при окислении ферментом в зависимости от структуры субстрата. N-Оксид 4-(4'-диметиламиностирил)пиридина предлагается в качестве удобного стандарта при определении пероксидазной активности.

Рецензент:
В. А. Илюха

Получена:
01 мая 2015 года
Подписана к печати:
28 октября 2017 года

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Основная функция пероксидазы – защитная: окисление химических соединений за счет кислорода перекиси с образованием промежуточных комплексов, обладающих различными спектральными характеристиками (Андреева, 1988; Анджана, 2007; Айзенштадт, Боголицын, 2009).

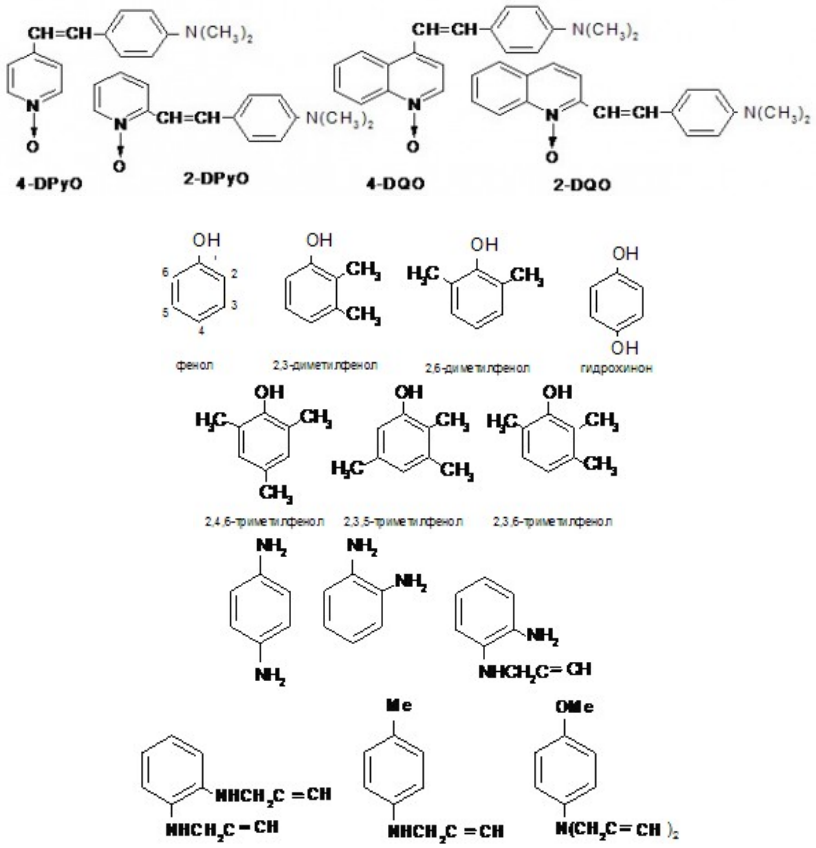
Исследователи неоднократно отмечали появление окрашивания при действии системы пероксидазы на некоторые амины и фенолы, однако обычно они рассматривали эти реакции лишь как качественные пробы на пероксидазу и не пытались определить природу продуктов.

Подчеркнем, что к настоящему времени набор классов субстратов для пероксидаз довольно ограничен и структура продуктов реакций выявлена лишь для небольшого числа случаев (Газарян, 2006). Поэтому в данной статье мы попытались с помощью метода электронной спектроскопии расширить круг соединений, с которыми могут взаимодействовать подобные ферменты, и предложить новые субстраты, пригодные для разработки удобных аналитических методов определения активности пероксидаз. Одновременно с этим мы выяснили, с какими субстратами

осуществляются наиболее быстрые видимые изменения в электронных спектрах для исследования в дальнейшем механизмов реакций и разработки «зеленых» методов препаративных синтезов продуктов реакций.

Материалы

Исследования выполнены с использованием стирильных диметиламинопроизводных N-оксидов пиридинов и хинолинов 4-DPyO, 2-DPyO, 4-DQO, 2-DQO (Андреев, Соболев, 2015), фенолов с различным числом и положением метильных групп, 3-аминофенолом, орто- (о-ФДА) и пара- (п-ФДА) фенилендиаминами, пара-метокси- и пара-нитроанилинами, а также такими их ацетиленовыми аналогами, как N-пропаргил- (о-ПФДА) и N,N’-дипропаргил- (о-ДПФДА) орто-фенилендиаминами, пара-метилпропаргиланилином (п-МПА) и пара-метоксидипропаргиланилином (п-МДПА).



п-ФДА о-ФДА о-ПФДА о-ДПФДА п-МПА п-МДПА

Ацетиленовые амины синтезировали, как описано в работах (Андреев и др., 1979; Андреев и др., 2014), гетероароматические N-оксиды – в работе (Андреев и др., 2011). Эксперименты с растениями выполнены в июне – августе 2014 г. Активность препарата пероксидазы хрена фирмы «Диа-М» (удельная активность 100 ед./мг) имела RZ = 1.4 (RZ – отношение A403/A280, характеризующее процент включения гемина в апо-пероксидазу). В опытах с коммерческим препаратом пероксидазы хрена конечные концентрации веществ в 2.04 мл пробы составляли: $2 \cdot 10^{-5}$ М 4-DPyO, фенолов или анилинов, 0.002% ($5.88 \cdot 10^{-4}$ моль/л) H_2O_2 и 0.03 мкг/мл ($7.41 \cdot 10^{-10}$ моль/л) пероксидазы хрена.

Растительный материал (100 мг) растирали в ступке с 5 мл фосфатного буфера pH 7.2–7.4. Полученную массу переносили в мерную колбу на 50 мл, разбавляли буфером и через 15 минут фильтровали (ссылка 16). При определении активности пероксидаз из тканей растительного материала реакционная смесь (2.04 мл) содержала: 0.2 мл фильтрата, 40 мкл 0.3 % H_2O_2, $3 \cdot 10^{-6}$ М раствор 4-DPyO или 2·10-5 М раствор 2,6-диметилфенола в фосфатном буфере.

Методы

Активность пероксидаз тканей растений рассчитывали спектрофотометрически на основании результатов 2–3 параллельных опытов по формуле (ссылка 16):

$$A = D' \cdot N / m \cdot l,$$

где D' – скорость изменения оптической плотности (ед. опт. плотности/мин) (при 384 нм для 4-DPyO и при 420 нм для 2,6-диметилфенола),

N – разведение (10),

m – сырая масса навески [г].

Электронные спектры снимали в кварцевых кюветах толщиной 1 см на приборе СФ 2000-02 против буферного раствора.

Результаты

Нами показано, что в электронных спектрах поглощения (ЭСП) 4-DPyO в процессе реакции с пероксидазой хрена исчезает полоса поглощения около 384 нм и появляется новая при 260 нм (рис. 1а). Для сравнения на рис. 1б приведено изменение ЭСП 4-DPyO при взаимодействии с пероксидазами экстракта плода редьки.

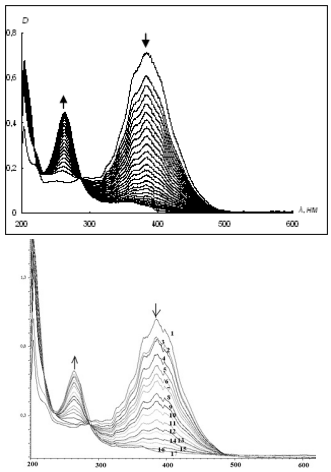


Рис. 1. Изменение ЭСП реакционной смеси, содержащей перекись водорода а) 4-DPyO (20 мкМ) и пероксидазу хрена, в течение 1 часа и б) 4-DPyO (3 мкМ) и экстракт корня редьки – в течение 1.5 часа (с экстрактом листьев маранты беложильчатой реакция заканчивается в течение 8 мин)

Fig 1. Change of the electronic spectra of the reaction mixture containing hydrogen peroxide a) 4-DPyO (20 μm) and horseradish peroxidase for 1 hour and б) 4-DPyO (25 μm) and the extract of radish root for 1.5 hours (with the extract of Maranta leuconeura leaves the reaction ends within 8 min)

Обычно при определении пероксидазной активности в качестве субстратов используют гваякол или бензидин. Отметим (Андреев и др., 2011), что в этих случаях можно наблюдать только, как накапливаются продукты реакции (ди-, три-, тетра- (и т. д.) меры гваякола) либо расходуется субстрат (бензидин). При применении 4-DPyO (рис. 1) наличие изобестической точки указывает на то, что идет лишь одна реакция с количественным превращением субстрата в какое-то соединение, природа которого пока неизвестна. Ввиду того, что в данном случае скорость реакции можно оценивать методом ЭСП как по исчезновению исходного соединения с низкой (3–20 мкмоль) концентрацией, так и по накоплению продукта реакции, мы рекомендуем использовать 4-DPyO как очень удобный стандартный субстрат при определении пероксидазной активности.

В случае 2-DPyO, 4-DQO и 2-DQO изменения в ЭСП в общем похожи на те, что происходят с 4-DPyO, но с последним соединением реакция заканчивается лишь за 1–2 дня. С незамещенными же стерильными аналогами (N-оксиды 4-стирилпиридина, 2- и 4-стирилхинолина), а также содержащими метокси- или нитрогруппы (N-оксиды 4-(4-

метоксистирил)пиридина, 2-(2,4-диметоксистирил)- и 4-(4-нитростирил)хинолина) пероксидаза хрена реагирует очень медленно либо никак (Андреев и др., 2011).

С такими субстратами, как 2,4,6-, 2,3,5- и 2,3,6-триметилфенол, в течение 10 часов отмечаются очень слабые изменения в электронных спектрах реакционной смеси, лишь через сутки немного возрастает интенсивность максимума при 270 нм. На наш взгляд, препятствием реакции являются стерические факторы со стороны метильных групп, не позволяющие образующимся радикалам участвовать в цепной полимеризации с образованием лигниноподобных веществ.

В случае 2,3- и 3,4-диметилфенолов в течение суток довольно быстро увеличивается интенсивность максимумов при 270 нм, но затем она начинает падать (рис. 2а), в то время как в длинноволновой области наблюдается постоянное увеличение интенсивности «хвоста», имеющего тонкую структуру.

На рис. 2–8 цифрами 1 и 2 отмечены соответственно кривые поглощения растворов субстрата и его смеси с пероксидазами в фосфатном буферном растворе (pH 7.2–7.4).

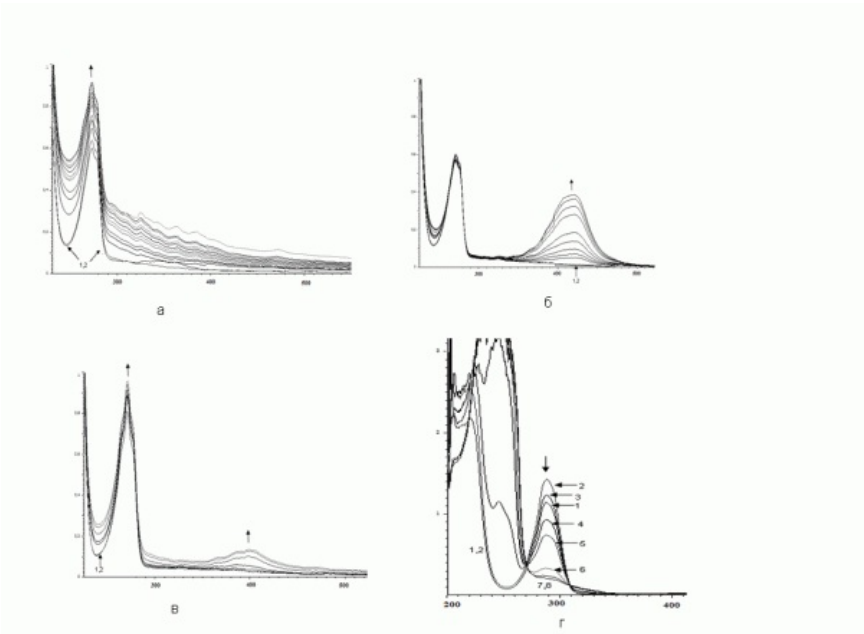


Рис. 2. Изменение ЭСП реакционной смеси (зависимость D от λ), содержащей пероксидазу хрена и (а) 2,3-диметилфенол (4.5 часа), (б) 2,6-диметилфенол (2.5 часа), (в) фенол (1 час), (г) гидрохинон (1 час)

Fig 2. Change of the electronic spectra of the reaction mixture (the dependence of D -λ) containing horseradish peroxidase and (а) 2,3-dimethylphenol (4.5 hours); (б) 2,6-dimethylphenol (2.5 hours), (в) phenol (1 hour), (г), hydroquinone (1 hour)

Поведение 2,6-диметилфенола (рис. 2б; при использовании экстракта листьев маранты беложильчатой вид ЭСП такой же, но реакция проходит в течение 3–4 часов) является принципиально иным – слабое изменение интенсивности пика при 270 нм и сильное увеличение при 420 нм. Этот субстрат также может быть использован в качестве стандартного при определении пероксидазной активности. Незамещенный фенол вступает в реакцию подобным же образом, но гораздо медленнее (в течение 1 часа в ЭСП происходят небольшие по сравнению с 2,6-диметилфенолом изменения; рис. 2в). Различие в реакционной способности этих двух субстратов может быть обусловлено тем, что в 2,6-диметилфеноле по сравнению с незамещенным фенолом имеются две электронодонорные алкильные группы, хотя наиболее реакционно способное пара-положение является пространственно доступным в них в одинаковой степени.

Двухатомный фенол гидрохинон (рис. 2г) показывает более сложное изменение

электронных спектров, что показано с помощью цифр. При добавлении к субстрату (кривая 1) пероксидазы хрена возрастает оптическая плотность раствора при 288 нм (образование ферментсубстратного комплекса (кривая 2)), но она со временем постепенно уменьшается в присутствии перекиси водорода (кривые 3–8). Однако при 246 нм, наоборот, происходит увеличение интенсивности поглощения света. Гидрохинон – единственное соединение в рассматриваемом ряду, которое может легко окисляться до хинона, и, по-видимому, изменения спектров связаны с подобным превращением.

При использовании в качестве субстрата орто-фенилендиамина в ЭСП реакционной смеси в течение 1.5 часа наблюдается увеличение интенсивности поглощения света при 259 нм и 410 нм и уменьшение при 210 нм (рис. 3).

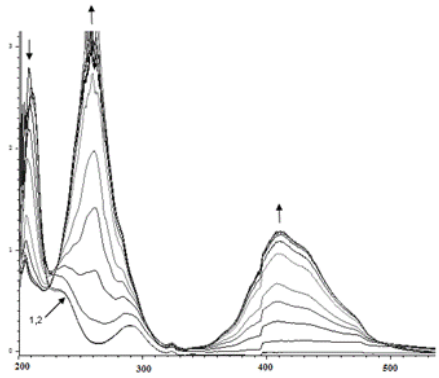
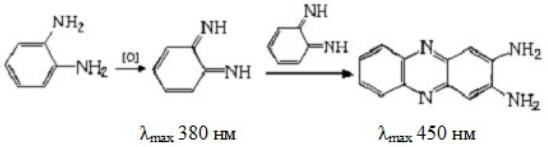


Рис. 3. Изменение ЭСП реакционной смеси (зависимость D от λ), содержащей орто-фенилендиамин, пероксидазу хрена и перекись водорода в течение 1.5 часа

Fig 3. Change of the electronic spectra of the reaction mixture (the dependence of D-λ) containing ortho-phenylendiamine, horseradish peroxidase and hydrogen peroxide for 1.5 hours

Согласно литературным данным (Кирейко и др., 2006), конечным продуктом окисления о-ФДА является 2,3-диаминофеназин, окрашенный в желто-оранжевый цвет:



При недостатке субстрата – окислителя H_2O_2 (соотношение концентраций восстановителя и окислителя 10:1) в спектре поглощения продуктов реакции вначале проявляется максимум, соответствующий промежуточному продукту окисления о-ФДА при 380 нм, который со временем переходит в максимум основного продукта (Кирейко и др., 2006).

В случае реакции с пара-фенилендиамином (рис. 4, с = $2 \cdot 10^{-5}$ М) реакция идет иначе: в течение первых 23 минут увеличивается оптическая плотность раствора при 256 нм и 324 нм (в присутствии перекиси водорода наблюдается батохромный сдвиг полос поглощения о-фенилендиамина). Затем интенсивность первого пика начинает уменьшаться, указывая на то, что с первоначально образующимся продуктом реакции начинают происходить какие-то дальнейшие превращения. При этом появляется новая полоса поглощения при 280 нм.

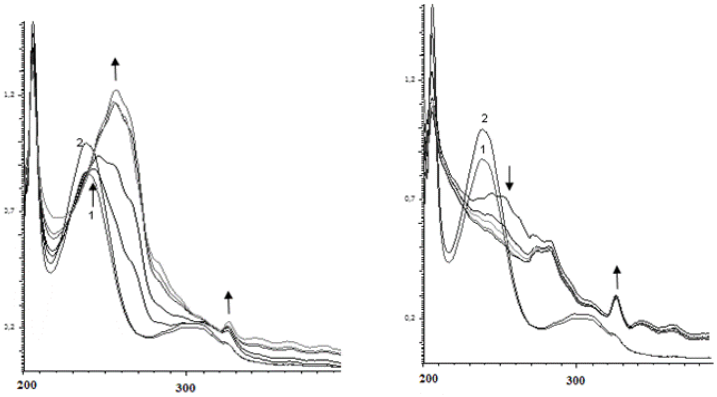
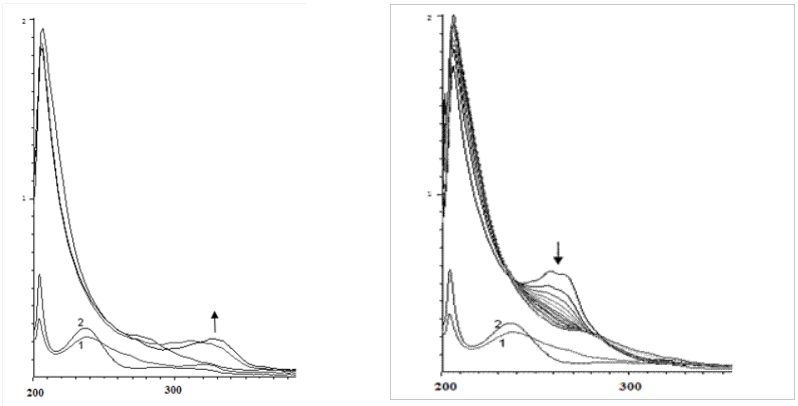


Рис. 4. Изменение ЭСП реакционной смеси, содержащей пара-фенилендиамин (с = $2 \cdot 10^{-5}$ М), пероксидазу хрена и перекись водорода в течение а) первых 23 мин; б) от 23 мин до 4 часов

Fig 4. Change of the electronic spectra of the reaction mixture (the dependence of D -λ) containing ortho-phenylendiamine (с = $2 \cdot 10^{-5}$ М) , horseradish peroxidase

and hydrogen peroxide a) for the first 23 minutes; б) from 23 min to 4 hours

При более низкой концентрации субстрата и фермента (рис. 5, с = $7 \cdot 10^{-6}$ М) наблюдается несколько иная картина: в течение 1.5 часа происходит уменьшение оптической плотности при 257 нм, а на следующий день при комнатной температуре появляется пик при 313 нм, который на третий день смещается до 327 нм.



а б

Рис. 5. Изменение ЭСП реакционной смеси, содержащей пара-фенилендиамин (с = $7 \cdot 10^{-6}$ М), пероксидазу хрена и перекись водорода в течение а) первых 1.5 часа; б) от 1.5 часа до 3 суток

Fig 5. Change of the electronic spectra of the reaction mixture (the dependence of D -λ) containing ortho-phenylendiamine (c = $2 \cdot 10^{-5}$ M), horseradish peroxidase and hydrogen peroxide a) for the first 1.5 hours; б) from 1.5 hours to 3 days

Таким образом, взаимное положение аминогрупп в бензольном кольце, по-видимому, не только определяет скорость, но и направление реакции с участием пероксидазы хрена.

Мы не нашли литературных данных, касающихся структуры конечных продуктов превращения пара-фенилендиамина, и в дальнейшем предполагаем выделить их и исследовать различными физико-химическими методами.

Далее мы изучили изменения ЭСП реакционных смесей, содержащих моно- или дипропаргил-орто-фенилендиамина.

При взаимодействии N-пропаргил-орто-фенилендиамина с пероксидазой хрена и перекисью водорода в течение 2.5 часа происходит увеличение пиков при 273 нм и 468 нм (рис. 6).

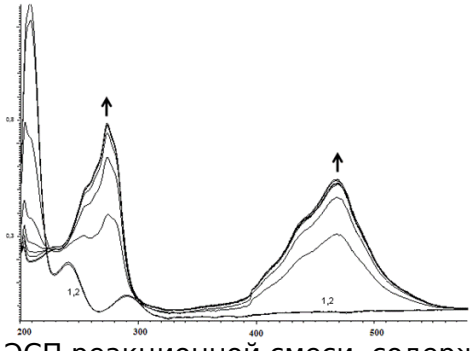


Рис. 6. Изменение ЭСП реакционной смеси, содержащей N-пропаргил-орто-фенилендиамин, пероксидазу хрена и перекись водорода, в течение 2.5 часа

Fig 6. Change of the electronic spectra of the reaction mixture (the dependence of D-λ) containing N-propargyl-ortho-phenylendiamine, horseradish peroxidase and hydrogen peroxide for 2.5 hours

В ЭСП реакционной смеси, содержащей N,N’-дипропаргил-орто-фенилендиамин (рис. 7), в течение 2.5 часа наблюдается увеличение оптической плотности при 290 нм

и 476 нм. В течение следующих суток при комнатной температуре никаких видимых изменений не происходит.

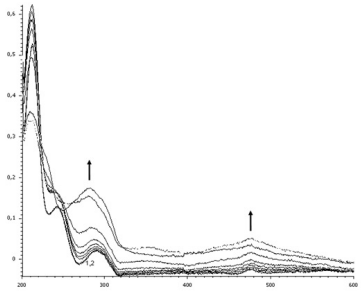


Рис. 7. Изменение ЭСП реакционной смеси, содержащей N,N’-дипропаргил-орто-фенилендиамин, пероксидазу хрена и перекись водорода, в течение 2.5 часа

Fig 7. Change of the electronic spectra of the reaction mixture (the dependence of D -λ) containing N,N’-dipropargyl-ortho-phenylendiamine, horseradish peroxidase and hydrogen peroxide for 2.5 hours

В ЭСП реакционных смесей, содержащих в качестве субстратов пара-метилпропаргиланилин или пара-метоксидипропаргиланилин, реакция идет очень медленно и через 15 минут прекращается.

Следует отметить, что во время реакции пероксидазы хрена с анилинами, не содержащими тройных связей, такими как 3-аминофенол (рис. 8а, увеличение интенсивности полосы поглощения при 286 нм) и пара-нитроанилин (рис. 8б, уменьшение оптической плотности при 382 нм), изменения в ЭСП осуществляются несколько быстрее.

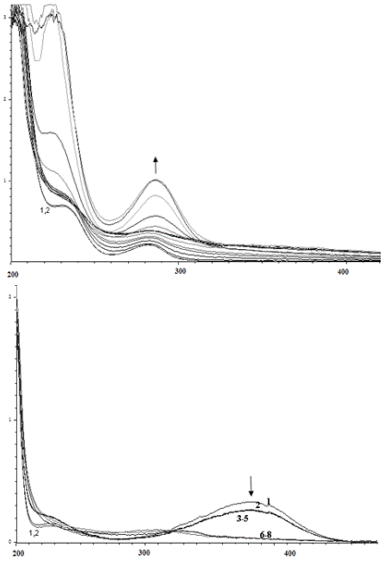


Рис. 8. Изменение ЭСП реакционной смеси, содержащей пероксидазу хрена, перекись водорода и (а) 3-аминофенол (10 дней) или (б) пара-нитроанилин (сутки)

Fig 8. Change of the electronic spectra of the reaction mixture (the dependence of D-λ) containing horseradish peroxidase, hydrogen peroxide and (a) 3-aminophenol (10 days) or (б) para-nitroaniline (1 day)

Ввиду того, что мы предлагаем 4-DPyO и 2,6-диметилфенол использовать в качестве стандартных субстратов при определении пероксидазной активности, мы сравнили методом электронной спектроскопии скорость реакции этих соединений с пероксидазами, присутствующими в экстракте из листьев маранты беложильчатой *(Maranta leuconeura)*. Оказалось, что активность пероксидаз в данном случае (таблица) по отношению к 4-DPyO (38.8 (ед. опт. плотности/мин/г (сырой ткани)) является

максимальной в ряду исследованных нами растений и даже значительно выше, чем у классически используемого для этих целей хрена (корень – 6.40, листья – 6.48). Однако с 2,6-диметилфенолом пероксидазы из листьев этого растения реагируют в 15 раз медленнее (2.3 (ед. опт. плотности/мин/г (сырой ткани)).

Таблица. Активность пероксидаз растений по отношению к 4-DPyO в фосфатном буфере pH 7.2–7.4 при комнатной температуре, A (ед. опт. плотности/мин/г (сырой ткани))

Растение	активность (A)
листья маранты беложильчатой (*Maranta leuconeura*)	38.8
листья хрена (*Armoracia rusticana*)	6.48
корень хрена (*Armoracia rusticana*)	6.40
плод редьки (*Raphanus sativus*)	4.17
плоды редиса (*Raphanus sativus L. Var radicula*)	2.59
корень ромашки пахучей (*Matricaria discoidea*)	1.07
листья лопуха (*Arctium lappa*)	0.61
листья ромашки пахучей (*Matricaria discoidea*)	0.60
листья редиса (*Raphanus sativus L. Var radicula*)	0.39
листья щавеля кислого (*Rumex acetosa (L*))	0.39
стебель ромашки пахучей (*Matricaria discoidea*)	0.33
плод огурца (*Cucumis sativus*)	0.17
плоды картофеля (*Solanum tuberosum*)	0.15
стебель трехреберника пахучего (*Tripleurospermum inodorum*)	0.14
листья крапивы двудомной (*Urtica dioica)*	0.11
цветы одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*)	0.10
листья одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*)	0.10

Наименьшей активностью по отношению к 4-DPyO (см. таблицу) обладают пероксидазы цветов одуванчика и листьев крапивы (0.1–0.11 (ед. опт. плотности/мин/г (сырой ткани)).

Обсуждение

К сожалению, в отличие от органической химии, в которой пути окисления фенолов и анилинов разнообразными окислителями очень подробно исследованы, в биохимии структура продуктов их окисления во многих случаях не известна; обычно изучается лишь скорость исчезновения реагента.

Особый интерес представляют оксидоредуктазные ферменты, из которых лакказа и пероксидаза являются наиболее доступными (Куприянович, 2009; Рогожин, 2004). Субстратная специфичность этих ферментов позволяет вовлекать в реакции окисления широкий ряд соединений, включая 2,4-замещенные дифенолы, аминофенолы, ароматические амины, полифенолы и полиамины. При этом для ряда анилинов и фенолов были проведены кинетические исследования (Dunford, Aderian, 1986; Rodriguez-Lopez et al., 2000; Sakurada et al., 1990) и показано, что скорость реакции описывается корреляционными уравнениями типа уравнения Гаммета (Андреев, Соболев, 2012; Андреев, Соболев, 2015).

На основании выполненного нами к настоящему времени эксперимента можно

сделать вывод о том, что скорость и направление реакции окисления субстратов пероксидазами зависит от их класса (гетероароматический N-оксид, фенол или анилин) и определяется числом атомов водорода при аминогруппе, донорно-акцепторными свойствами заместителей в бензольном кольце анилина или фенола и взаимным расположением амино- и гидроксильных групп. Выявлены соединения, с которыми реакции идут достаточно быстро.

По-видимому, направление реакции в фосфатном буфере pH 7.2–7.4 не зависит от природы растения и типа его частей, но ее скорость может изменяться до 40 раз (см. таблицу).

Заключение

В результате исследования обнаружены новые типы превращений гетероароматических N-оксидов, анилинов и фенолов под действием растительных пероксидаз. Продукты превращений могут быть получены экологически безопасными методами (с использованием растительных ферментов). N-Оксид 4-(4'-диметиламиностирил)пиридина и 2,6-диметилфенол (с экстрактом листьев маранты беложильчатой реакция идет в 15 раз медленнее) предлагаются нами в качестве удобных субстратов при определении пероксидазной активности в фосфатном буфере в диапазоне pH 7.2–7.4.

Библиография

Айзенштадт М. А., Боголицын К. Г. Пероксидазное окисление лигнина и его модельных соединений // Химия растительного сырья. 2009. № 2. С. 5–18.

Анджана Г. Изоформы пероксидаз и кодирующие их РНК в листьях подсолнечника после заражения // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 4. С. 579–583.

Андреев В. П., Ремизова Л. А., Утсаль О. Г., Фаворская И. А. Пропаргилирование первичных и вторичных аминов // Журнал органической химии. 1979. Т. 15. Вып. 3. С. 467–471.

Андреев В. П., Соболев П. С., Зайцев Д. О., Галибина Н. С., Зыкина Н. С., Плясунова Л. Ю., Романова М. И. Взаимодействие Zn-ТФП, бромистого пропаргила и пероксидазы хрена с анилинами // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2011. № 6. С. 7–15.

Андреев В. П., Соболев П. С. Количественные корреляции, связывающие взаимодействие Zn(II)-тетрафенилпорфина и пероксидазы хрена с аминами // Биоорганическая химия. 2012. Т. 38. № 2. С. 242–250.

Андреев В. П., Соболев П. С., Зайцев Д. О., Визер С. А., Ержанов К. Б., Тафеенко В. А. Нуклеофильность N-пропаргиланилинов в процессах координации с Zn-тетрапорфирином в хлороформе // Журнал общей химии. 2014. Т. 84. № 8. С. 1378–1387.

Андреев В. П., Соболев П. С. Молекулярные комплексы металлопорфиринов как модельная система исследования донорно-акцепторных взаимодействий n,v-типа . Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 2015. 355 с.

Андреева В. А. Фермент пероксидаза: участие в защитном механизме растений . М.: Наука, 1988. 128 с.

Газарян Г. Особенности структуры и механизма действия пероксидаз растений // Биоорганическая химия. 2006. Т. 32. № 1. С. 80–86.

Куприянович Ю. Н. Ферментказализируемое окисление замещенных фенолов: автореф. дис. … канд. хим. наук . Иркутск, 2009. 18 с.

Определение активности пероксидазы. URL: https://docviewer.yandex.ru/url=http%3A%2F%2Fplantphys.bio.msu.ru%2Feducation%2Frespiration.doc&name=respiration.doc&lang=ru&c=5830a05f8ee5 (дата обращения 19.11.2016).

Рогожин В. В. Пероксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов . СПб.: ГИОРД, 2004. 240 с.

Dunford H. B., Aderian A. J. Hammett ρσ correlation for reactions of horseradish peroxidase compound II with phenols // Arch. Biochem. Biophys. 1986. Vol. 251. P. 536–542.

Rodriguez-Lopez J. N., Gilabert M. A., Tudela J., Thorneley R. N. F., Garcia-Canovas F. Reactivity of horseradish peroxidase compound II toward for a two-step mechanism // Biochem. 2000. Vol. 39. P. 13201–13209.

Sakurada J., Sekiguchi R., Sato K., Hosoya T. Kinetic and molecular orbital studies on the rate of oxidation of monosubstituted phenols and anilines by horseradish peroxidase compound II // Biochem. 1990. Vol. 29. P. 4093–4098.

Andreev V. P., Sobolev P. S., Popova G. N. New types of peroxidase substrates // Principy èkologii. 2017. № 3. P. 54–65.
DOI: 10.15393/j1.art.2017.4001

NEW TYPES OF PEROXIDASE SUBSTRATES

ANDREEV Vladimir Petrovich	*DSc, Petrozavodsk State University (33, Lenin st., 185910, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia), 16862.10.ns@gmail.com*
SOBOLEV Pavel Sergeevich	*PhD, Petrozavodsk State University (33, Lenin st., 185910, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia), ternei@pochta.ru*
POPOVA Galina Nikolaevna	*Petrozavodsk State University (33, Lenin st., 185910, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia), gallina92@mail.ru*

Keywords:
Peroxidases, heteroaromatic N-oxides, phenols, anilines, propargylanilines, electronic spectroscopy

Summary: The reactions of plants peroxidases with different classes of organic compounds (styryl derivatives of heteroaromatic N-oxides, phenols and anilines) are investigated using the method of electronic spectroscopy. The variations of spectrum during oxidation by enzyme depending on the structure of a substrate are discussed. N-Oxide 4-(4’-dimethylaminostyryl) pyridine is proposed as a convenient standard for the determination of peroxidase activity.

Reviewer:
V. A. Ilyukha

Received on:
01 May 2015
Published on:
28 October 2017

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

УДК 631.421+622.882

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТВЕРДОСТИ РЕКУЛЬТИВИРУЕМЫХ ПОЧВ

ЖУКОВ Александр Викторович — *доктор биологических наук, Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара (Украина, 49010, г. Днепр, пр. Гагарина, 72), zhukov_dnepr@rambler.ru*

ЗАДОРОЖНАЯ Галина Александровна — *кандидат биологических наук, Днепропетровский национальный университет им. Олеся Гончара (Украина, 49010, г. Днепр, пр. Гагарина, 72), zadorojhnayagalina@gmail.com*

Ключевые слова: твердость почвы, экоморфический анализ, техноземы, многомерное шкалирование

Рецензент: О. Г. Лопатовская

Получена: 14 февраля 2017 года
Подписана к печати: 28 октября 2017 года

Аннотация. Исследована пространственная неоднородность дерново-литогенной почвы на лесовидных суглинках участка рекультивации Никопольского марганцево-рудного бассейна в г. Покров (Украина) по показателям твердости. Проведен экоморфический анализ растительности участка. Путем неметрического многомерного шкалирования осуществлена ординация данных твердости почвы. Применен трехмерный вариант многомерного шкалирования. Выделены характерные для изученной почвы типы распределения твердости по профилю. Взаимосвязь варьирования твердости почвы и факторов окружающей среды установлена при использовании фитоиндикационных шкал. Для получения наибольшей ранговой корреляции использовали матрицу на основе расстояния Махаланобиса с показателями, предварительно стандартизованными к диапазону 0–1. Установлено, что факторами, формирующими первую ординационную ось экологического пространства, являются аэрация почвы, омброрежим и континентальность климата. Второе измерение определяют вариации влажности почвы. Наиболее высокое значение в формировании третьей ординационной оси имеют шкалы терморежима и освещения. С помощью техники пространственного анализа данных (PCNM) выделены пространственные структуры на разных масштабных уровнях и определены процессы, лежащие в основе их формирования.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Существование закономерной неоднородности почв на небольших пространствах является доказательством множественности строения и свойств почв и следствием разнонаправленного действия факторов почвообразования и особенно сложных и противоречивых взаимосвязей почвенного тела с растительностью и климатом (Михеева, 2005; Пліско, Трускавецький, 2010; Задорожна, 2012). Наблюдаемая пространственная структура представляет собой результат дополняющих друг друга причин абиотического, биологического и исторического характера и проявляется на различных масштабных уровнях (Dray et al., 2006; Jiménez Juan et al., 2014). Пространственная неоднородность почв нарушенных промышленностью земель является актуальным предметом научных исследований в связи с возрастающей

интенсивностью антропогенного пресса и вопросами хозяйственного назначения нарушенных территорий (Ворон, 2010).

По В. И. Вернадскому, жизнь развивается в совокупном единстве среды и населяющих ее организмов (Вернадский, 1960). Отношения организма и среды системны, в них действует принцип экологического соответствия: форма существования организма всегда соответствует условиям жизни (Реймерс, 1975; Глухов и др., 2012). Установлено, что сосудистые растения проявляют свой биоэкологический потенциал в экстремальных условиях техногенной среды, приспосабливаясь к ней в соответствии со своими биологическими и экологическими особенностями. В техногенных экотопах рост, развитие и внешний вид растений зависят от того, в какой степени отвечают экологические условия местообитания требованиям тех или иных видов. Существующая взаимосвязь между физико-химическими характеристиками субстратов и процессами сингенеза растительности на эдафотопах техногенного происхождения дает возможность использовать фитокомпоненту как интегральный показатель состояния техногенных экотопов и формирующихся биогеоценозов в целом (Глухов и др., 2012). Функциональная целостность биогеоценоза предполагает, что почва должна проявлять морфологически и функционально свое соответствие другим его компонентам.

Показателем почвенных свойств, обладающим интегральностью и высокой информативностью, является ее твердость (Медведев, 2009). Варьирование твердости почвы в пространстве достоверно коррелирует с такими показателями, как проективное покрытие, фитомасса, агрегатный состав верхнего слоя грунта и его электропроводность (Бондарь, Жуков, 2011; Жуков и др., 2014; Жуков, 2015). Твердость почвы является лимитирующим фактором для растительного покрова. Глубина возникновения предельной твердости принимает участие в формировании участка экологического пространства с крупнейшими продукционными характеристиками, а приближение пороговой твердости к поверхности почвы связано с изменением видового богатства исследуемой растительной группировки. Целью настоящей работы является выяснение роли факторов окружающей среды в формировании неоднородности рекультивационной почвы по показателям твердости. Задачами исследования стали:

1. Исследование изменчивости почвы по регулярной сетке.
2. Фитоиндикационное оценивание факторов окружающей среды в каждой точке опытного полигона.
3. Оценка связи пространственной изменчивости твердости почвы и факторов среды.
4. Выявление регулярных составляющих неоднородности почвы и роли внешних факторов в их формировании.

Материалы

Сбор материала проводили в июне 2012 г. на участке рекультивации Никопольского марганцево-рудного бассейна в г. Покров (Украина). Экспериментальный участок по изучению оптимальных режимов сельскохозяйственной рекультивации был создан в 1968–1970 гг. на внешнем отвале Запорожского марганцево-рудного карьера. На данном участке были созданы искусственные эдафотопы двух типов. Первый – на спланированной смеси вскрышных пород с отсыпкой на их поверхность различных по мощности слоев черноземной массы. Второй представляет собой спланированные вскрышные породы толщиной 2 м, которые были вынесены из разных глубин. В качестве объекта данного исследования была выбрана дерново-литогенная почва на лессовидных суглинках. Название почвы приведены по Л. В. Етеревской (Єтеревська та ін., 2008). По классификации почв России, исследуемая почва относится к группе «натурфабрикаты», подгруппе «литостраты» (Шишов и др., 2004). В настоящее время тип растительности представлен бобово-злаковой смесью и разнотравьем.

Опытный полигон представляет собой регулярную сетку, которая состоит из

точек отбора проб, расстояние между которыми составляет 3 м и состоит из 7 трансект по 15 проб. Соответственно, его размеры составляют 42 м × 18 м.

Методы

Измерения твердости почвы проведены в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Основной рабочей частью твердомера является плунжер, навинченный на нижний конец штока, который с помощью рукоятки через пружину вталкивается в исследованный грунт. При этом измеряющая пружина сжимается пропорционально величине сопротивления деформации почвы (Задорожна, 2012; Жуков, Задорожна, 2015а). Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет ±8 %. Измерения твердости почвы сделаны конусом поперечного сечения 2 см² в каждой ячейке полигона.

Фитоиндикационные шкалы приведены по Я. П. Дидуху (Didukh, 2011), ценоморфы растений – по А. Л. Бельгарду (Бельгард, 1950). К эдафическим фитоиндикационным шкалам относятся показатели гидроморф (Hd), переменности увлажнения (fH), аэрации (Ae), режима кислотности (Rc), солевого режима (Sl), содержания карбонатных солей (Ca), содержания усваиваемых форм азота (Nt). К климатическим шкалам относятся показатели терморежима (Tm), омброрежима (Om), криорежима (Cr) и континентальности климата (Kn). Кроме указанных, выделяется еще шкала освещения (Lc), которую характеризуют как микроклиматических шкалу. Тепловые свойства почв индицируются шкалой терморежима, а гидротермические – шкалой омброрежима. Ценоморфы растений приведены по А. Л. Бельгарду (1950) и В. В. Тарасову (2012). Ценоморфы представлены степантами, пратантами, псаммофитами, сильвантами и рудерантами. Степанты и пратанты составляют основную часть растительного покрова (95 %), поэтому именно эти экоморфы использованы как предикторы твердости почвы (переменные St и Pr – проективное покрытие соответствующих экоморф в %). Гигроморфы представлены ксерофитами (уровень влажности 1), мезоксерофитами (уровень влажности 2), ксеромезофитами (уровень влажности 3), мезофитами (уровень влажности 4), гигромезофитами (уровень влажности 5).

При статистических расчетах использованы методы описательной статистики. Для снижения размерности пространства показателей твердости почвы было использовано неметрическое многомерное шкалирование (Prentice, 1977; Minchin, 1987; Толстова, 2006).

Результаты

Средние значения твердости почвы увеличиваются с глубиной от 3.99 ± 0.11 МПа на поверхности до 9.73 ± 0.27 МПа на глубине 50 см вниз по профилю. Коэффициент корреляции наивысший на поверхности (40.79 %) снижается более чем вдвое на глубине 15–20 см (18.51 %) и на уровне 25–50 см остается достаточно стабильным, колеблясь в пределах 33.26–37.88 % (табл. 1). Глубина, на которой в среднем встречается твердость в 3 МПа, находится на уровне 6.72 см ниже поверхности. Коэффициент вариации этой величины высок – 61.56 %. Упомянутая твердость, по данным ряда авторов, является критической для роста корней растений (Медведев, 2008; Бондарь, Жуков, 2011). При сопротивлении почвы выше 3 МПа корневой волосок не в состоянии его преодолеть, он прекращает свой рост. Величина 6.72 см ограничивает объем, в котором сосредоточена основная масса корней растений изученного участка.

Таблица 1. Описательные статистики твердости почвы

Твердость почвы на глубине	Среднее	Доверительный интервал		CV, %
		–95 %	+95 %	

0–5 см	3.99 ± 0.11	3.68	4.31	40.79
5–10 см	6.33 ± 0.22	5.91	6.76	34.54
10–15 см	7.81 ± 0.16	7.16	7.90	25.33
15–20 см	8.42 ± 0.25	7.53	8.09	18.51
20–25 см	8.09 ± 0.17	7.88	8.97	33.26
25–30 см	8.78 ± 0.20	8.23	9.33	32.39
30–35 см	8.85 ± 0.21	8.26	9.45	34.51
35–40 см	9.05 ± 0.22	8.39	9.71	37.66
40–45 см	9.49 ± 0.26	8.80	10.20	37.88
45–50 см	9.73 ± 0.27	9.03	10.44	37.65
Глубина (в см), с которой начинается твердость почвы				
3 МПа	6.72	5.92	7.52	61.56

Для изучения взаимосвязи варьирования твердости почвы и организации растительности был применен экоморфический анализ (Бельгард, 1950). Он построен на использовании информации о требованиях, составляющих биогеоценоз популяций к параметрам среды (температуре, освещенности, питательным веществам, влажности). Благодаря своей структурированности эта классическая концепция естественным образом может быть описана с помощью языка математической биологии (Didukh, 2011). Установлено, что фитоиндикационные шкалы относительно почвенных свойств обладают большей индикативностью, чем прямое измерение параметров окружающей среды (Жуков, 2015). В нашем исследовании они выступают как связующее звено между структурой растительности и твердостью почвы.

Ординация данных твердости почвы проведена путем неметрического многомерного шкалирования. Многие эксперты признают, что этот метод дает наиболее адекватные результаты, особенно в больших блоках материала с сильными шумами (случайными отклонениями) (Legendre, Gallagher, 2001; Новаковский, 2008; Oksanen et al., 2011; Тарасов, 2012; Medina et al., 2012). Суть его состоит в снижении размерности пространства для отображения исходного многомерного массива данных. Для этого может быть выбрана некоторая мера, которая определяет расстояние между рассматриваемыми объектами. Алгоритм моделирует размещение точек в некотором n-мерном пространстве таким образом, чтобы расстояния между точками в n-мерном пространстве были как можно ближе к расстояниям, определенным для m-мерного пространства, где m – число изучаемых объектов. При этом n – число ординационных осей, или шкал, – заведомо невелико, т. е. $m > n$. В результате количество информационно важных измерений становится меньше, а шкалы получают свойства композиционности (Толстова, 2006; Borcard, 2011).

В нашем случае информационная ценность для диагностики факторов внешней среды переходит от данных твердости почвы как самостоятельных источников информации к осям экологического пространства. В процессе многомерного шкалирования эти оси отображаются измерениями.

Процедура предполагает вычисление ранговой корреляции матриц дистанций между сайтами измерения твердости и матриц дистанций, установленными на основе факторов окружающей среды. В качестве факторов окружающей среды в нашем исследовании выступают оценки эдафотопа и климатопа, выраженные через фитоиндикационные шкалы.

Для получения наибольшей ранговой корреляции при проведении неметрического многомерного шкалирования проводят выбор меры связи между объектами, а также предварительное преобразование первичных данных (Legendre, Gallagher, 2001). В качестве мер связи используют следующие метрики: эвклидова,

манхеттеновская, Гувера, Брея-Куртиса, Кульчинского, Морисита, Горна-Морисита, Као, Жаккара, Маунфорда, Рауп-Крика, Канберра, Чао, Махаланобиса (Oksanen et al., 2011).

В табл. 2 приведены результаты вычисления корреляции Спирмена с матрицами дистанций между сайтами отбора проб, установленными по твердости почвы и матрицами дистанций, найденными на основе факторов окружающей среды. Использованные варианты первичного преобразования данных (Жуков, 2015) перечислены в подписи под таблицей.

Таблица 2. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена матриц мер различия-подобия между сайтами отбора проб твердости почвы и переменных окружающей среды

Метрика	Способ трансформации данных										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Эвклидова	0.08	0.06	0.07	0.09	0.08	0.07	0.09	0.08	0.09	0.08	0.09
Манхеттеновская	0.07	0.06	0.07	0.08	0.07	0.07	0.08	0.07	0.08	0.08	0.08
Гувера	0.07	0.06	0.07	0.08	0.07	0.07	0.08	0.07	0.08	0.08	0.08
Брея-Куртиса	0.07	0.06	0.06	0.08	0.07	0.07	0.08	0.06	0.08	0.08	0.08
Кульчинского	0.07	0.06	0.07	0.08	0.07	0.07	0.08	0.06	0.08	0.08	0.08
Морисита	0.01	–	–	0.04	–0.03	0.01	–0.04	–0.03	–0.04	0.02	–0.01
Горна-Морисита	0.09	0.07	0.09	0.09	0.09	0.08	0.09	0.06	0.09	0.09	0.09
Као	0.06	0.05	0.06	0.06	0.06	0.06	0.09	0.06	0.08	0.08	0.08
Жаккара	0.07	0.06	0.06	0.08	0.07	0.07	0.08	0.06	0.08	0.08	0.08
Моунфорда	–	–	–	–	–	–	–	0.00	–	–	–
Рауппа-Крика	–	–	–	–	–	–	–	0.03	–	–	–
Канберра	0.06	0.06	0.06	0.08	0.06	0.06	0.08	0.05	0.08	0.08	0.08
Чао	–	–	–	–	–	–	–	0.02	–	–	–
Махаланобиса	0.15	0.10	0.13	0.10	0.15	0.15	0.09	**0.16**	0.09	0.10	0.11

Примечание. Условные обозначения: 1 – данные не трансформированы; 2 – логарифмированные данные; 3 – корень квадратный; 4 – данные, деленные на маргинальную сумму; 5 – данные, деленные на маргинальный максимум; 6 – данные, деленные на маргинальную сумму и умноженные на число ненулевых значений; 7 – нормализованные данные (маргинальная сумма квадратов значений равна 1); 8 – стандартизовано к диапазону 0–1; 9 – преобразование Хеллинджера; 10 – χ^2-трансформация; 11 – висконсианская трансформация.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что наибольшей корреляцией с факторами среды характеризуется матрица на основе расстояния Махаланобиса с показателями, предварительно стандартизованными к диапазону 0–1. При дальнейших вычислениях экспериментальные данные будут использоваться в преобразованном упомянутым способом виде.

Для определения степени сходства между исходной матрицей расстояний и расстояниями между точками вводится функция стресса. Стресс, равный нулю, обозначает полную тождественность сравниваемых матриц. Задача ординации сводится к подбору таких координат точек в новом пространстве, чтобы величина стресса между модельной и эмпирической матрицей была минимальной, а соответственно, подобие матриц максимальным.

Проведенные расчеты свидетельствуют о том, что трехмерный вариант

многомерного шкалирования достаточен для точного отображения исходного массива данных твердости почвы, так как увеличение числа измерений выше указанного не приводит к существенному приросту точности отображения (рис. 1).

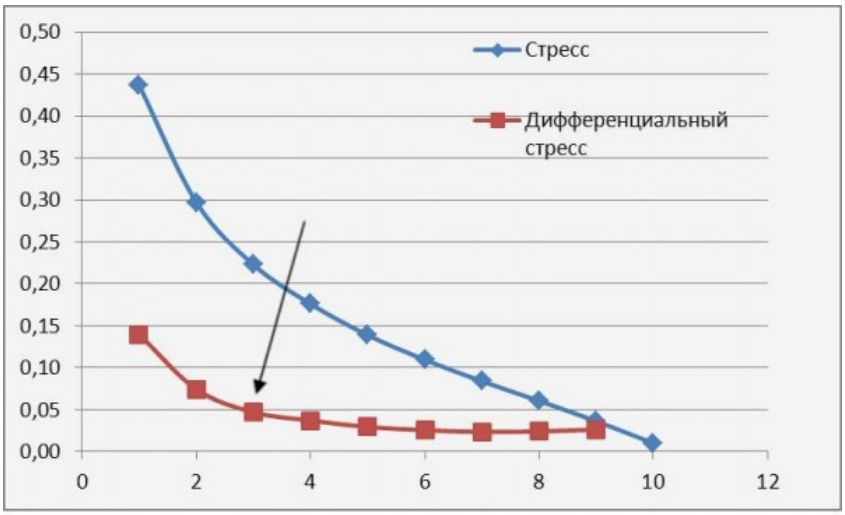


Рис. 1. Зависимость дифференциального стресса от числа измерений: ось абсцисс – число измерений; ось ординат – стресс (ось слева) и дифференциальный стресс (ось справа); стрелкой указана зона резкого перегиба линии дифференциального стресса

Fig. 1. Dependence of differential stress on the number of measurements: x-axis is the number of measurements; vertical axis is stress (on the left) and differential stress(on the right); arrow shows the zone of sharp inflection of differential stress line

Интерпретация найденных измерений осуществляется на основе анализа матрицы средневзвешенных значений многомерных осей для показателей твердости почвы (табл. 3). Факторные веса позволяют ранжировать, упорядочить объекты (которыми в нашем случае является твердость почвы на разных глубинах) по каждой многомерной шкале и увидеть меру проявления измерения у отдельного исходного объекта. Чем больше факторный вес некоторого объекта (по модулю), тем больше в нем проявляется та сторона явления или та закономерность, которая отражается данным фактором.

Таблица 3. Ординационная конфигурация на основе средних весов значений твердости почвы в почвенных слоях

Твердость почвы на глубине	Многомерные шкалы		
	NMDS1	NMDS2	NMDS3
0–5 см	–1.42	0.51	3.89
5–10 см	3.24	1.65	1.22
10–15 см	2.17	–0.39	–0.09
15–20 см	0.99	–0.18	0.15
20–25 см	0.13	–0.24	0.45
25–30 см	–0.33	–2.72	0.26
30–35 см	–1.04	–2.24	–0.42
35–40 см	–0.95	–0.38	–1.39
40–45 см	–0.71	1.04	–1.45
45–50 см	0.10	0.89	–1.51

Многомерная ось NMDS1 обособляет блок положительных значений, соответствующий слоям почвы на глубине 5–25 см с наиболее весомым на уровне 5–10 см ниже поверхности, и противопоставляет им отрицательные величины весов, соответствующих слоям, расположенным выше и ниже выделенного блока. NMDS2 маркирует условия, отличающие твердость почвы на уровне 10–40 см профиля с наиболее значимыми весами, соответствующими слоям 25–30 см от остальной толщи почвы. Многомерная шкала NMDS3 выделяет как наиболее значимое строение поверхностного слоя (0–5 см) и отражает противоположные явления в строении почвы выше и ниже уровня 30 см от поверхности.

На основании полученных данных можно выделить характерные для изученной почвы типы распределения твердости по профилю. В первом случае наблюдается реципрокное взаимодействие между твердостью почвы в слоях 5–25 см ниже поверхности с твердостью слоев, лежащих выше и ниже выделенного блока. Иными словами, высокие значения твердости почвы в выделенном слое будут сопровождаться пониженными значениями изучаемого признака выше и ниже его, и наоборот. Следующим закономерным явлением для изученного участка является случай, когда строение почвы на уровне 10–40 см вглубь профиля будет отличаться от строения окружающего грунта. Еще одной выделенной закономерностью можно считать такое строение почвы, когда наблюдаются существенные отличия твердости почвы выше и ниже уровня 30 см от поверхности с наиболее значимыми для данного типа строения значениями твердости поверхностного слоя.

В табл. 4 отображена доля дисперсии изучаемого признака, которая объяснена фитоиндикационными шкалами, а также распределение информационной значимости между многомерными осями. Статистически значимые фитоиндикационные шкалы описывают от 8 до 18 % вариабельности многомерных измерений. Каждое измерение распределяет исследуемые объекты вдоль некоторого экологического тренда, который можно интерпретировать в терминах одного или нескольких преобладающих коррелятивных признаков. Эти тренды имеют сложную композитную природу и образуют определенную структуру, отражающую наиболее существенные черты изучаемой системы. Такая модель дает возможность вычислять вклады факторов внешней среды в общую дисперсию изучаемого признака: чем выше доля вклада, тем более значимым, существенным является фактор.

Наибольшая доля объясненной дисперсии многомерной оси NMDS1 принадлежит фитоиндикационной шкале аэрации почвы (Ae). Также высокой объяснительной способностью обладают шкалы омброрежима и континентальности климата. Факторами, определяющими вторую ординационную ось, являются шкалы гидроморф (Hd), степантов (St) и пратантов (Pr). Они связаны таким образом, что противопоставляют в растительном сообществе долю проективного покрытия пратантов, с одной стороны, и степантов – с другой. Наиболее высокое значение в формировании NMDS3 имеет шкала терморежима (Tm). Следующий по значимости вклад в формирование этого измерения вносит шкала освещения (Lc).

Таблица 4. Оценка связи с факторами среды в координационном пространстве

Фитоиндикационные шкалы	NMDS1	NMDS2	NMDS3	r^2	Pr(>r)	Коды значимости
Hd	–0.09	0.84	–0.53	0.11	0.01	*
ffl	–0.43	0.10	–0.90	0.06	0.11	
Rc	–0.93	–0.14	–0.33	0.01	0.81	
Sl	–0.89	0.16	0.43	0.04	0.24	
Ca	0.10	–0.79	–0.61	0.03	0.30	
Nt	0.25	0.21	–0.94	0.05	0.19	

Ae	–0.99	–0.13	0.06	0.09	0.03	*
Tm	0.04	0.08	–1.00	0.18	0.00	***
Om	–0.86	0.45	–0.24	0.10	0.01	**
Kn	–0.81	0.26	–0.52	0.11	0.01	*
Cr	0.64	–0.03	–0.77	0.12	0.01	**
Lc	–0.43	–0.18	–0.88	0.08	0.05	*
Hygr	0.10	0.56	–0.82	0.09	0.03	*
Troph_B	0.26	–0.89	0.38	0.07	0.06	.
St	0.51	–0.58	–0.63	0.10	0.02	*
Pr	0.74	0.18	–0.65	0.16	0.00	***
Hel	0.66	–0.28	–0.70	0.07	0.07	.

Примечание. Коды значимости: *** – <0.001; ** – <0.01; * – <0.05.

При интерпретации этих измерений в первую очередь рассматриваются эдафические шкалы, так как вариабельность почвенных свойств проявляется на меньшем масштабном уровне, чем климатических. Климат не меняется на характерных для данного экспериментального участка расстояниях и, следовательно, оказывает не дифференцирующее, а нивелирующее воздействие на почву. Он, однако, в числе других факторов задает набор возможных на данной территории составляющих почвы, воздействуя как прямо, так и опосредованно через другие факторы. Корреляции климатических шкал могут быть результатом согласованных трендов растительного сообщества, инициированных эдафической компонентой (Жуков, 2015).

Данные, представленные в табл. 4, дают общее представление о взаимодействии изучаемого свойства почвы и формирующих его внешних факторов как о линейной системе. Однако почва, как динамическая биокостная система, не является пассивным продуктом воздействия внешних причин. На рис. 2 представлены векторы экологических факторов и их изолинии в пространстве осей многомерного шкалирования. Даже на ограниченном расстоянии экспериментального полигона зависимость полученных данных от влияния изученных экологических факторов не является линейной, что подчеркивает различную масштабность их эффектов.

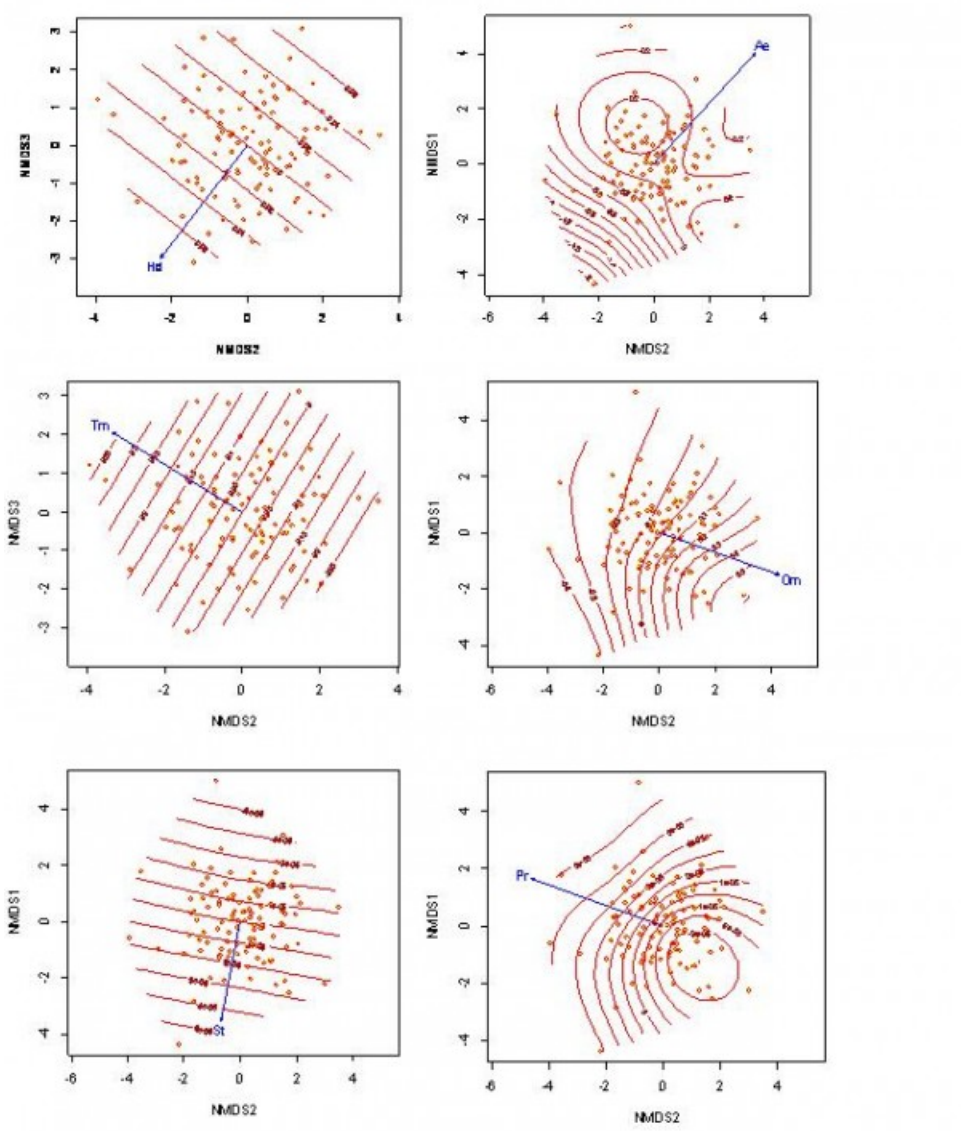


Рис. 2. Сглаживающие поверхности для некоторых экологических факторов в координационной диаграмме
Fig. 2. Smoothing surfaces for some ecological factors in coordination diagram

Большое значение для объяснения неоднородности свойств почв имеет пространственная структура изучаемого явления (Дмитрив, 2001; Козловский, 2003; Самсонова, 2008; Медведев, 2008, 2009; Жуков, Задорожная, 2015; Zhukov, Zadorozhnaya, 2016). Пространственная неоднородность почвенных свойств обусловлена либо факторами внешней среды (куда входят как биотическая, так и абиотическая компоненты), либо внутрипочвенными процессами. Для детальной характеристики экологически обусловленных почвенных явлений необходимо определить пространственные структуры и выделить процессы, лежащие в их основе. Значение имеет также масштабность проявления неоднородности. Для достижения этих целей была применена техника пространственного анализа данных – метод главных координат матрицы соседства (PCNM – *principal coordinates of neighbor matrices*). Она основана на построении модифицированной усеченной матрицы расстояний между точками отбора проб, анализа ее главных координат (Borcard, Legendre, 2002) и отбора PCNM-переменных, наилучшим образом описывающих изучаемые свойства объекта исследования (Borcard et al., 2001, 2004; Dray et al., 2006; Blanchet et al., 2008).

В процессе PCNM-анализа было выделено 55 PCNM-переменных, которые

отвечали собственным числам, превышающим 1. Эти переменные описывают 57 % изменчивости твердости почвы (найдено с помощью функции RsquareAdj пакета vegan). На рис. 3 представлено наглядное изображение характера изменчивости десяти наиболее информативных из них, выделенных с помощью процедуры прямого выбора.

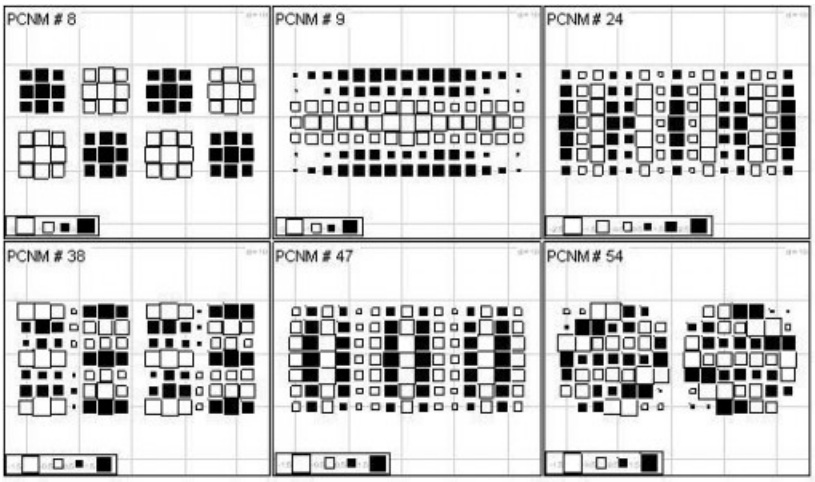


Рис. 3. Пространственное размещение значений PCNM-переменных
Fig. 3. Spatial allocation of PCNM-variables

PCNM-переменные расположены в порядке убывания масштаба изменчивости. Можно визуально выделить две группы масштабных уровней: 8, 9, 24 PCNM-переменные представляют глобальные тренды, 38, 47, 54 – детальные особенности изменения твердости почвы.

Переменные, оставленные после прямого выбора, описывают 17.82 % изменчивости твердости почвы.

Для каждого подмножества PCNM-переменных выделены канонические оси, пространственная изменчивость которых представлена на рис. 4. Это совокупный результат, обрисовывающий формы почвенной неоднородности на разных масштабных уровнях.

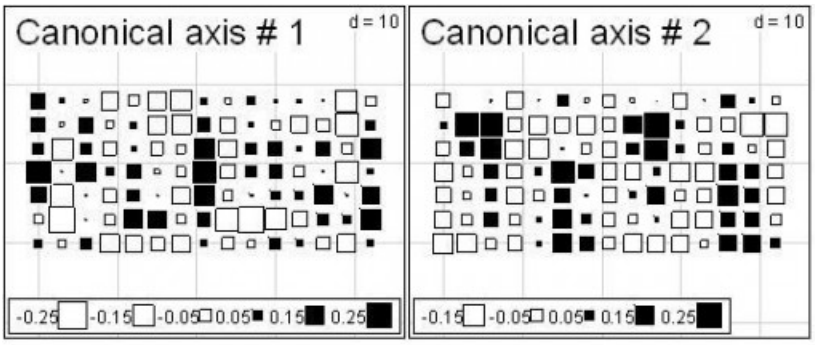


Рис. 4. Пространственное размещение канонических осей широкомасштабных и детальномасштабных компонент
Fig. 4. Spatial allocation of the canonical axes obtained as a result of the redundancy analysis of various scale spatial components

Для выяснения характера связи канонических осей, отображающих паттерны пространственной изменчивости твердости почвы на различных пространственных уровнях, с факторами среды был проведен регрессионный анализ (табл. 5).

Таблица 5. Регрессионный анализ пространственной субмодели переменных

среды

Фитоиндикационные шкалы	Крупномасштабная компонента				Детальномасштабная компонента			
	β	SE	*t* значение	*p*-уровень	*β*	SE	*t* значение	*p*-уровень
Hd	-0.18	0.14	-1.31	0.19	-0.06	0.13	-0.43	0.67
ffl	0.36	0.16	2.32	0.02	0.13	0.15	0.92	0.36
Rc	0.21	0.13	1.57	0.12	-0.08	0.13	-0.64	0.52
Sl	-0.21	0.13	-1.59	0.12	-0.07	0.12	-0.55	0.58
Ca	-0.30	0.15	-1.95	0.05	0.10	0.14	0.70	0.49
Nt	-0.10	0.12	-0.82	0.42	0.18	0.11	1.57	0.12
Ae	-0.40	0.17	-2.33	0.02	0.22	0.16	1.38	0.17
Tm	0.10	0.16	0.65	0.52	0.11	0.15	0.75	0.45
Om	0.30	0.14	2.11	0.04	-0.14	0.13	-1.10	0.27
Kn	-0.46	0.17	-2.72	0.01	0.08	0.16	0.52	0.61
Cr	-0.22	0.17	-1.32	0.19	0.18	0.15	1.15	0.25
Lc	0.23	0.13	1.72	0.09	0.06	0.12	0.50	0.62
Hygr	0.61	0.31	1.96	0.05	0.07	0.29	0.22	0.82
Troph_B	0.27	0.27	1.02	0.31	0.14	0.25	0.57	0.57
St	0.12	0.22	0.54	0.59	0.39	0.20	1.92	0.06
Pr	-0.28	0.17	-1.66	0.10	0.27	0.16	1.71	0.09
Hel	-0.04	0.24	-0.16	0.87	-0.56	0.23	-2.45	0.02

Примечание. *β* – стандартизованный регрессионный коэффициент, SE – стандартная ошибка *β*. (см. примечания к табл. 4)

Для формирования крупномасштабной компоненты изменчивости твердости почвы значение имеет переменность увлажнения, аэрация почвенной толщи, омброклимат и континентальность (Kn). Неоднородности детального масштаба маркируются соотношением в растительном сообществе различных экоморф растений: представителями степной, луговой растительности, а также формами растений с различной чувствительностью к режиму освещения (Hel). Неслучайный характер варьирования твердости почвы и зависимости от внешних факторов говорит о наличии закономерности в строении почвы как природного тела и как элемента биогеоценоза.

Обсуждение

Почва является объектом и средством сельскохозяйственного производства. На протяжении веков накоплены данные о почве как среде обитания, субстрате, в котором существуют живые организмы и укореняются растения (Мигунова, 2015). В противовес попыткам превращения почвоведения из академической науки в теоретический базис для сельскохозяйственного производства мы предлагаем посмотреть на проблему с другой стороны. В данном исследовании установлено изменение твердости почвы под влиянием параметров среды, выраженных через фитоиндикационные шкалы. Показано наличие пространственной структуры, выделены факторы среды, лежащие в основе ее организации. Пространственная структура разложена на составляющие, имеющие закономерный характер и различную масштабность своих эффектов. Установлено, что для формирования крупномасштабных составляющих почвенной неоднородности большее значение имеют экологические факторы, такие как переменность увлажнения, аэрация,

омброклимат и континентальность. В то же время неоднородность меньшего масштаба формируется под влиянием пестроты растительного покрова. В исследованиях, опубликованных нами ранее, показано наличие пространственной зависимости данных твердости этой почвы и других рекультивационных земель (Задорожная, 2012; Жуков и др., 2014; Жуков, Задорожная, 2015а). Зафиксировано присутствие закономерной морфологической конфигурации и корреляции данных твердости с распределением показателей ее твердости, наблюдавшимся в предыдущем году. Описан сложный характер взаимодействия растительного покрова и морфологической организации почвы, который оказывает упорядочивающее воздействие на почвенное тело (Жуков, Задорожная, 2015б). Существование достоверной связи почвенного строения с интенсивностью и направленностью экологических факторов и структурой растительного покрова доказывает, что почва реагирует, приспосабливает свои свойства к условиям своего существования в биогеоценозе. Такое свойство принадлежит к фундаментальным качествам живых организмов и ставит почву в один ряд с ними. Неполная согласованность морфологической и функциональной организации при выраженном иерархическом строении является фундаментальным признаком биокостных тел как систем, классическим представителем которых является почва (Арманд, 1992).

Заключение

1. Средние значения твердости почвы увеличиваются с глубиной от 3.99 ± 0.11 МПа на поверхности до 9.73 ± 0.27 МПа на глубине 50 см вниз по профилю. Коэффициент корреляции наивысший на поверхности (40.79 %) снижается более чем вдвое на глубине 15–20 см (18.51 %) и на уровне 25–50 см остается достаточно стабильным, колеблясь в пределах 33.26–37.88 %.

2. Выделены характерные для изученной почвы типы распределения твердости по профилю. В первом случае наблюдается реципрокное взаимодействие между твердостью почвы в слоях 5–25 см ниже поверхности с твердостью слоев, лежащих выше и ниже выделенного блока. Следующим закономерным явлением для изученного участка является случай, когда строение почвы на уровне 10–40 см вглубь профиля будет отличаться от строения окружающего грунта. Еще одной выделенной закономерностью можно считать такое строение почвы, когда наблюдаются существенные отличия твердости почвы выше и ниже уровня 30 см от поверхности с наиболее весомыми для данного типа строения значениями твердости поверхностного слоя.

3. В трехмерном экологическом пространстве, определенном с помощью многомерного шкалирования, факторами, формирующими первую ординационную ось, являются аэрация почвы, омброрежим и континентальность климата. Второе измерение определяют вариации влажности почвы. Наиболее высокое значение в формировании третьей ординационной оси имеют шкалы терморежима и освещения. Статистически значимые фитоиндикационные шкалы описывают от 8 до 18 % вариабельности многомерных измерений.

4. Выделены пространственные структуры горизонтальной изменчивости твердости почвы на разных масштабных уровнях. Для формирования крупномасштабной компоненты изменчивости значение имеет переменность увлажнения, аэрация почвенной толщи, омброклимат и континентальность. Неоднородности детального масштаба маркируются соотношением в растительном сообществе различных экоморф растений.

Библиография

Арманд А. Д. Механизмы устойчивости геосистем . М.: Наука, 1992. 208 с.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР . Киев: Изд-во КГУ, 1950. 263 с.

Бондарь Г. А., Жуков А. В. Экологическая структура растительного покрова, сформированного в результате самозарастания дерново-литогенных почв на

лессовидных суглинках // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. 2011. № 1. С. 54–62.

Вернадский В. И. Собрание избранных сочинений . М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 57–61

Ворон Е. А. Свойства создаваемой почвы при послойной горнотехнической и биологической рекультивации // Науковий вісник НГУ. 2010. № 5. С. 23–28.

Глухов А. З., Хархота А. И., Прохорова С. И., Агурова И. В. Фитоадаптивная типизация техногенных экотопов // Промышленная ботаника. 2012. Вып. 12. С. 3–11.

Дмитриев Е. А. Теоретические и методологические проблемы почвоведения . М.: ГЕОС, 2001. 374 с.

Єтеревська Л. В., Момот Г. Ф., Лехцієр Л. В. Рекультивовані ґрунти: підходи до класифікації і систематики // Ґрунтознавство: науковий журнал. 2008. Т. 9. № С. 147–150.

Жуков А. В., Задорожная Г. А. Оценка экоморфогенеза педозема и чернозема обыкновенного на основе показателей твердости // Міжвідомчий тематичний науковий збірник «Агрохімія і ґрунтознавство». Вип. 81. Харків: ННЦ «ІГА ім. О. Н. Соколовського», 2015. Вип. 84. С. 72–80.

Жуков А. В., Задорожная Г. А. Роль внегоризонтных почвенных морфоструктур в организации растительности дерново-литогенных почв на лёссовидных суглинках (Никопольский марганцево-рудный бассейн) // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія: біологія. 2015. Вип. 24. С. 171–186.

Жуков А. В., Задорожная Г. А., Демидов А. А., Рысина Е. В. Экологическое значение пространственной изменчивости твёрдости почвы в условиях природного земледелия // Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва. Умань, 2014. Вип. 84. С. 21–37.

Жуков О. В. Фітоіндикаційне оцінювання вимірів, одержаних за допомогою багатовимірного шкалювання структури рослинного угруповання // Чорноморський ботанічний журнал. 2015. Т. 11. № 1. С. 84–98.

Задорожна Г. О. Просторова організація дерново-літогенних ґрунтів на сіро-зелених глинах // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. 2012. № 1. С. 48–57.

Козловский Ф. И. Теория и методы изучения почвенного покрова . М.: ГЕОС, 2003. 536 с.

Медведев В. В. Структура почвы . Харьков, 2008. 406 с.

Медведев В. В. Твердость почвы . Харьков: Изд-во КП «Городская типография», 2009. 152 с.

Мигунова Е. С. Почва как среда обитания растений // Міжвідомчий тематичний науковий збірник «Агрохімія і ґрунтознавство». Харків: ННЦ «ІГА ім. О.Н. Соколовського», 2015. Вип. 84. С. 112–121.

Михеева И. В. Пространственные флуктуации и вероятностно-статистические распределения свойств каштановых почв Кулундинской степи // Почвоведение. 2005. № 3. С. 316.

Новаковский А. Б. Методы ординации в современной геоботанике // Вестник ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2008. Вып. 132. № 10. С. 2–8.

Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської і Запорізької областей Видання друге. Доповнене та виправлене. Д.: Ліра, 2012. 296 с.

Толстова Ю. Н. Основы многомерного шкалирования . М.: КДУ, 2006. 160 с.

Пліско І. В., Трускавецький С. Р. Дослідження просторової неоднорідності ґрунтів Михайлівської цілини // Вісник ЦЗН АПВ Харьківської області. 2010. Вип. 9. С. 217–224.

Реймерс Н. Ф. Экология. Теория, законы, принципы и гипотезы . М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.

Самсонова В. П. Пространственная изменчивость почвенных свойств: На примере дерново-подзолистых почв . М.: Издательство ЛКИ, 2008. 160 с.

Толстова Ю. Н. Основы многомерного шкалирования . М.: КДУ, 2006. 160 с.

Шишов Л. Л., Тонконогов В. Д., Лебедева И. И., Герасимова М. И. Классификация и диагностика почв России . Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

Blanchet F. G., Legendre P. and Borcard D. Forward selection of explanatory variables // Ecology. 2008. Vol. 89. № 9. P. 2623–2632.

Borcard D. and Legendre P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices // Ecological Modelling. 2002. Vol. 153. № 1. P. 51–68.

Borcard D., Legendre P., Carol A.-J. and Hanna T. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales // Ecology. 2004. Vol. 85. № 7. P. 1826–1832.

Borcard D., Gillet F. and Legendre P. Numerical ecology in R. Sringer, New York, 2011. 306 p.

Didukh Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Phytosociocentre. Kyiv, 2011. 176 p.

Dray S., Legendre P., Peres-Neto P. R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM) // Ecol Model. 2006. Vol. 196. P. 483–493.

Jiménez Juan J., Decaëns T., Lavelle P., Rossi J. Dissecting the multi-scale spatial relationship of earthworm assemblages with soil environmental variability BMC // Ecology. 2014. Vol. 14. P. 26–51.

Legendre P., Gallagher E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // Oecologia. 2001. Vol. 129. № 2. P. 271–280.

Medina C., Camacho-Tamayo Jesus H., Cortes C. A. Soil penetration resistance analysis by multivariate and geostatistical methods // Eng. Agric. Jaboticabal. 2012. Vol. 32. № 1. P. 91–101.

Minchin P. R. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination // Vegetatio. 1987. Vol. 67. P. 1167–1179.

Oksanen J., Blanchet R., Kindt P. Legendre et al. Community Ecology Package. R package version 2.0-2. 2011. URL: http://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Prentice I. C. Non-metric ordination methods in ecology // Journal of Ecology. 1977. Vol. 65. P. 85–94.

Zhukov A., Zadorozhnaya G. Spatial heterogeneity of mechanical impedance of a typical chernozem: the ecological approach // Ekológia (Bratislava). 2016. Vol. 35. № 3. P. 263–278.

SPATIAL HETEROGENEITY OF MECHANICAL HARDNESS OF REPLANTOZEMS

ZHUKOV Alexandre Viktorovich — *D.Sc., Oles Honchar National University of Dnipro (72, Gagarin Ave., Dnipro 49010, Ukraine), zhukov_dnepr@rambler.ru*

ZADOROZHNAYA Galina Alexandrovna — *Ph.D., Oles Honchar National University of Dnipro (72, Gagarin Ave., Dnipr), zadorojhnayagalina@gmail.com*

Keywords: soil hardness, ecomorphic analisis, industrial soils, multidimensional scaling

Reviewer: O. Lopatovskaja

Received on: 14 February 2017
Published on: 28 October 2017

Summary: Spatial heterogeneity of sod-lithogenic soil was investigated on loess loam within the experimental remediation polygon of the Nikopol manganese ore basin in Pokrov (Ukraine) on soil mechanical impedance characteristics. Ecomorphic analysis of vegetation was made. The ordination of soil mechanical hardness data was produced by means of non-metric multidimensional scaling. Three-dimensional variant of multidimensional scaling was applied. The types of mechanical hardness profile distribution specific for studied soils were determined. The relationship between soil mechanical hardness variation and environmental factors was stated by means of phytoindicators method. To receive the greatest rank correlation, matrix based on the Mahalanobis distance was used with the indicators pre-standardized to the range of 0-1. It was found that the factors that form the first ordination axis of ecological space were soil aeration, ombroregime and climate continentality. The second axis was found to be determined by the variation of soil moisture. In the formation of the third ordination axis thermo-regime and light scales had the greatest values. Using the technique of spatial data analysis (PCNM) the spatial structures were recovered at different scale levels, and the processes underlying their formation were identified.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 505.54; 556.114

О ВЛИЯНИИ ОСВОЕННОСТИ ВОДОСБОРА РЕКИ ВЕРХНЕЙ СУХОНЫ (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ) НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОД ЕЕ ПРИТОКОВ

ИВИЧЕВА Ксения Николаевна — *ФГБНУ "Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга" (г. Вологда, ул. Левичева, д. 5), ksenya.ivicheva@gmail.com*

ФИЛОНЕНКО Игорь Владимирович — *кандидат биологических наук, ФГБНУ "Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л. С. Берга" (г. Вологда, ул. Левичева, д. 5), igor_filonenko@mail.ru*

Ключевые слова: Водосборы, ландшафт, антропогенная нагрузка, гидрохимические показатели

Рецензент: Е. В. Теканова

Получена: 21 марта 2017 года
Подписана к печати: 09 ноября 2017 года

Аннотация. С целью изучения влияния антропогенной нагрузки на водосборы рек Вологодской области и установления зависимости химического состава вод от источников загрязнения на реках бассейна Верхней Сухоны проведен отбор гидрохимических проб. Для водосборных территорий рассчитана плотность населения, осуществлено автоматизированное и визуальное дешифрирование основных элементов ландшафта. При дешифрировании выделены: леса, населенные пункты, сельхозугодия и другие территории, измененные хозяйственной деятельностью. Обнаружено увеличение концентрации загрязняющих веществ в водотоках с приближением к областному центру. Освоенность водосборов менялась в зависимости от характера ландшафта и близости к г. Вологде. С приближением к городу на водосборах растет плотность населения, увеличиваются относительные площади населенных пунктов и сельхозугодий, а доля лесов уменьшается. Показана положительная корреляционная зависимость содержания фосфатов и относительной площади сельхозугодий. Главной причиной поступления загрязняющих веществ в водотоки бассейна Верхней Сухоны является наличие на водосборах населенных пунктов и высокой плотности населения. При таких условиях наблюдается повышенное содержание в воде натрия, хлора, азотсодержащих соединений, перманганатной окисляемости.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Водосбор – это часть земной поверхности, откуда вода поступает к водному объекту. Согласно бассейновому подходу, любой водоток следует рассматривать как составную часть системы «водосбор – водный объект». В настоящее время эта концепция получила широкое признание (Ткачёв, Булатов, 2002; Андрианова, 2005; Иванов, Мазуркин, 2007; Ясинский, 2009). С разной степенью интенсивности в зависимости от сезона года с территории водосбора происходит вынос вещества в водный объект (Сорокин, 1956). Доля «водосборной» составляющей в формировании качества вод Вологодской области составляет 50 %, а в отдельные годы – до 70–80 % (Доклад..., 2012). Основная часть веществ поступает в период весеннего паводка и в период дождей (Драбкова, Сорокин, 1979). Поступление веществ антропогенного происхождения может приводить к таким негативным процессам, как заиление, закисление, эвтрофирование и др. Количество поступающих в водосбор веществ зависит от характера и степени антропогенной нагрузки на водосбор.

В настоящее время разработаны методики (Клементова, Гейниге, 1995; Скорняков, 1999; Чернышев, 2011; Курганович, Шаликовский, 2014), позволяющие количественно рассчитать антропогенную нагрузку на водосбор по комплексу показателей. В большинстве случаев они применяются для зон с развитым сельским хозяйством и высокой степенью деградации земель. Территория Вологодской области относится к зоне рискованного земледелия (Природное..., 1970), поэтому для оценки антропогенной нагрузки необходимо использовать другие критерии. Вся область расположена в зоне тайги, где основным типом растительности являются леса (Природа..., 2007). Соответственно, важнейшим показателем считается облесенность водосбора (Алябина, Сорокин, 1983). При доле лесов менее 60 % нарушается экологическое равновесие территории (Реймерс, 1994). Заболоченные территории также относятся к естественным ландшафтам, их присутствие на водосборе существенно влияет на ионный состав вод (Савичев, 2005). С открытых территорий смыв вещества происходит более интенсивно, чем с облесенных. Сельхозугодия являются фактором неблагоприятного воздействия (Сорокин, 1983; Борисов, 2006). Наибольшее негативное влияние на качество вод оказывает поверхностный сток с застроенных и промышленных территорий (Пициль, 2013). Другим важным показателем является плотность сельского и городского населения на водосборе (Коронкевич и др., 1995; Андрианова, 2005). В целом качество вод в водном объекте является индикатором экологического состояние территории суши, которую охватывает его водосбор.

Цель работы – оценка антропогенной нагрузки на водосборы рек и выявление взаимосвязи химического состава вод и основных источников загрязнения.

Материалы

Объектом исследования послужили 1 средняя (площадь водосбора от 2000 до 50000 км^2) и 5 малых (площадь водосбора до 2000 км^2) рек, являющихся притоками р. Сухона разного порядка: Вологда, Лоста, Лухта, Комья, Черный Шингарь, Белый Шингарь (рис. 1). Водотоки расположены в пределах трех ландшафтов: 1) Присухонская низина, 2) возвышенность Авнига, 3) Вологодско-Грязовецкая возвышенность (Максутова, 2006).

Пробы для гидрохимического анализа отбирались однократно в октябре 2013 г. на 10 створах: 5 на реке Вологда и по одному на малых реках (рис. 1). На реке Вологда створы находились в верхнем течении, в водохранилище, до города, в центре города, ниже города. Для определения плотности населения использовались данные переписей 2002 и 2014 гг. Работа с пространственной информацией осуществлялась в ArcGis и Quantum GIS. Использовались данные Shuttle radar topographic mission (SRTM) (Jarvis et al., 2008), снимок Landsat 8: LC81780192014200LGN00 (USGS Global Visualization Viewer, 2015) и материалы картографических сервисов Google и Яндекс.

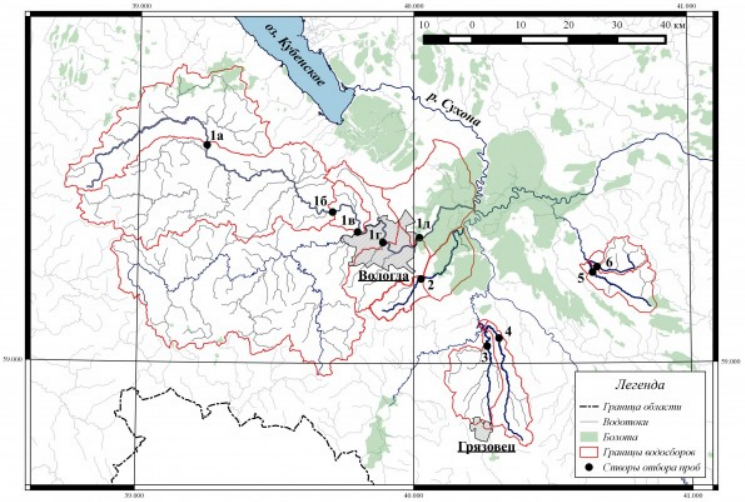


Рис. 1. Территория исследований и створы отбора проб: 1а – р. Вологда в верховьях; 1б – р. Вологда в водохранилище; 1в – р. Вологда выше города; 1г – р. Вологда в центре города; 1д – р. Вологда ниже города; 2 – р. Лоста; 3 – р. Лухта; 4 – р. Комья; 5 – р. Черный Шингарь; 6 – р. Белый Шингарь

Fig. 1. Research area and sampling points: 1a – upper reaches of the Vologda river; 1b – Vologda river in the water basin; 1c – Vologda river up to the city; 1r – Vologda river in the center of the city; 1d – Vologda river below the city; 2 – Losta river; 3 – Luhta river; 4 – Kom'ya river; 2 – Chernyi Shingar' river; 2 – Belyi Shingar' river

Методы

Анализ гидрохимических проб проводился в Аккредитованной испытательной лаборатории Федерального государственного учреждения Государственного центра агрохимической службы «Вологодский» (ФГБУ ГЦАС «Вологодский») (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.21ПЧ08).

Построение водосборных бассейнов и участков бассейнов до створов проводилось инструментами группы Hydrology ArcGis на основе данных Shuttle radar topographic mission (SRTM) (Jarvis et al., 2008). Полученные полигоны водосборных бассейнов корректировались по изолиниям рельефа и гидрографической сети топографических карт масштаба 1:100000. Дальнейшая обработка всех данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ) проводилась только в рамках этих границ.

Для оценки антропогенной нагрузки на водосборы рек рассчитывались плотность населения и площади территорий с разными видами хозяйственной деятельности. Осуществлялся анализ ДЗЗ путем автоматического и визуального дешифрирования.

Автоматизированная классификация ДЗЗ проводилась инструментом «Изокластер» (IsoCluster) из пакета ArcGis методом максимального подобия (Maximum Likelihood Classification) (Неконтролируемая классификация…, 2015). Обработке подвергался снимок LC81780192014200LGN00 (USGS Global Visualization Viewer, 2015) (2-й, 3-й и 4-й каналы) разрешение которого было увеличено до 15 м за счет панхроматического канала в среде ArcGis. После классификации на 20 классов пиксели с одинаковыми показателями объединялись в группы с визуальной корректировкой по другим ДЗЗ. Визуальное дешифрирование проводилось на основе изображений максимального разрешения сервисов Google Earth и Яндекс. По мозаикам снимков в программе Quantum GIS строились векторные полигоны лесов, сельхозугодий, населенных пунктов. В качестве болот использовались полигоны, ранее подготовленные совместно И. В. Филоненко и Д. А. Филипповым (Филоненко, Филиппов, 2013). Проводилось сопоставление результатов дешифрирования космоснимков с данными, полученными в ходе экспедиций 2010–2013 гг.

Для оценки взаимосвязи содержания химических элементов в водах водотоков и экологической нагрузки на водосбор был использован метод корреляции Пирсона.

Результаты

Особенностью водотоков Вологодской области являются сезонные колебания состава воды (мутность, цветность, щелочность, жесткость). Природным генезисом территории определяется высокое содержание железа, меди и цинка. Это явление носит фоновый характер (Доклад…, 2012). Влияние антропогенного загрязнения наиболее сильно проявляется в период зимней и летне-осенней межени, когда уровни в водотоках

достигают минимальных значений, а также в период подъема весеннего половодья, когда происходит интенсивное таяние снежного покрова (Филенко, 1966).

Изученные водотоки характеризуются значительным размахом водородного показателя вод (pH = 6.9–9.1). В р. Вологда значения pH сильно варьируют, и в целом прослеживается тенденция к его увеличению по мере движения от истока к устью: верховья реки (1а) – реакция среды нейтральная, водохранилище (1б) и центр города (1г) – слабощелочная, ниже плотины (1в) и ниже города (1д) – щелочная. Во всех малых реках значения pH имеют схожие величины, а воды характеризуются как нейтральные. Это свидетельствует о слабой заболоченности их водосборов и отсутствии прямого влияния болот на данные водные объекты (см., например, Филиппов, 2014).

По классификации Алёкина (1970), воды в исследованных реках относятся к гидрокарбонатному классу группы кальция повышенной минерализации. Наименьшая минерализация отмечена в реках Лоста и Черный Шингарь (табл. 1), наибольшая – в р. Вологда в водохранилище (1б). В анионном комплексе преобладают гидрокарбонаты, что является характерной чертой всей Вологодской области (Филенко, 1966) и таежной зоны в целом (Китаев, 2007). Повышенное содержание хлоридов отмечается в р. Вологда ниже города.

Цветность является показателем наличия в воде труднорастворимых гуминовых и фульвовых кислот, а также железа. По шкале М. А. Фортунатова (1959), исследованные водотоки на большинстве станций относятся к олигогумозным. Река Вологда в водохранилище (1б) и ниже города (1д) и р. Лоста – мезоолигогумозным.

Перманганатная окисляемость свидетельствует об интенсивности продукционных процессов внутри водоемов. На всех станциях кроме р. Вологда ниже плотины (1б), рек Лухта и Белый Шингарь значение перманганатной окисляемости превышают санитарно-эпидемиологические ПДК (СанПиН 2.1.14.1074-01). Наибольшая концентрация отмечена в реке Вологда ниже города (1д).

Фосфор является основным лимитирующим компонентом в условиях Вологодской области (Борисов, 2004). Наибольшие концентрации фосфора отмечены в реках Лоста, Лухта и Комья, чьи водосборы в значительной степени распаханы. Концентрации нитрат-ионов и нитрит-ионов в большинстве створов низкие, в то время как концентрация аммоний-иона высокая.

Таблица 1. Гидрохимические показатели качества вод в водотоках

Показатель	**Вологда**					**Лоста, 2**	**Лухта, 3**	**Комья, 4**	**Черный Шингарь, 5**	**Белый Шингарь, 6**
	1а	**1б**	**1в**	**1г**	**1д**					
pH	7.1	8.3	8.6	8.2	9.1	6.9	6.9	6.9	7.0	7.0
Минерализация, мг/л	558	726	686	681	588	490	683	586	507	522
Цветность	20	21	16	17	22	23	19	20	18	17
Окисляемость перманганатная, мгO_2/л	5.6	5.6	4.6	6.4	7.7	5.6	4.3	5.6	5.4	4.0
ХПК, мгO_2/л	20	30	30	50	40	30	30	20	20	20
Хлориды, мг/л	<10	30.1	47.0	40.7	67.3	21.2	<10	<10	<10	<10
Натрий, мг/л	19.4	57.6	42.0	48.0	60.0	22.6	37.6	22.6	14.0	7.4
Калий, мг/л	1.8	3.0	3.4	5.4	7.0	3.0	6.4	4.8	3.0	2.4
Фосфаты, мг/л	<0.05	0.06	<0.05	0.104	0.085	0,25	0.18	0.15	<0.05	0.06
Нитрат-ион, мг/л	0.4	0.8	0.6	0.7	16.8	1.6	4.0	0.4	0.3	2.3
Нитрит-ион, мг/л	0.04	0.07	0.05	0.05	0.87	0.06	0.19	0.04	0.04	0.07
Аммоний-ион, мг/л	0.51	0.57	0.58	1.21	1.09	0.61	0.56	0.11	0.23	0.81

Примечание. Номера створов соответствуют таковым на рис. 1.

Из всех исследованных рек наибольшая плотность населения (120 чел./км^2) наблюдается на водосборе р. Вологда (табл. 2), при этом она увеличивается на участках водосбора вниз по течению (от 1.8 до 130.5 чел./км^2). Наименьшая плотность населения отмечена в водосборах рек Черный Шингарь и Комья. Водосбор р. Черный Шингарь полностью расположен в пределах Присухонской низины, заболоченный рельеф которой не позволяет располагать здесь крупные населенные пункты. Водосбор р. Белый Шингарь, граничащий с водосбором р. Черный Шингарь, расположен уже в пределах другого типа ландшафта и является более привлекательным для проживания населения. Водосборы рек Комья и Лухта расположены в отдалении от областного центра. Часть водосбора р. Лухта расположена в пределах г. Грязовца и его окрестностей, что обеспечивает высокие показатели плотности населения. Наибольшее значение плотности населения среди всех малых рек отмечено на водосборе р. Лоста. Отмечается тенденция увеличения плотности населения при приближении к областному центру.

Таблица 2. Площади и плотность населения в водосборах

Река, створ		**Площадь водосбора, км^2**	**Площадь водосбора в створе, км^2**	**Плотность населения, чел./км^2**	**Плотность населения в створе, чел./км^2**
Вологда	Всего	2932.9	-	119.99	-

1а	-	477.2	-	1.76
1б	-	1280.4	-	11.04
1в	-	1335.4	-	13.44
1г	-	2529.4	-	78.18
1д	-	2685.4	-	130.53
Лоста, 2	155	55.4	55.18	29.91
Лухта, 3	156.1	143.8	16.89	16.71
Комья, 4	110.7	103.3	0.98	0.98
Черный Шингарь, 5	86.1	81.7	0.81	0.81
Белый Шингарь, 6	61.2	54.1	13.03	5.36

Примечание. Номера створов соответствуют таковым на рис. 1.

Автоматизированное дешифрирование позволило выделить следующие категории земель: водоемы, облесенные участки (в том числе искусственные насаждения), открытые участки (в том числе верховые болота и заливные луга), зону наиболее плотной застройки (только для водосбора р. Вологда).

Путем визуального дешифрирования стало возможным обозначить участки с конкретными видами хозяйственной деятельности: леса, заливные луга, сельхозугодия, заброшенные поля, вырубки, осушенные торфяники, территории населенных пунктов. Исходя из интенсивности хозяйственной деятельности были выделены следующие категории: болота, леса (вместе с заливными лугами), нарушенные территории (преобразованные, но не эксплуатируемые человеком: вырубки, заброшенные поля, выработанные торфяники), эксплуатируемые сельхозугодия (поля и пашни), земли населенных пунктов.

Результаты автоматизированного и визуального дешифрирования водосбора р. Вологда в целом сходны (табл. 3). Визуальное дешифрирование позволило выявить больше населенных пунктов. Отмечается концентрация сельхозугодий и населенных пунктов вокруг г. Вологды, вдоль дорог и вдоль реки. Река практически на всем своем протяжении протекает по преобразованным территориям. Леса подходят вплотную к реке только в верховьях. В нижнем течении территория города и сельхозугодия прилегают к болоту. Между городом и болотом отмечается «буферная» зона осушенных и выработанных торфяников. Исторически город сформировался на склоне Присухонской низины, где сейчас расположена примерно половина его территории. Расширение территории города в советский период происходило частично в сторону днища долины, проводились мероприятия по осушению прилегающих участков болот.

Таблица 3. Результаты дешифрирования территорий водосборов в створах (в % от площади)

Показатели		**Вологда**					**Лоста, 2**	**Лухта, 3**	**Комья, 4**	**Черный Шингарь, 5**	**Белый Шингарь, 6**
		1а	**1б**	**1в**	**1г**	**1д**					
Визуальное дешифрирование	Болота	6.9	2.6	2.5	1.4	1.4	-	-	-	3.9	-
	Леса	65.8	64.4	62.7	60.4	57.3	35.0	45.8	59.3	76.7	57.5
	Нарушенные земли	6.7	6.4	6.3	6.8	7.3	1.6	3.5	4.4	7.2	9.6
	Эксплуатируемые сельхозугодия	19.4	24.1	25.4	25.9	26.4	57.4	46.1	35.3	11.8	29.9
	Населенные пункты	1.2	2.5	3.1	5.5	7.7	6.0	4.6	1.0	0.4	3.0
Автоматическое дишифрирование	Облесенные участки	65.6	62.1	60.6	58.4	55.8	38.7	41.4	55.0	79.7	61.3
	Открытые участки	34.3	37.6	39.0	40.5	42.3	61.1	58.6	45.0	20.3	38.7
	Водоемы	0.1	0.1	0.2	0.1	0.2	0.2	-	-	-	-
	Плотная застройка	0.0	0.1	0.2	0.9	1.7	-	-	-	-	-

Примечание. Номера створов соответствуют таковым на рис. 1.

Значительная часть водосбора р. Лоста занята болотами и прилегающими к ним выработанными торфяниками. Леса подходят к водотоку только в истоке, на большем своем протяжении река протекает по открытой местности. Водосбор р. Лухта распахан в большей степени, чем прилегающий к ней водосбор реки Комья, что объясняется близостью к городу Грязовец. В нижнем течении водосборы обеих рек сильно распаханы. Водосбор р. Черный Шингарь распахан незначительно, населенные пункты единичны. Высокая степень заболоченности ландшафта затрудняет хозяйственное освоение территории. Прилегающий к нему водосбор р. Белый Шингарь распахан сильнее. При приближении к областному центру отмечается уменьшение на водосборах площадей лесов и облесенных участков и увеличение площадей территорий, в различной степени преобразованных человеком.

Естественным биотопом в таежной зоне являются леса. Любую территорию, лишенную древесной растительности (за исключением травяных болот и заливных лугов), следует относить к нарушенным территориям. Согласно пропорции Одумов (Реймерс, 1994), целесообразное экологическое равновесие территории возникает при соотношении преобразованных земель к естественным как 40 к 60. На водосборе р. Вологды доля преобразованных земель увеличивается вниз по течению и на створе ниже города незначительно

превышает 40 % (табл. 2). Дальнейшая распашка водосбора приведет уже к нарушению экологического равновесия. На водосборах рек Лоста и Лухта доля лесов менее 50 %, пропорции экологического равновесия не соблюдаются. Водосборы рек Комья и Белый Шингарь находятся в состоянии экологического равновесия. Лишь территория водосбора р. Черный Шингарь изменена менее чем на 25 % и поэтому только здесь возможно дальнейшее хозяйственное освоение.

Анализ корреляционной зависимости показал, что наибольшее влияние на качественный состав поверхностных вод оказывают плотность населения и доля населенных пунктов (табл. 4). Хлориды, натрий и калий показывают положительную корреляционную зависимость с плотностью населения и долями населенных пунктов на водосборе. Вещества, содержащие данные три иона, не превышают ПДК. Вероятно, они попадают на водосбор в зимний период в составе противогололедного реагента, содержащего NaCl. Фосфаты показывают отрицательную корреляцию с облесенными территориями и положительную – с открытыми. При этом данная группа ионов не обнаруживает зависимости с плотностью населения и площадями населенных пунктов, поэтому можно говорить о сельском хозяйстве как основном источнике поступления данной группы загрязняющих веществ в воде. Азотистые соединения (нитрат-ион, нитрит-ион, аммонийный азот) проявляют прямую зависимость от плотности населения и населенных пунктов. Данная группа веществ поступает в водоток с коммунальными стоками, а также, в случае отсутствия канализации, путем диффузного стока с территорий, занятых жилыми домами. Перманганатная и бихроматная окисляемости также показывают положительную корреляцию с плотностью населения и долей земель, занятых населенными пунктами, которые являются основными источниками поступления органических веществ в водоток.

Таблица 4. Значения коэффициентов корреляции между ионным составом вод и категориями освоенности земель (жирным выделены значения при $p < 0.05$)

Показатель	Плотность населения в створе, чел./км^2	Болота + леса, %	Нарушенные земли, %	Эксплуатируемые сельхозугодия, %	Населенные пункты, %	Открытые участки, %	Облесенные участки + водоемы, %	Плотная застройка, %
Хлориды	**0.82**	-0.04	0.14	-0.11	**0.69**	0.04	-0.08	**0.84**
Натрий	**0.65**	-0.04	-0.04	-0.05	0.57	0.16	-0.19	**0.67**
Калий	**0.70**	-0.32	-0.19	0.23	0.62	0.39	-0.42	**0.67**
Фосфаты	0.11	**-0.90**	**-0.84**	**0.94**	0.47	**0.89**	**-0.88**	-0.09
Нитрат-ион	**0.82**	-0.19	0.14	0.04	**0.69**	0.16	-0.20	**0.82**
Нитрит-ион	**0.83**	-0.13	0.15	-0.02	**0.66**	0.11	-0.16	**0.84**
Азот аммонийный	**0.79**	-0.22	0.32	0.02	**0.79**	0.16	-0.19	**0.75**
Окисляемость перманганатная	**0.80**	0.10	0.01	-0.18	0.47	-0.09	0.05	**0.82**
ХПК	**0.81**	-0.24	-0.05	0.10	**0.78**	0.26	-0.29	**0.75**

Обсуждение

Прослеживается тенденция увеличения антропогенной нагрузки на водосбор при приближении к городу Вологде. Орографические характеристики территории также влияют на привлекательность территории для хозяйственного освоения. Основными факторами, влияющими на экологическое состояние водосбора, являются ландшафт и близость к городу.

Наименьшая антропогенная нагрузка и минимальные значения гидрохимических показателей отмечены в водосборе р. Черный Шингарь. Низкая привлекательность данного водосбора для хозяйственной деятельности объясняется орографическими особенностями: он полностью расположен на территории Присухонской низины. Водосбор реки Белый Шингарь, находящийся уже в пределах возвышенности Авнига, характеризуется большими площадями нарушенных территорий. На водосборе реки Вологда в верховьях, находящемся также на возвышенности, отмечены сходные показатели. Все три водосбора характеризуются наибольшим удалением от г. Вологды.

Максимальную антропогенную нагрузку среди всех створов испытывает водосбор реки Лоста, расположенный в пригороде г. Вологды. Нахождение исследованного участка водосбора на возвышенности делает его привлекательным для сельского хозяйства и жизни населения. При этом даже на водосборе р. Вологда в нижнем течении доля лесов на водосборе значительно выше и соответствует этому показателю на водосборе р. Комья. Наибольшие площади населенных пунктов отмечены на водосборах рек Лоста и Вологда в центре города и ниже города. В этих реках регистрируется наибольшее загрязнение вод. Зависимость этих параметров, как и в предыдущих исследованиях (Ивичева, Филоненко, 2013), подтверждена статистически. Наибольшая плотность населения регистрируется в двух нижних створах р. Вологда. Этот показатель демонстрирует наибольшее влияние на концентрации загрязняющих элементов. Как и в исследованиях Н. А. Курганович и А. В. Шаликовского (2014) плотность населения, особенно городского, является наиболее важной характеристикой экологического состояния.

Уменьшение доли лесов и увеличение населенных пунктов на водосборах малых рек при приближении к городу Вологде происходит более интенсивно, чем вниз по течению р. Вологда. В Вологодской области по сравнению, например, со степной рекой Шу (Кирейчева и др., 2015), экологическое равновесие на большинстве водосборов сохраняется. Нарушение его отмечено только для двух малых рек: Лоста и Лухта. Как и в бассейне реки Степной Зай (Минуллина и др., 2010), бассейны малых рек Верхней Сухоны более уязвимы по сравнению с

бассейнами средних рек. Интенсивная хозяйственная деятельность на них может привести к деградации малых водотоков. В целом для территории Вологодской области отмечаются схожие закономерности с территориями, расположенными в других природных зонах.

Заключение

Инструментами ГИС проведена оценка антропогенной нагрузки на водосборы и рассчитана плотность населения и площади преобразованных человеком территорий. Выявлены следующие категории земель: естественные территории (леса, болота, заливные луга), нарушенные земли и земли населенных пунктов. Результаты автоматизированного и визуального дешифрирования дали сходные результаты. Антропогенная нагрузка на водосбор определяется характером ландшафта, в котором этот водосбор расположен, и степенью близости к крупному промышленному центру. С приближением к городу на водосборах уменьшаются площади лесов, а плотность населения и площади населенных пунктов возрастают. Водосборы малых рек, по сравнению с водосбором средней реки, более уязвимы. Анализ корреляционной зависимости антропогенной нагрузки и результатов химического анализа показал, что наибольшее негативное влияние на качество вод водотоков оказывают плотность населения и доля на водосборе населенных пунктов.

Библиография

Алёкин О. А. Основы гидрохимии . Л.: Гидрометиздат, 1970. 442 с.

Алябина Г. А., Сорокин И. Н. Запас веществ на водосборе, условия их реализации и поступления в водосбор // Изменение в системе «Водосбор-озеро» под влиянием антропогенного фактора. Л.: Наука, 1983. С. 62–68.

Андрианова А. Б. Географо-экологический анализ антропогенного давления на водосборные и водные бассейны: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук . СПб., 2005. 22 с.

Борисов М. Я. Изменение содержания фосфора в почвах водосбора озера Воже и его влияние на эфтрофирование водоема // Вестник НСО. Серия «Физико-математические и естественно-научные дисциплины». Темат. вып. «Исследования биологического и ландшафтного разнообразия Вологодской области». Вологда: Русь, 2004. С. 8–13.

Борисов М. Я. Особенности функционирования системы «водосбор-озеро Воже» и ее влияние на рыбное население: Дис. ... канд. биол. наук . Петрозаводск, 2006. 242 с.

Доклад об экологической обстановке на территории Вологодской области и итогах деятельности Департамента в 2011 году . Вологда, 2012. 69 с.

Драбкова В. Г., Сорокин И. Н. Озеро и его водосбор – единая природная система . Л.: Наука, 1979. 195 с.

Иванов А. А., Мазуркин П. М. Экологическая оценка водосборов малых рек (на примере Республики Марий Эл) . Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. 108 с.

Ивичева К. Н., Филоненко И. В. Анализ зависимости качества вод по гидрохимическим показателям от освоенности водосборов // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 3 (7). С. 53–61. DOI: 10.15393/j1.art.2012.1061.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов . Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.

Кирейчева Л. В., Козыкеева А. Т., Даулетбай С. Т. Оценка экологической устойчивости водосборов в бассейне реки Шу при их комплексном обустройстве // Международный научно-исследовательский журнал. 2015. № 9 (40). Ч. 3. С. 23–26.

Клементова Е., Гейниге В. Оценка экологической устойчивости сельскохозяйственных ландшафтов // Мелиорация и водное хозяйство. 1995. № 5. С. 33–34.

Коронкевич Н. И., Зайцева И. С., Китаев Л. М. Негативные гидроэкологические ситуации // Известия РАН. Сер. геогр. 1995. № 1. С. 43–52.

Курганович Н. А., Шаликовский А. В. Оценка антропогенной нагрузки на водосборы рек Забайкальского края // Вестник ЗабГУ. 2014. № 10 (113). С. 4–10.

Максутова Н. К. Ландшафты Вологодской области: Учеб. пособие . Вологда, 2006. 56 с.

Минуллина А. А., Мусткимова И. В., Мавляутдинова Г. С. Расчет различных показателей состояния бассейна малой реки (на примере реки Степной Зай) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12. № 1–4. С. 963–966.

Неконтролируемая классификация изокластера. URL: http://resources.arcgis.com/ru/help/main/10.1/index.html#//009z000000pn000000 (дата обращения: 05.02.2017).

Пициль А. О. Оценка выноса загрязняющих веществ от неточечных источников на городских территориях // Альманах современной науки и образования. 2013. № 9 (76). С. 141–144.

Природа Вологодской области . Вологда: Изд. дом «Вологжанин», 2007. 440 с.

Природное районирование Вологодской области для целей сельского хозяйства . Л: Северо-Западное кн. изд-во, 1970. 258 с.

Реймерс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) . М.: Журнал «Россия Молодая», 1994. 367 с.

Савичев О. Г. Влияние болот на гидрохимический сток в бассейне Средней Оби (в пределах Томской области) // Известия Томского политехнического университета. 2005. Т. 308. № 3. С. 47–50.

СанПиН 2.1.4.1074-01. Питьевая вода и водоснабжение населенных мест. Питьевая вода. Гигиенические требования к качеству воды централизованных систем питьевого водоснабжения. Контроль качества. Гигиенические требования к обеспечению безопасности систем горячего водоснабжения. Санитарно-эпидемиологические правила и нормативы .

Скорняков В. А. Учет распределения природных факторов и антропогенных нагрузок при оценке качества воды в реках // Проблемы гидрологии и гидроэкологии. М., 1999. Вып. 1. С. 238–261.

Сорокин И. Н. Вынос вещества с водосборов // Изменение в системе «Водосбор-озеро» под влиянием антропогенного фактора. Л.: Наука, 1983. С. 56–62.

Ткачев Б. П., Булатов В. И. Малые реки: современное состояние и экологические проблемы. Аналитический

обзор / ГПНТБ СО РАН. Новосибирск, 2002. 114 с.

Филенко Р. А. Воды Вологодской области . Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1966. 131 с.

Филиппов Д. А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоемов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014. № 7 (73). С. 10–17.

Филоненко И. В., Филиппов Д. А. Оценка площади болот Вологодской области // Труды Инсторфа. 2013. № 7 (60). С. 3–11.

Фортунатов М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Труды Института биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН ССС, 1959. Вып. 2 (5). С. 246–357.

Чернышев А. В. Индекс благополучия водосборных бассейнов рек как интегральный показатель условий формирования гидрологического режима территории // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 5–2. С. 244–249.

Ясинский С. В. Формирование гидрологического режима водосборов малых равнинных рек: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук . М., 2009. 54 с.

Jarvis A., Reuter H. I., Nelson A., Guevara E. Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m. Database. 2008. URL: http://www.srtm.csi.cgiar.org (дата обращения: 05.02.2017).

GlobalVisualizationViewer // USGS. U. S. Geological Survey. 2017. URL: http://glovis.usgs.gov (дата обращения: 05.02.2017).

Благодарности

Авторы выражают благодарность М. Я. Борисову (Вологодское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ») за консультации, Д. А. Филиппову (ИБВВ РАН) за ценные советы при подготовке статьи, Д. И. Лавровой за помощь с переводом.

Ivicheva K., Filonenko I. On the impact of the development of the Verkhnyaya Sukhona river catchment area (the Vologda Region) on the chemical composition of the waters in its tributaries. // Principy èkologii. 2017. № 3. P. 81–92. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6422

ON THE IMPACT OF THE DEVELOPMENT OF THE VERKHNYAYA SUKHONA RIVER CATCHMENT AREA (THE VOLOGDA REGION) ON THE CHEMICAL COMPOSITION OF THE WATERS IN ITS TRIBUTARIES.

IVICHEVA Ksenya — *State Research Institute of Lake and River Fisheries (GosNIORKh) (Vologda, Levicheva st., 5), ksenya.ivicheva@gmail.com*

FILONENKO Igor — *State Research Institute of Lake and River Fisheries (GosNIORKh) (Vologda, Levicheva st., 5), igor_filonenko@mail.ru*

Keywords: Watersheds, landscape, anthropogenic load, hydrochemical indicators

Reviewer: E. V. Tekanova

Received on: 21 March 2017
Published on: 09 November 2017

Summary: The aim of the investigation was to study the influence of anthropogenic burden on the catchment areas of the rivers in Vologda Region and to establish the dependence of the chemical composition of water on pollution sources in the rivers of the Verkhnyaya Sukhona basin. In the catchment areas hydro chemical samples were taken, population density was calculated as well as the automated and visual interpretation of the main elements of the landscape was carried out. At that, forests, populated areas, farmlands and other territories changed by economic activities were identified. An increase in the pollutants concentration in the catchment areas on drawing near the regional center was detected. The development of the catchment areas varies depending on the landscape pattern and on the proximity to the city of Vologda. The population density and the relative area of settlements and farmlands increase while approaching to the city, at the same time the ratio of forests decreases. The positive correlation dependence between the phosphate content and the relative size of farmlands was shown. The main source of pollutants in the catchment areas of the Verkhnyaya Sukhona basin is the presence of settlements and high population density. Under such conditions, high concentration of sodium, chlorine, nitrogen-containing compounds as well as permanganate oxidizability are observed in water.

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 574.633

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЗООПЛАНКТОНА В ОЦЕНКЕ КАЧЕСТВА ВОД ДВУХ ОЗЕР БАССЕЙНА ФИНСКОГО ЗАЛИВА

КУЛАКОВ Дмитрий Владимирович — *к. б. н., Институт геоэкологии им. Е. М. Сергеева РАН (Средний пр., д. 41, Санкт-Петербург, Россия, 199004), dvkulakov@mail.ru*

Ключевые слова:
зоопланктон, озеро, Копанское, Горовалдайское, оценка качества вод

Получена:
22 мая 2017 года
Подписана к печати:
28 октября 2017 года

Аннотация. В 2012–2015 гг. проведены исследования зоопланктона и выполнена оценка качества вод озер Копанское и Горовалдайское, относящихся к бассейну Финского залива (Ленинградская область). В рамках многолетних мониторинговых исследований на данных водных объектах такие работы ранее не выполнялись. Станции отбора проб размещались в прибрежной части водоемов. Зоопланктон озер включал 46 таксонов видового и подвидового рангов, был типичен для водоемов Северо-Запада России и представлен в основном эврибионтными видами с высокой экологической пластичностью. В наиболее подверженном антропогенному воздействию оз. Горовалдайское, по сравнению с оз. Копанское, обнаруживалось наименьшее видовое богатство и наименьшие значения индекса видового разнообразия. Тем не менее массовое развитие ветвистоусых ракообразных, вносивших основной вклад в численность и биомассу сообщества, способствовало активному протеканию процессов биологического самоочищения этого водоема, о чем свидетельствует снижение значений коэффициента трофности. По показателям индекса сапробности во́ды исследованных озер относились к олигосапробной – β-мезосапробной зоне.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Организмы зоопланктона, принимающие активное участие в процессах деструкции органического вещества и составляющие значительную часть рациона рыб, являются одним из важнейших компонентов гидробиоценозов. Таксономическая структура и уровень количественного развития планктонных беспозвоночных используются для оценки экологического состояния водных объектов, что позволяет выявить изменения, происходящие в водной среде, в том числе под воздействием антропогенных факторов (Андроникова, 1996; Протасов, 2004). Озера Копанское и Горовалдайское принадлежат к бассейну Финского залива (Ленинградская область) и относятся к водным объектам высшей рыбохозяйственной категории. Озера находятся в 30-километровой зоне Ленинградской атомной электростанции (ЛАЭС), и их исследования выполнялись в рамках комплексного мониторинга водных экосистем в связи со строительством новых энергоблоков ЛАЭС-2 (Макушенко и др., 2014), ранее многолетних мониторинговых исследований на данных водоемах не проводилось.

Цель работы – оценка качества вод озер Копанское и Горовалдайское по показателям зоопланктона.

Материалы

Исследования выполнялись с 2012 по 2015 г. Отбор проб осуществлялся в весенний, летний и осенний периоды каждого года. Пробы брались на расстоянии 2–10 м от уреза воды с глубины до 0.5 м в озерах Копанское (координаты станции: 59.701167° с. ш.; 28.714389° в. д.) и Горовалдайское (координаты станции: 59.966000° с. ш.; 29.128139° в. д.).

Методы

За период исследований на каждом озере было отобрано по 12 проб зоопланктона в двух повторностях (всего обработано 48 проб). Пробы брались путем фильтрования 50–100 л воды через планктонную сеть Джеди с размером ячеи 64 мкм, для фиксации использовался этиловый спирт крепостью 70°. Обработка проб выполнялась по общепринятым методикам (Методика..., 1975; Методические..., 2005) с использованием стандартных определителей (Мануйлова, 1964; Кутикова, 1970; Боруцкий и др., 1991; Определитель..., 2010). Зоопланктон оценивался по видовому составу, численности (N), биомассе (B), доле таксономических групп от общей численности и биомассы сообщества. Доминантные виды выделялись по относительной численности и биомассе, принимая за нижнюю границу доминирования обилие ≥10 % от суммарного количества. Оценка трофо-сапробиологического состояния водных объектов осуществлялась с помощью индекса сапробности Пантле – Букк в модификации Сладечека (S) (Sladečec, 1973) и фаунистического коэффициента трофности Мяэметса (E) (Мяэметс, 1980). Видовое разнообразие определялось по информационному индексу Шеннона – Уивера (Песенко, 1982; Shannon, Weaver, 1963), рассчитанному по численности (H_N) и биомассе (H_B) зоопланктона. Сходство видового состава зоопланктона исследованных водоемов определялось при помощи коэффициента общности Серенсена (География..., 2002).

Результаты

Средняя минерализация озерных вод составляла 39.2 мг/дм^3, что позволяет отнести их к группе пресных ксеногалобных. Значения pH были близки к нейтральным (в среднем 7.1). По соотношению основных катионов и анионов оз. Горовалдайское является хлоридно-кальциевым, оз. Копанское – гидрокарбонатно-кальциевым.

В зоопланктоне исследованных озер обнаружено 46 таксонов видового и подвидового рангов (Rotifera – 13, Copepoda – 8, Cladocera – 25 видов и подвидов), из них в оз. Копанское зарегистрировано 38 видов и подвидов беспозвоночных, в оз. Горовалдайское – 31. Наибольшее таксономическое богатство в обоих водоемах обнаруживалось в летний период (табл. 1). Зоопланктон составляли обычные для водоемов Северо-Запада России виды (Определитель..., 2010; Круглова, 2015; Фомина, Сярки, 2015), космополиты (54.5 %) и широко распространенные в Северном полушарии (45 5 %). Значительное количество обнаруженных видов относилось к эврибионтам с высокой экологической пластичностью.

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона озер Копанское и Горовалдайское

Таксон	Оз. Копанское			Оз. Горовалдайское		
	весна	лето	осень	весна	лето	осень
Коловратки (Rotifera)						
Asplanchna priodonta Gosse	+	–	+	+	+	+
Euchlanis dilatata lucksiana Hauer	+	+	+	–	–	–
Eu. triquetra Ehrenberg	+	–	–	–	–	–
Kellicottia longispina Kellicott	+	+	–	–	+	–
Keratella cochlearis Gosse	+	+	+	+	+	+
K. cruciformis (Thompson)	–	–	–	+	–	–
K. quadrata Jägerskiöld	–	+	–	–	–	–
Lecane bulla (Gosse)	+	–	–	–	–	–
Polyarthra dolichoptera Idelson	+	+	–	+	+	+
P. major Burckhardt	–	–	+	–	–	–
Synchaeta pectinata Ehrenberg	+	–	–	–	–	–
Trichocerca capucina (Wierzejski & Zacharias)	–	+	–	–	–	–
Trichotria pocillum (O.F. Müller)	–	+	–	–	–	–
Веслоногие ракообразные (Copepoda)						
Cyclops strenuus (Fischer)	–	+	–	–	+	–
C. vicinus Uljanin	+	–	+	+	+	–
Eucyclops serrulatus (Fischer)	–	–	–	+	–	+
Eudiaptomus gracilis (G.O. Sars)	–	+	+	–	–	+
Macrocyclops albidus (Jurine)	+	+	+	+	+	–
Paracyclops affinis (G.O.Sars)	–	–	–	–	+	–
Thermocyclops crassus (Fischer)	–	–	–	–	+	+
T. oithonoides (G.O. Sars)	–	+	–	–	+	+
Ветвистоусые ракообразные (Cladocera)						
Acroperus harpae (Baird)	–	+	–	+	–	–
Alona quadrangularis (O.F. Müller)	–	+	–	–	+	–
A. rectangula G.O. Sars	+	+	+	+	+	+
Alonella nana (Baird)	–	+	+	+	–	–
Biapertura affinis (Leydig)	–	–	+	+	–	–
Bosmina coregoni Baird	–	–	–	–	–	+
B. longirostris (O.F. Müller)	+	+	+	+	+	+
Ceriodaphnia pulchella G.O. Sars	+	+	+	+	+	+
C. quadrangula O.F. Müller	–	+	+	–	–	–
Chydorus ovalis Kurz	+	+	–	–	–	–
C. sphaericus (O.F. Müller)	–	+	+	–	+	+
Daphnia cristata G.O. Sars	–	–	–	–	+	–
D. cucullata (G.O. Sars)	–	+	–	–	–	–
D. galeata G.O. Sars	–	+	+	–	–	–
Diaphanosoma brachyurum (Liévin)	–	+	+	–	+	–
Eurycercus lamellatus (O.F. Müller)	–	+	–	–	+	–
Graptoleberis testudinaria (Fischer)	–	–	–	–	+	–
Moina macrocopa (Straus)	–	+	–	–	–	–
Ophryoxus gracilis Sars	–	–	–	–	+	–
Pleuroxus aduncus (Jurine)	–	+	–	–	–	–
P. truncatus (O.F. Müller)	–	+	–	–	–	–
Polyphemus pediculus (L.)	–	+	+	+	+	+
Rhynchotalona falcata (G.O. Sars)	–	+	+	–	–	+
Scapholeberis mucronata (O.F. Müller)	–	+	–	–	+	+
Sida crystallina (O.F. Müller)	–	+	–	–	–	+
Количество видов Rotifera	8	7	4	4	4	3
Количество видов Copepoda	2	4	3	3	6	4
Количество видов Cladocera	4	20	11	7	12	9
Общее количество видов зоопланктона	14	31	18	14	22	16

Озеро Копанское расположено в 1.5 км от Копорской губы и соединено с ней р. Пейпия. По происхождению котловины озеро относится к группе озер моренного типа. Площадь зеркала составляет 9.4 км^2, средняя глубина – 7.6 м, максимальная глубина – 16 м. Берега озера на большем протяжении песчаные, пологие. В озеро впадает несколько небольших ручьев. Озеро находится в отдалении от населенных пунктов и окружено со всех сторон хвойным лесом.

В зоопланктоне оз. Копанское наибольшее количество таксонов в пробе обнаруживалось в летний период (14 видов и подвидов), весной значения этого показателя были минимальны (табл. 2). Среди доминирующих по численности и биомассе видов были *Asplanchna priodonta*, *Bosmina longirostris* и копеподиты циклопов, кроме того, массового развития достигали *Keratella cochlearis*, *Ceriodaphnia pulchella* и

науплиусы веслоногих ракообразных, в числе доминирующих по биомассе видов также регистрировался *Polyphemus pediculus*.

Количественные показатели зоопланктона достигали наибольших значений в летний период, когда численность в среднем составляла 45.2 ± 18.7 тыс. экз./м^3, биомасса – 1.7 ± 1.0 г/м^3. В весенний и осенний периоды значения данных показателей были ниже (табл. 2). Весной основную долю численности и биомассы сообщества составляли коловратки (рис. 1), в летний период и осенью доля этих беспозвоночных сокращалась за счет развития ветвистоусых ракообразных. Значения индекса видового разнообразия в течение вегетационного периода различались не существенно, изменяясь в среднем от 2.2 до 2.5 бит/экз. и от 1.6 до 2.0 бит/г. По величине коэффициента трофности воды оз. Копанское соответствовали эвтрофному типу, наибольшие значения данного коэффициента регистрировались в весенний период. Величины индекса сапробности в весенний и осенний периоды соответствовали олигосапробным условиям, в летний период – β-мезосапробным (см. табл. 2).

Таблица 2. Показатели зоопланктона озер Копанское и Горовалдайское

Показатель	Таксон	Оз. Копанское			Оз. Горовалдайское		
		весна	лето	осень	весна	лето	осень
Количество видов и подвидов в пробе	Rotifera	5	3	3	2	2	2
	Copepoda	1	1	2	2	2	2
	Cladocera	2	10	7	5	5	6
	Сумма	8	14	12	9	9	10
Численность (тыс. экз./м^3)		8,9± 5,3	45,2± 18,7	13,1± 9,8	7,3± 2,3	173,1± 62,3	185,9± 79,9
Биомасса (г/м^3)		0,1± 0,0	1,7± 1,0	0,2± 0,1	0,1± 0,0	6,6± 2,8	14,3± 7,5
Индекс Шеннона-Уивера (H_N, бит/экз.)		2,2± 0,0	2,2± 0,5	2,5± 0,5	2,8± 0,0	1,6± 0,3	1,2± 0,5
Индекс Шеннона-Уивера (H_B, бит/г)		1,6± 0,2	2,0± 0,5	1,9± 0,8	2,2± 0,5	1,3± 0,4	0,7± 0,3
Коэффициент трофности (E)		3,3± 0,3	1,0± 0,3	1,1± 0,3	0,8± 0,0	0,9± 0,2	0,9± 0,2
Индекс сапробности (S)		1,3± 0,1	1,5± 0,0	1,4± 0,0	1,4± 0,0	1,4± 0,0	1,5± 0,0

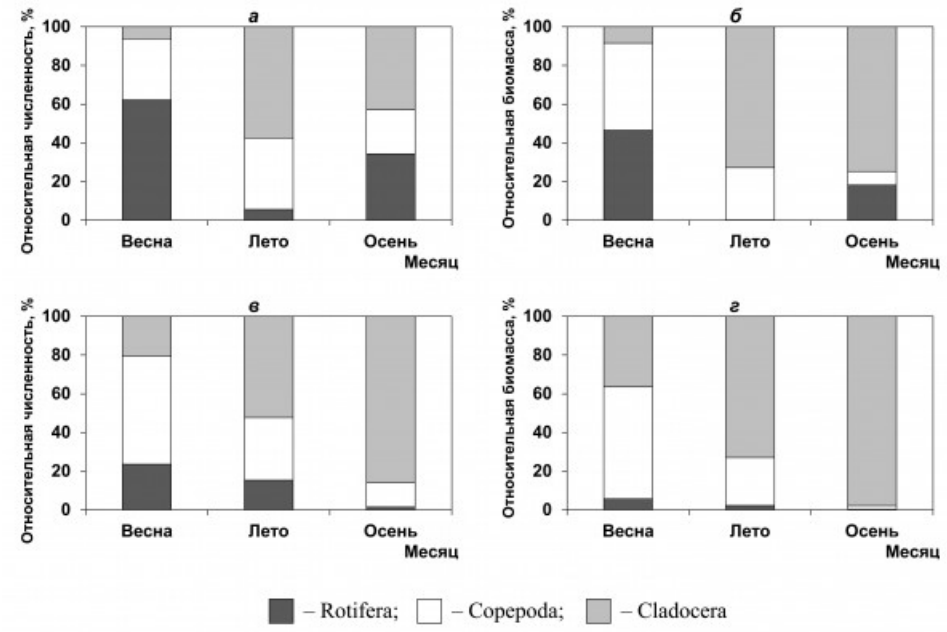


Рис. 1. Соотношение численности (*а, в*) и биомассы (*б, г*) основных таксономических групп зоопланктона озер Копанское (*а, б*) и Горовалдайское (*в, г*) в среднем за период исследований

Fig. 1. The averages ratio of abundance (*а, в*) and biomass (*б, г*) of the main taxonomic groups of zooplankton in the Kopanskoe (*а, б*) and the Gorovaldayskoe (*в, г*) over the study period

Озеро Горовалдайское расположено на расстоянии 0.5 км от Финского залива, слабопроточное. В прошлом на месте озера была лагуна залива, которая постепенно отделилась от него узкой полосой песчаных дюн. Озеро вытянуто с запада на восток на 4.5 км. Площадь зеркала составляет 2.8 км^2. Глубины достигают 8–10 м. Берега почти на всем протяжении песчаные, только у западной и восточной оконечностей каменистые. В озеро впадает несколько небольших, часто пересыхающих летом ручьев. По северному берегу озера проходит автомобильная дорога с интенсивным движением и располагается деревня Шепелево.

В зоопланктоне оз. Горовалдайское обнаруживалось 9–10 видов и подвидов беспозвоночных в пробе (см. табл. 2). Доминирующими по численности и биомассе видами были *Bosmina longirostris*, *Thermocyclops crassus* и копеподиты циклопов. Среди наиболее многочисленных организмов также отмечены коловратки *Keratella cochlearis*, *Polyarthra dolichoptera* и науплиусы веслоногих ракообразных; по биомассе, кроме того, доминировал *Polyphemus pediculus*.

Наибольших значений количественные показатели зоопланктона достигали в осенний период, когда численность составляла 185.9 ± 79.9 тыс. экз./м^3, биомасса – 14.3 ± 7.5 г/м^3. В весенний период численность и биомасса зоопланктона были минимальны (см. табл. 2). В сезонной динамике таксономической структуры зоопланктона от весеннего периода к осеннему наблюдалось сокращение доли коловраток и веслоногих ракообразных за счет увеличения численности и биомассы ветвистоусых ракообразных (рис. 1).

В течение вегетационного периода наблюдалось снижение значений индекса видового разнообразия от 2.8 бит/экз. и 2.2 бит/г весной до 1.2 бит/экз. и 0.7 бит/г осенью. Величины коэффициента трофности характеризовали воды оз. Горовалдайское как соответствующие мезотрофному типу. Значения индекса сапробности в весенний и летний периоды соответствовали олигосапробным условиям, в осенний период – β-мезосапробным (см. табл. 2).

Обсуждение

Зоопланктон исследованных озер имел высокое сходство видового состава (общими для обоих водоемов были 23 вида и подвида беспозвоночных), величина индекса Серенсена составляла 0.7. Состав доминирующих видов также был сходным: в обоих водоемах среди доминантов были зарегистрированы *Bosmina longirostris*, *Polyphemus pediculus*, *Keratella cochlearis* и копеподиты циклопов. Наибольшим количеством видов были представлены ветвистоусые ракообразные.

Различия между зоопланктоном исследованных озер состояли в его количественной представленности. В оз. Горовалдайское, где в летний и осенний периоды заметную долю численности и биомассы планктонных беспозвоночных составляли ветвистоусые ракообразные, численность зоопланктона была выше в 3.8 и 14.2 раза, чем в аналогичные периоды в оз. Копанское. Биомасса зоопланктона оз. Горовалдайское превышала таковую в оз. Копанское в 4.1 раза летом и в 82.5 раза в осенний период.

Низкое видовое богатство зоопланктона и низкие значения индекса видового разнообразия в оз. Горовалдайское, по сравнению с оз. Копанское, возможно, связаны с тем, что оз. Горовалдайское испытывает бóльшую антропогенную нагрузку, в связи с воздействием на экосистему загрязненного стока с автомобильной дороги, проходящей по северному берегу водоема. Тем не менее низкие значения коэффициента трофности в оз. Горовалдайское свидетельствовали об активном протекании в нем процессов биологического самоочищения, в которых принимают активное участие ветвистоусые ракообразные, массово развивающиеся в озере и

являющиеся основными фильтраторами среди планктонных беспозвоночных.

В многолетнем ряду наблюдений в оз. Копанское наибольшие значения индекса видового разнообразия наблюдались в 2014 г. (H_N = 2.8 ± 0.2 бит/экз.) и в 2013 г. (H_B = 2.4 ± 0.5 бит/г), наименьшие – в 2015 г. (H_N = 1.3 бит/экз.; H_B = 0.5 бит/г). Коэффициент трофности достигал наибольших значений в 2013 г. (E = 1.9), наименьших – в 2015 г. (E = 1.1) (рис. 2).

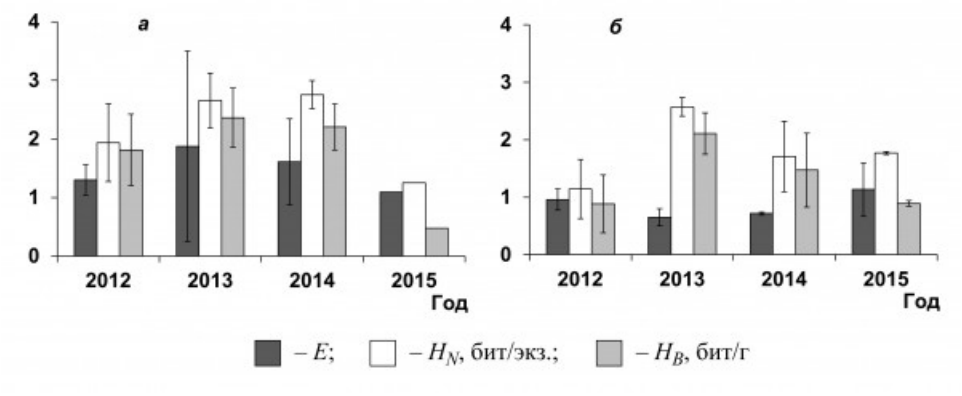


Рис. 2. Межгодовая динамика значений коэффициента трофности (E) и индекса видового разнообразия (HN, бит/экз.; HB, бит/г) в озерах Копанское (а) и Горовалдайское (б)

Fig. 2. Interannual dynamics of the values of the coefficient trophicity (E) and the biodiversity index (HN, bit/ind., HB, bit/g) in the Kopanskoe (a) and the Gorovaldayskoe (б)

В оз. Горовалдайское наибольшие значения индекса видового разнообразия регистрировались в 2013 г. (H_N = 2.6 ± 0.2 бит/экз.; H_B = 2.1 ± 0.4 бит/г), наименьшие – в 2012 г. (H_N = 1.1 ± 0.5 бит/экз.; H_B = 0.9 ± 0.5 бит/г). Значения коэффициента трофности варьировали от 0.7 ± 0.2 в 2013 г. до 1.1 ± 0.5 в 2015 г. (см. рис. 2).

Количественные и структурные показатели зоопланктона озер Копанское и Горовалдайское характерны для водоемов с повышенной трофностью (Андроникова, 1996), в которых регистрируется небольшое количество доминирующих видов, невысокое видовое разнообразие, преобладание в сообществе коловраток и мелкоразмерных форм ракообразных, например, рода *Bosmina*. Типичным видом-индикатором эвтрофных условий является ветвистоусый рачок *Bosmina longirostris*, входивший в доминантный комплекс видов обоих исследованных озер. Динамика количественных показателей зоопланктона в обоих водоемах представляла собой одновершинную кривую, что также характерно для озер с повышенной трофностью.

Заключение

Зоопланктон озер Копанское и Горовалдайское был представлен обычными для водоемов Северо-Запада России видами, имеющими широкое и всесветное распространение, по отношению к факторам среды – эврибионтами с высокой экологической пластичностью. Всего в составе зоопланктона обнаружено 46 таксонов видового и подвидового рангов (в оз. Копанское – 38 видов и подвидов беспозвоночных, в оз. Горовалдайское – 31). Видовой состав зоопланктона обоих озер был сходен (величина индекса Серенсена составляла 0.7). Среди доминирующих видов в исследованных водоемах были зарегистрированы *Bosmina longirostris*, *Polyphemus pediculus*, *Keratella cochlearis* и копеподиты циклопов.

В обоих исследованных озерах величины индекса сапробности, рассчитанного по показателям зоопланктона, свидетельствовали об изменении условий в течение вегетационного сезона от олигосапробных до β-мезосапробных (от 1.3 до 1.5 балла). Наибольшие значения данного индекса в оз. Копанское обнаруживались в летний

период, в оз. Горовалдайское – осенью. По величине коэффициента трофности воды оз. Копанское соответствовали эвтрофному типу (от 1.0 до 3.3), оз. Горовалдайское – мезотрофному (от 0.8 до 0.9).

В оз. Горовалдайское, по сравнению с оз. Копанское, обнаруживалось наименьшее видовое богатство и наименьшие индексы видового разнообразия, что, возможно, связано с воздействием на водоем загрязненного стока с автомобильной дороги. Однако массовое развитие ветвистоусых ракообразных, являющихся основными фильтраторами в сообществе, способствовало активному протеканию процессов биологического самоочищения водоема.

Библиография

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов . СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. Определитель Calanoida пресных вод СССР . СПб.: Наука, 1991. 503 с.

География и мониторинг биоразнообразия . М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. 432 с.

Круглова А. Н. Зоопланктон некоторых малых водоемов Петрозаводска (Республика Карелия) // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 1. С. 69–77.

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

Макушенко М. Е., Кулаков Д. В., Верещагина Е. А. Зоопланктон Копорской губы Финского залива в зоне воздействия Ленинградской АЭС // Гидробиол. журн. 2014. № 2. Т. 50. С. 3–15.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР . М.; Л.: Наука, 1964. 328 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов . М.: Наука, 1975. 240 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при ведении мониторинга биологического загрязнения на Финском заливе / Ред. А. Ф. Алимов, Т. М. Флоринская. СПб., 2005. 67 с.

Мяэметс А. Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России . Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях . М.: Наука, 1982. 286 с.

Протасов А. А. Состав и распределение зоопланктона водоема-охладителя Хмельницкой АЭС // Гидробиол. журн. 2004. Т. 40. № 4. С. 35–44.

Фомина Ю. Ю., Сярки М. Т. Зоопланктон Онежского озера, биоразнообразие и продуктивность // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы: III Всероссийская научная Интернет-конференция с международным участием. Казань, 2015. С. 71–74.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press, 1963. 117 p.

Sladečec V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Vol. 7. P. 1–218.

Благодарности

Автор выражает благодарность сотрудникам Санкт-Петербургского отделения Института геоэкологии РАН, принимавшим участие в организации полевых работ и отборе проб. Работа поддержана проектом СПбГУ 3.19.6.2016.

USING OF ZOOPLANKTON INDICATORS IN ASSESSING THE QUALITY OF WATERS IN TWO LAKES IN THE GULF OF FINLAND BASIN

KULAKOV Dmitry

Dr. of biological sciences, Institute of Geoecology named by E. M. Sergeeva of RAS (Srednij Prospekt 41, Saint Petersburg, Russia, 199004), dvkulakov@mail.ru

Keywords:
Zooplankton, lake, Kopanskoe, Gorovaldayskoe, water quality assessment.

Received on:
22 May 2017
Published on:
28 October 2017

Summary: In 2012–2015 zooplankton studies were carried out and the quality of the waters of the Kopanskoe and the Gorovaldayskoe lakes belonging to the Gulf of Finland basin (Leningrad region) was assessed. Under the frame of long-term monitoring studies on these waterbodies, such work has not previously been carried out. The sampling stations were located in the coastal part of the waterbodies. Zooplankton of the lakes included 46 taxons of species and subspecies ranks, it was typical of the North-West of Russia and represented mainly by eurybiontic species with high ecological plasticity. In Gorovaldayskoe lake most affected by the anthropogenic influence, in comparison with the Kopanskoe, showed the lowest species richness and the lowest values of the biodiversity index. Nevertheless, the mass development of Cladocera, which made the main contribution to the population and the biomass of the community, promoted the active development of the processes of biological self-purification of this lake, as evidenced by a decrease by coefficient trophicity. According to the saprobity index in the waters of the studied lakes belonged to the oligosaprobic – β-mesosaprobic zone.

Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В. Изменчивость территориального поведения птиц рода Sylvia в зависимости от структуры биотопов и плотности населения // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 101–117. DOI: 10.15393/j1.art.2017.7002

научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

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

УДК 598.28/.29:575.17:591.52(470.1/.2)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ РОДА SYLVIA В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТРУКТУРЫ БИОТОПОВ И ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ

МАТАНЦЕВА Мария Валерьевна	*к. б. н., Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), Maria.Matantseva@bio.krc.karelia.ru*
СИМОНОВ Сергей Александрович	*к. б. н., Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), Sergey.Simonov@bio.krc.karelia.ru*
ЛАПШИН Николай Васильевич	*д. б. н., Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11), lapshin@bio.krc.karelia.ru*

Ключевые слова: славки, плотность населения, структура местообитаний, территориальное поведение, защита территории, размер территории, расстояние между территориями, перекрывание территорий

Аннотация. Изучали особенности территориального поведения славок в местообитаниях, населяемых с разной плотностью. Обнаружено, что территориальное поведение славок пластично и зависит не только от положения в ареале, но и в значительно большей степени от плотности населения (ПН) и характера местообитаний. Как правило, с ростом ПН размеры территорий и расстояния между ними сокращаются. При высокой ПН наблюдается максимальное разнообразие вариантов поведения, в т. ч. нетипичные. При очень высокой и низкой ПН территориальность редуцируется (редукция продолжительности и активности пения, агрессивности и степени защиты территорий). Редукция территориальности при низкой ПН в северных регионах, по-видимому, направлена на оптимизацию бюджета времени и энергии птиц. Редукция территориальности при высокой ПН способствует участию в размножении большего числа особей популяции. Вариация территориального поведения способствует максимальной реализации репродуктивного потенциала особей в разных условиях среды.

Получена:
04 сентября 2017 года
Подписана к печати:
08 ноября 2017 года

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Согласно классическому взгляду на территориальность (Howard, 1920; Noble, 1939; Nice, 1941), территориальные животные – это животные, обладающие собственными разграниченными территориями, охраняемыми от возможных конкурентов за какие-либо ресурсы. Большое число работ, проведенных со времени указанных исследований, свидетельствует о том, что территориальность животных какого-либо вида наблюдается в определенных условиях и может быть заменена альтернативными способами снижения конкуренции за ресурсы – в других условиях среды (Maher, Lott, 1995; Newton, 1998; Both, Visser, 2003). Вариация территориального поведения, включая вариацию в формируемых пространственных структурах, может проявляться не только среди разных видов, но и внутри одного вида (Maher, Lott, 1995; Newton, 1998). Последнее может быть особенно актуальным для видов с обширными ареалами, охватывающими различные местообитания.

Мы изучали территориальное поведение птиц, обладающих обширными ареалами, в разных условиях среды (разные части гнездовых ареалов, разные местообитания, разная плотность населения) на примере черноголовой *Sylvia atricapilla*, садовой *S. borin*, серой *S . communis* славок и славки-завирушки *S . curruca.* Славок обычно считают строго территориальными птицами, которые демонстрируют выраженное территориальное поведение (Simms, 1985; Shirihai et al., 2010). Птицы таких видов маркируют границы территорий пением, самцы защищают территории от других самцов своего вида, территории конспецифичных самцов разобщены.

В условиях острой социальной напряженности, возникающей в поселениях птиц в результате дефицита мест, пригодных для гнездования, и высокой плотности населения в центральных частях гнездовых ареалов мы наблюдали варианты территориального поведения, необычные для строго территориальных птиц. Эти данные частично были представлены в наших прежних публикациях (Зубцовский и др., 2006; Матанцева, Симонов, 2008). Подобные результаты, полученные в аналогичных

условиях, публиковали и ранее (Зубцовский и др., 1988; Titus, Hans, 1990; Зубцовский, Матанцев, 1992).

Позже мы изучали поведение славок в регионе с относительно низкой их численностью – на севере видовых ареалов, где на фоне в целом типичного поведения обнаружили некоторую редукцию территориальности (снижение агрессивности, активности и продолжительности пения), наблюдаемую при низкой плотности населения в обширных местообитаниях с более или менее однородными условиями (Матанцева, Симонов, 2012).

В ходе последующей работы было обнаружено, что даже на севере видовых ареалов (при низкой численности изучаемых видов в регионе) птицы могут формировать скопления в ограниченных по площади биотопах, расположенных среди обширных зон с менее благоприятными условиями. Локальная плотность населения птиц в таких скоплениях может намного превышать среднюю популяционную плотность в регионе. В таких местах славки демонстрируют поведение, сходное с наблюдаемым в плотных поселениях в центральных частях их ареалов, включая некоторые формы, необычные для строго территориальных животных.

В этой статье мы представляем основные результаты сравнительного анализа данных, полученных нами в ходе всех перечисленных исследований, и обсуждаем внутривидовую вариацию территориального поведения славок в условиях разной плотности населения и разных местообитаний в центре и на севере гнездовых ареалов.

Материалы

Исследования были проведены в разных частях гнездовых ареалов птиц изучаемых видов на территории европейской части России: в Мурманской области, Карелии, Мордовии и Калининградской области (табл. 1). На Мурманскую область приходится крайняя северная периферия ареалов изучаемых видов, заселяемая не ежегодно, причем с очень низкой плотностью. Карелия также является северной периферией ареалов славок, однако относится к зоне регулярного гнездования птиц всех четырех видов, при этом условия их обитания здесь относительно неблагоприятны ввиду сравнительно короткого периода, пригодного для размножения, и частых возвратов холодов в начале репродуктивного сезона. Следует отметить, что в Костомукшском заповеднике, расположенном севернее других участков исследований в Карелии, численность славок также очень низка.

В Мурманской области исследования проводили в прибрежной полосе Кандалакшского залива Белого моря и на удаленных от берега территориях, в Костомукшском заповеднике – в поймах рек и по берегам озер, а также во внутренних зонах, занятых типично таежными биотопами. В этих районах участки исследований были заложены в открытых местообитаниях с травянистой растительностью и кустарниками; хвойных (сосняки, ельники) и хвойно-лиственных лесах; в населенных пунктах и их окрестностях, на зарастающих древесно-кустарниковой растительностью пустырях.

Более высоких показателей численности в регионе славки достигают в южной Карелии. Исследования здесь были проведены в Юго-Восточном Приладожье. Местообитания славок в данном районе можно разделить на два типа: предпочитаемые биотопы (участки, занятые луговой и кустарниковой растительностью, с подростом ели по опушкам леса, в поймах рек и ручьев) и обширные сплошные массивы хвойно-лиственных лесов. Более подробное описание климатических условий и биотопов дано в статье по нашим ранним исследованиям в южной Карелии (Матанцева, Симонов, 2012).

Калининградскую область и Мордовию следует отнести к центральным частям гнездовых ареалов модельных видов, заселяемых регулярно и с относительно высокой плотностью. В Калининградской области исследования проводили на Куршской косе Балтийского моря. Основной участок исследований занимал территорию стационара «Рыбачий» Зоологического института РАН. Эта территория, расположенная на берегу Куршского залива, представляет собой мозаику выделов биотопов разных типов:

участки лиственного леса разной степени влажности; открытые места, занятые прибрежной луговой растительностью; заросли ивняка; поляны, заросшие ежевикой; тростниковые заросли; культурные насаждения. Более подробное описание участков исследований в этом районе представлено в нашей прежней публикации (Зубцовский и др., 2006).

В Мордовии исследования проводили на территории национального парка «Смольный» и в его окрестностях. Обследованные здесь биотопы также можно классифицировать как предпочитаемые славками местообитания (участки, занятые луговой и кустарниковой растительностью, по опушкам леса и в поймах рек) и обширные сплошные массивы смешанных лесов (сосново-лиственных и преимущественно лиственных с небольшим участием сосны и ели).

Ежедневно под наблюдением находилось до 7 птиц каждого изучаемого вида. За сезон контролировали до 19 территориальных самцов (settled males) каждого вида и до 18 самцов, находящихся на контролируемых участках не более 3 дней после индивидуального мечения в первые сутки после прилета и так и не занявших территории (unsettled males). В целом проведено около 15 000 часов наблюдений в природе; отмечено свыше 54 000 точек, маркирующих территории; найдено 288 гнезд славок.

Методы

Основное понятие в работе – понятие территории, и поскольку нет единства мнений по тому, что именно следует считать территорией, мы полагаем необходимым дать обозначения терминам, используемым в статье. Мы придерживаемся наиболее распространенного концептуального определения территории *как охраняемого пространства*, подразумевающего исключение возможных конкурентов с определенной площади (Maher, Lott, 1995). Однако у певчих птиц препятствием для конспецифичных особей к проникновению на занятый участок могут быть не только факты активной охраны его границ, но и демонстрирование границ пением, а охраняемый и демонстрируемый участки, как правило, пространственно совпадают (Fretwell, Lucas, 1969). Кроме того, именно факты пения на территории можно наиболее четко регистрировать, в то время как случаи охраны границ посредством визуальных демонстраций и прямой агрессии происходят реже и менее заметны, в связи с чем могут быть упущены в ходе наблюдений. Поэтому в качестве оперативного определения территории целесообразно использовать понятие территории как *участка, границы которого маркируются пением* (Maher, Lott, 1995).

Территории регистрировали методом точечного картирования участков, маркируемых пением, как минимальных выпуклых полигонов (Odum, Kuenzler, 1955). Этот метод был частично модифицирован с целью получения более подробных данных по размерам и конфигурации территорий на разных этапах репродуктивного периода. В частности, мы регистрировали все наблюдаемые перемещения самца, демонстрирующего территорию, на протяжении всего времени его пребывания на контролируемом участке, что позволяло определить точные контуры демонстрируемых территорий. Размер территории оценивали как площадь ее проекции на поверхность земли. Расстояние между соседними территориями определяли как минимальную дистанцию между ближайшими границами этих территорий. Кроме того, для формирования представления о трехмерных территориальных пространствах, помимо картирования территории как проекции на поверхность земли, в каждой точке отмечали высоту, на которой поет птица.

Поскольку территориальное поведение, как форма поведения социального, должно зависеть от уровня социальной напряженности в популяции и, следовательно, от плотности населения и величины пригодных для обитания площадей, мы оценивали плотность населения птиц на заселяемых ими площадях. В качестве адекватного показателя плотности населения в контексте изучения территориальности рассматривали плотность населения самцов – отношение числа самцов на определенной площади к размеру этой площади.

Находящиеся под наблюдением птицы были отловлены и помечены наборами номерных алюминиевых и цветных пластиковых колец в уникальных комбинациях, распознаваемых дистанционно. Наблюдения проводили ежедневно в течение всего сезона. Кроме того, проводили поиск гнезд и набросов (типичных для славок «заготовок» гнезд или негнездовых построек, по-видимому, выполняющих демонстрационную функцию) и отслеживали их судьбу.

Работа с картами и статистический анализ

В 2003–2005 гг. работали с картами, выполненными на бумаге. Позднее в полевых условиях использовали карманные и планшетные персональные компьютеры с программами OziExplorer 3.95.4m (D & L Software Pty Ltd, 2005) и OruxMaps v.7.0.10 (Jose Vázques, 2012). Площади территорий и расстояния между ними рассчитывали с применением программ Arc View GIS 3.2 (Ivironmental Systems Reseach Institute, Inc., 1992–1999) и Google Earth Pro 7.1.8.3036 (Google, 2016, 2017).

При статистическом анализе ряды исходных данных проверяли на форму распределения, применяя критерий Андерсона – Дарлинга, на равенство дисперсий – с помощью F-теста. Оценку связи и зависимости между величинами проводили с использованием корреляционного анализа: при нормальном распределении данных в двух независимых выборках и равных дисперсиях вычисляли коэффициент корреляции Пирсона, при прочих условиях – коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Последний тип анализа был выбран на основании таких его качеств, как независимость от формы распределения и низкая чувствительность к выбросам.

При проверке статистических гипотез использовали 5 % уровень значимости (при доверительном интервале 95 %). Обработку данных и статистический анализ проводили с помощью пакетов программ Microsoft Excel (Microsoft Corporation, 2002–2010) и MaxStat Lite 3.6 (MaxStat, 2015).

Результаты

Параметры плотности населения славок, зарегистрированные на участках исследований, представлены в табл. 1. Следует отметить, что этот показатель существенно изменялся в пределах видовых ареалов и в зависимости от занимаемых местообитаний (см. Обсуждение).

Таблица 1. Средняя плотность населения славок на участках исследований, ♂♂/га

Table 1. The average population density of Sylvia warblers in different habitats, ♂♂/ha

Вид	**A**	**B.1**	**B.2**	**C.1**	**C.2**	**D**	**E**
S. atricapilla	1.72	0.10	0.01	0.07	0.02	–	–
S. borin	0.72	0.27	0.08	0.31	0.08	0.01	0.01
S. communis	0.85	0.22	0.07	0.89	–	0.03	0.56
S. curruca	0.71	0.03	0.02	0.23	0.09	0.02	< 0.01

Примечание. «–» - вид не отмечен, в остальных случаях плотность населения указана только по заселяемым местообитаниям (с ненулевой численностью).

Участки исследований в центральных частях гнездовых ареалов:

A – стационар «Рыбачий», Куршская коса Балтийского моря, Калининградская область (55°12’N, 20°50’E; 2003–2005): предпочитаемые биотопы.

B – Национальный парк «Смольный», Мордовия (54°44’N, 45°30’E; 2016–2017): **B.1** – предпочитаемые биотопы ограниченной площади; **B.2** – обширные сплошные массивы смешанного леса.

Участки исследований на северной периферии гнездовых ареалов, в порядке удаления от их центров:

C – Юго-Восточное Приладожье, южная Карелия (60°46’N, 32°48’E; 2007–2015): **C.1** – предпочитаемые биотопы ограниченной площади; **C.2** – обширные сплошные массивы смешанного леса.

D – Костомукшский заповедник, центральная Карелия (64°27’N, 30°17’E; 2015–2016).

E – побережье Кандалакшского залива, Мурманская область (67°06’N, 32°42’E; 2015).

Показатели размеров территорий по тем участкам исследований, по которым удалось получить наиболее полные данные по биотопам разных типов, отражены на рис. 1. В каждом районе территории разных самцов одного вида значительно варьировали по размеру. При этом в условиях заселения обширных массивов сплошных лесов территории, в большинстве случаев, были крупнее, чем на других участках исследований (где благоприятные местообитания имели ограниченную площадь), и могли достигать больших величин. В целом размер территорий обычно уменьшался с ростом локальной плотности населения, что было статистически подтверждено для всех модельных видов, кроме серой славки (табл. 2). При этом тенденция к уменьшению площади территорий при увеличении плотности населения отмечена и для этого вида.

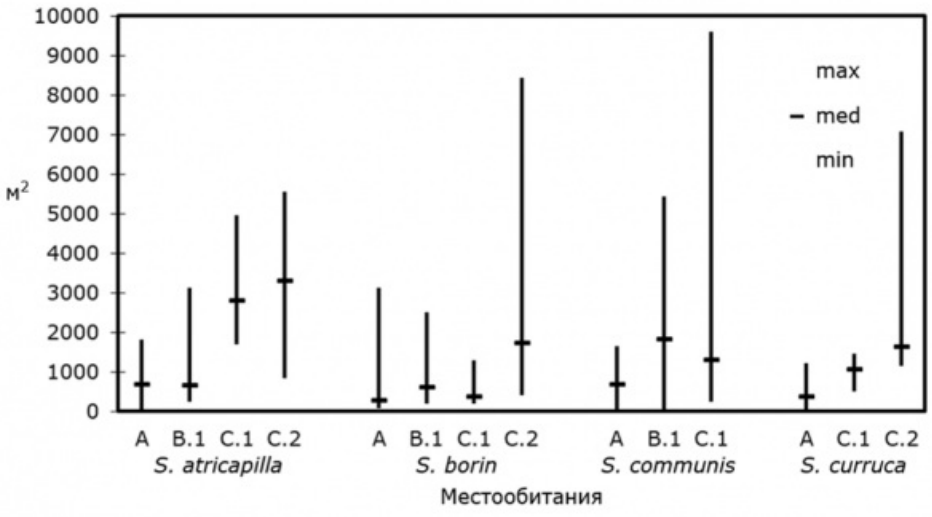


Рис. 1. Размеры территорий самцов славок в разных местообитаниях (расшифровка буквенных обозначений в табл. 1)

Fig. 1. The territory size of *Sylvia* warblers in the study areas (letter symbols are explained under table 1)

Таблица 2. Параметры ранговой корреляции Спирмена между плотностью населения и размерами территорий славок

Table 2. Spearman's rank correlation between the population density and territory size

of Sylvia warblers

Вид	*N*	*r*	*P*
S. atricapilla	40	- 0.702	< 0.0001
S. borin	42	- 0.438	0.0037
S. communis	34	- 0.238	0.1746
S. curruca	26	- 0.745	< 0.0001

Различия в характере формируемых территориальных структур оказались наиболее заметны также при их сравнении в наиболее благоприятных, плотно заселяемых местообитаниях и менее привлекательных для птиц участках, заселяемых с меньшей плотностью. В биотопах, заселяемых с низкой плотностью, пространственное размещение территорий было типичным для территориальных животных: территории самцов одного вида были разобщены во всех случаях (рис. 2). При этом для всех видов обнаружена обратная зависимость между плотностью населения и кратчайшим расстоянием между соседними территориями (табл. 3). Характеристики данных, полученных при изучении территориальности серой славки, позволили рассчитать коэффициент Пирсона, который также подтвердил указанную закономерность (r = -0.518, P = 0.0478, N = 15) при уровне значимости 5 %.

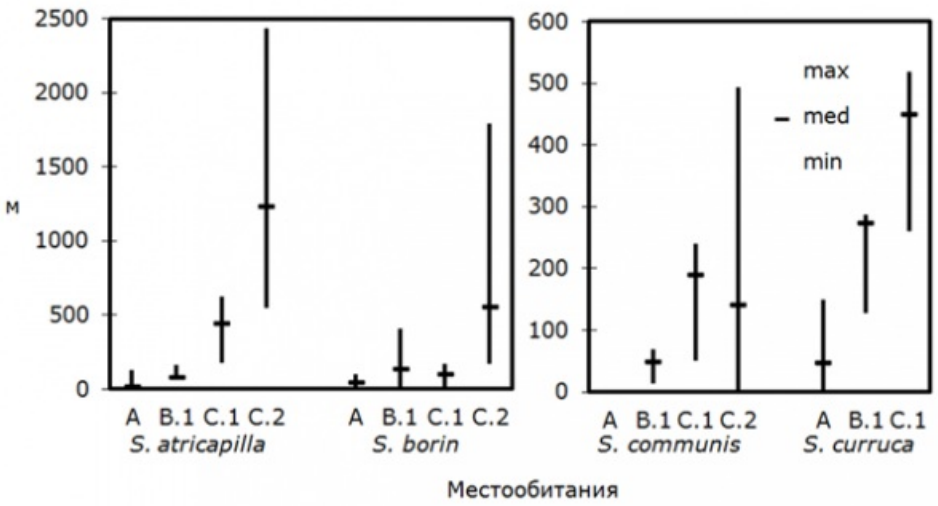


Рис. 2. Расстояние между соседними территориями самцов славок в разных местообитаниях (расшифровка буквенных обозначений в табл. 1)
Fig. 2. The distances between territories of *Sylvia* warblers in the study areas (letter symbols are explained under table 1)

Таблица 3. Параметры ранговой корреляции Спирмена между плотностью населения и дистанциями между территориями славок
Table 3. Spearman's rank correlation between the population density and distances between territories of Sylvia warblers

Вид	*N*	*r*	*P*
S. atricapilla	21	- 0.789	< 0.0001
S. borin	31	- 0.628	0.0002
S. communis	15	- 0.630	0.0118
S. curruca	11	- 0.820	0.0341

В наиболее плотных поселениях наблюдали частичное или полное перекрывание

территорий у представителей всех видов, кроме славки-завирушки (рис. 2, 3). При этом в некоторых случаях перекрывания территорий по горизонтали (как проекций на поверхность земли) происходило разобщение территориальных пространств по вертикали: один из самцов-соседей пел на большей высоте от земли, другой – на меньшей (рис. 3: 4.1). Подобное перекрывание территорий было охарактеризовано нами ранее при исследовании поведения птиц в центральных частях ареалов (Матанцева, Симонов, 2008) и отмечено в наиболее плотно заселяемых ограниченных по площади биотопах на северной периферии ареалов.

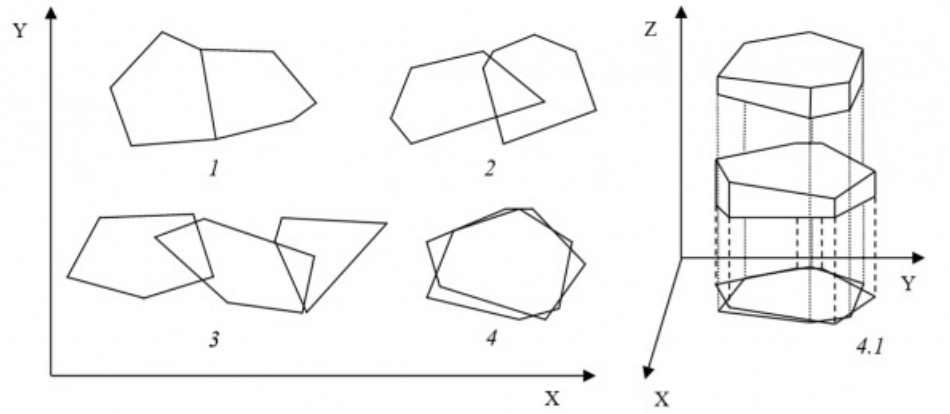


Рис. 3. Типы наблюдаемого перекрывания территорий черноголовых славок:
1 – совпадение границ; *2* – частичное перекрывание двух территорий; *3* – частичное перекрывание трех территорий; *4* – полное перекрывание двух территорий; *4.1* – разделение территориальных пространств по вертикали при перекрывании их проекций на поверхность земли

Fig. 3. Types of the observed overlap of blackcap territories:
1 – contiguity of borders; *2* – partial overlap of two territories; *3* – partial overlap of three territories; *4* – full overlap of two territories; *4.1* – vertical separation of the territories overlapped at their projections on the ground surface

На участках, где территории особей одного вида были разобщены, не было зарегистрировано случаев долгого пребывания самца на чужой территории птиц своего вида. Однако при этом не было отмечено и обычных для территориальных животных фактов агрессивного поведения на границах территорий.

Редукция территориальности в северных регионах также была заметна в отношении сокращения продолжительности пения относительно южных районов: многие самцы в северных регионах пели только в самом начале периода размножения. Некоторые из них прекращали петь уже к началу откладки яиц (особенно характерно для славок-завирушек и чернологовок), другие пели на начальных стадиях гнездования, а позже их песенная активность угасала.

Сходную редукцию строгой территориальности (снижение, вплоть до полного отсутствия, взаимной агрессии конспецифичных самцов) наблюдали и в местообитаниях с самыми высокими показателями плотности населения, но, очевидно, это было обусловлено другими причинами. В таких местах, где соседние территории перекрывались, самцы-соседи могли находиться на общих частях их территорий длительное время без видимой агрессии по отношению друг к другу. При этом все же в большинстве случаев происходило разделение их территориальной активности другими путями: в пространстве (разобщение территориальных пространств по вертикали) или во времени (временное разделение фаз активного демонстрирования территорий самцов-соседей с помощью пения, замена типичной территориальности системой иерархических отношений). При иерархических отношениях, отмеченных для садовых и черноголовых славок, самец-рецессив мог проявлять свою песенную активность только тогда, когда самец-доминант молчал. В крайне редких случаях

отмечали гнездящиеся пары с самцами, для которых вообще не было зафиксировано проявления песенной активности (Матанцева, 2010). Варианты территориального поведения славок, которые могут проявляться в условиях высокой и низкой популяционной плотности, в сравнении с характеристиками типичного территориального поведения представлены в табл. 4.

Таблица 4. Характеристики типичного территориального поведения славок и его варианты, наблюдаемые в условиях высокой (ВПН) и низкой плотности населения (НПН)
Table 4. The characteristics of the typical territorial behavior of Sylvia warblers and some variants observed in conditions of high and low population density

Типичное поведение	Варианты территориального поведения	
	при ВПН	при НПН
Строгая горизонтальная изоляция территорий конспецифичных самцов	Горизонтальное перекрывание территорий конспецифичных самцов. Разделение территориальных пространств по вертикали при значительном перекрывании их проекций на поверхность земли	Рассредоточенные в пространстве территории больших размеров. Концентрация птиц одного вида в предпочитаемых биотопах с формированием локальной ВПН в пределах обширных площадей с НПН – переход к вариантам поведения, наблюдаемым при ВПН (см. столбец 2)
Гнездование только при наличии собственной территории, маркируемой пением	Участие в размножении самца без собственной территории, маркируемой пением	Размножение пары на территории, маркируемой пением только в самом начале гнездования
Длительное пребывание на чужой территории самца своего вида невозможно вследствие агрессивной охраны границ территории	Мирное пребывание самца и даже гнездование пары в пределах чужой территории конспецифичного самца. Замена типичной территориальности системой иерархических отношений	Значительная редукция (вплоть до полного отсутствия) агрессивной защиты территорий

Кроме указанных особенностей проявления территориальности славок в разных условиях следует также отметить тот факт, что во всех районах исследований на контролируемых участках наблюдали присутствие самцов, вообще не занявших стабильных территорий и покинувших эти участки спустя 2–3 дня после прилета. Помимо них, также во всех районах исследований были отмечены самцы, успешно занявшие территории, однако не привлекшие самок (Матанцева, Симонов, 2012; новые данные). Обсуждение отмеченных фактов представлено в следующем разделе.

Обсуждение

Плотность населения

Максимальную локальную плотность населения наблюдали на стационаре «Рыбачий» ЗИН РАН на Куршской косе Балтийского моря (см. табл. 1). Такие высокие показатели могут быть объяснены в целом высокой численностью птиц этих видов в регионе, а также их особой концентрацией на Куршской косе и непосредственно на территории стационара «Рыбачий». Куршская коса представляет собой узкую полосу суши между Балтийским морем и Куршским заливом и таким образом в определенной степени является изолированным местообитанием ограниченной площади, что способствует скоплению птиц. Многолетние данные по плотности населения славок в разных биотопах Куршской косы представлены в статье В. А. Паевского (2010). Кроме того, сама территория стационара «Рыбачий», занятая пригодными для гнездования

славок биотопами, относительно изолирована от других пригодных биотопов ввиду того, что с двух из четырех сторон ограничена заливом, а с двух других – поселком.

В северных регионах, на периферии видовых ареалов, для которых характерны низкие температуры воздуха, возвраты холодов весной и в начале лета и общая нестабильность погодных условий, численность и плотность населения славок в среднем по региону были сравнительно низки. При этом в условиях в целом низкой популяционной плотности птицы одного вида могли образовывать скопления в наиболее предпочитаемых биотопах с формированием локально высокой плотности населения (см. табл. 1).

Таким образом, за исключением крайней северной периферии ареалов (заселяемой с крайне низкой плотностью), плотности населения значительно варьировали по биотопам – птицы концентрировались в наиболее предпочитаемых местообитаниях, избегая менее характерных для них сплошных массивов леса (см. табл. 1). Полученные данные свидетельствуют о том, что плотность населения птиц в зоне регулярного гнездования зависит от характера местообитаний и степени их пригодности для обитания птиц определенного вида, что согласуется с теорией идеально свободного распределения (Fretwell, Lucas, 1970; Fretwell, 1972). В соответствии с указанной теорией, вероятность заселения каждого местообитания обусловлена степенью его «благоприятности» (которую каждая особь оценивает на основе врожденных возможностей) и числом птиц, желающих его заселить (Fretwell, Lucas, 1970; Pulliam, 1988; Pulliam, Danielson, 1991). При этом обилие претендентов на заселение определенного местообитания также зависит от того, занимает ли оно значительную часть ландшафта или представлено отдельными фрагментами (Beletsky, Orians, 1987; Orians, 1991; Hanski, 2005).

Территориальное поведение птиц в местообитаниях, заселяемых с низкой плотностью

В местообитаниях с низкой локальной плотностью населения славки, как правило, занимали сравнительно крупные по размеру территории (см. рис. 1), находящиеся на значительном расстоянии друг от друга (см. рис. 2). Эти данные согласуются с положением концепции Дж. Л. Брауна (Brown, 1969) о том, что при очень низкой популяционной плотности размер территории не должен ограничиваться конкуренцией за территории. Результаты корреляционного анализа (см. табл. 2, 3) подтверждают наблюдения, свидетельствующие, что у славок с ростом плотности населения обычно происходит сокращение размеров территорий и расстояний между ними. Обратную зависимость между размером территории и популяционной плотностью отмечали для птиц многих видов (Watson, 1965; Holmes, 1970; Morse, 1976; Зимин и др., 1978; Myers et al., 1979; Yamagishi, Ueda, 1986; Both, Visser, 2003; Pons et al., 2008; и др.), хотя такая зависимость наблюдается не всегда (Рябицев, 1993; Both, Visser, 2003). Согласно известному обобщению (Both, Visser, 2003), с увеличением популяционной плотности затраты на защиту территории возрастают, что также приводит к сокращению площади охраняемой территории.

В свою очередь, локальная плотность населения также зависит от пригодности занимаемого местообитания (Fretwell, Lucas, 1970; Fretwell, 1972), которая во многом определяется его структурой, в частности структурой растительности. Многие исследователи (Simms, 1985; Cody, 1985; Van der Hut, 1986; Prescott, 1987; Smith, Shugart, 1987; DeGraaf, 1989; Pons et al., 2008; и др.) указывали на зависимость размеров территорий от структуры растительности (и связанных с ней факторов, включая пищевые ресурсы, выходящие за рамки обсуждения в данной статье). Действительно, в обширных более или менее однородных биотопах районов исследований птицы занимали крупные территории, рассредоточенные по большим площадям.

Также логично предположить, что в более жестких условиях севера птицы вынуждены увеличивать размеры своих территорий в связи с необходимостью обеспечения достаточным количеством пищи. В то же время на севере плотность населения птиц не достигает предельных значений, при которых дальнейшее

увеличение размеров территорий становится невозможным. Обратное отношение между количеством корма и размером территории известно для птиц разных видов (Cody, 1985; Newton, 1998; Both, Visser, 2003; и др.), хотя прослеживается не всегда (например, об этом свидетельствуют результаты специальных экспериментов (Yom-Tov, 1974; Franzblau, Collins, 1980)). Кроме того, у многих видов участки, используемые для кормодобывания, по площади превышают демонстрируемые территории. Территориальное поведение воробьиных, как правило, позволяет им добывать корм за пределами своих территорий (Newton, 1998) и даже в пределах чужих территорий конспецифичных особей без агрессивных конфликтов (Рябицев, 1993), что мы также неоднократно наблюдали.

В целом в местообитаниях с низкой плотностью населения славки демонстрировали поведение, типичное для территориальных птиц (Howard, 1920; Ильичев, 1972). Самцы демонстрировали территории посредством пения, соседние территории конспецифичных самцов не перекрывались (рис. 2), случаев длительного пребывания самца на чужой территории своего вида не отмечали.

Однако при этом также не было зарегистрировано фактов агрессивных столкновений на границах территорий. Возможно, такой элемент поведения, как защита территориальных границ посредством нападения на чужого самца, был замещен акустической и, вероятно, визуальной сигнализацией. Такое замещение может быть допустимо в малонасыщенных поселениях с достаточным количеством мест гнездования. Также возможно, что рассредоточенное (не плотное) распределение территорий в пространстве ведет к уменьшению числа встреч и агрессивных столкновений конспецифичных самцов друг с другом и в результате способствует общему снижению затрат времени и энергии птиц. Последнее наиболее актуально в сравнительно неблагоприятных условиях среды (частые дожди и низкие температуры), характерных для северных районов.

С другой стороны, логично предположить, что редукция строгой территориальности допустима в малонасыщенных поселениях, формируемых на севере, где столкновения и взаимное влияние друг на друга у конспецифичных самцов наблюдаются реже ввиду их низкой численности.

Помимо редукции агрессивности и степени защиты территорий на северных участках исследований было отмечено снижение активности и продолжительности пения птиц изучаемых видов. Последнее было характерно для большинства территориальных самцов, привлекших самок и образовавших пары. Самцы, остававшиеся холостыми, как в случае их длительного пребывания на контролируемых участках, так и тогда, когда они покидали эти участки спустя 2–3 дня после появления, как правило, сохраняли более высокие показатели песенной активности. Наличие холостых взрослых самцов в изучаемых малонасыщенных поселениях северных регионов обычно связывают с наблюдаемым здесь дефицитом самок, типичным и для местных славковых (Лапшин, 2012; Лапшин и др., 2012, 2015).

В целом подобную общую редукцию территориальности здесь также отмечали у пеночек (Лапшин, 1978, 2016; Lapshin, 2005; Matantseva et al., 2015). Предположительно, редукция территориальности в условиях низкой социальной напряженности в разреженных северных поселениях направлена на оптимизацию бюджета времени и энергии птиц, обитающих в сравнительно жестких условиях севера.

Территориальное поведение птиц в местообитаниях, заселяемых с высокой плотностью

Наиболее компактные пространственно-территориальные структуры были сформированы в самых населенных участках наиболее благоприятных биотопов, имеющих ограниченную площадь (ограничены водными пространствами и нетипичными местообитаниями) (см. рис. 1, 2). Размеры самых маленьких территорий в ряде случаев, особенно в условиях высокомозаичной среды, были ограничены небольшой площадью занимаемой стации. В таких случаях границы территории и стации пространственно совпадали. Совмещение территориальных границ с

естественными ландшафтными маркерами было отмечено для птиц разных видов (например, Рыжановский, 1977; Виноградова, 1986).

В таких плотных поселениях, особенно в условиях дефицита гнездопригодных мест, отмечали нетипичные для строго территориальных видов формы поведения: перекрывание соседних территорий по горизонтали; возможное разделение территориальных пространств по вертикали; значительная редукция активности пения и взаимной агрессии конспецифичных самцов; замена типичной территориальности системой иерархических отношений (см. табл. 4). Подобные примеры замещения типичной территориальности системой иерархических отношений в определенных ситуациях были отмечены для животных разных видов (Davis, 1958; Dewsbury, 1978; Рябицев, 1993; Maher, Lott, 1995; Newton, 1998; и др.), в том числе и для воробьиных птиц. В частности, сравнительно редкие случаи перекрывания территорий в различной степени наблюдали у славок (Pons, 1996; Зубцовский, Матанцев, 2004; Bas et al., 2005), коньков (Ryzhanovsky, 1977), овсянок (Колпакова, 2006). Частичное перекрывание территорий было описано даже для таких строго территориальных птиц, как пеночки рода Phylloscopus, в условиях высокой локальной плотности населения, особенно при наличии дефицита мест, пригодных для гнездования (Рябицев, 1993; Matantseva et al., 2015). Факты защиты территорий с одной стороны и отсутствия такой защиты с других сторон известны для каменок (Панов, Иваницкий, 1975; Панов, 1978, 1983). Для разных видов воробьиных отмечены случаи, когда конспецифичные самцы-соседи (владельцы соседних территорий) не нападали друг на друга и даже совместно защищали свои территории от чужих самцов (например, Благосклонов, 1977; Рябицев, 1993). К заключениям о том, что защита территорий у птиц может угасать в условиях дефицита гнездопригодных мест, приходили и другие исследователи (Both, Visser, 2003).

Данные специальных исследований показывают, что, поскольку самцы кормятся преимущественно на своих территориях (хотя и не всегда, как уже было отмечено), защита территорий может проявляться только в условиях умеренного обилия корма и редуцироваться в случаях слишком больших или слишком малых его количеств (Gill, Wolf, 1975; Carpenter, MacMillen, 1976; Kodric-Brown, Brown, 1978; Van Riper, 1984). У многих воробьиных территориальная агрессивность может снижаться (вплоть до нуля) в периоды выкармливания птенцов и слетков и даже раньше, вскоре после формирования пар (например, Borowiec, 1992; Рябицев, 1993), что наблюдали и мы. Кроме того, сравнительно плохая видимость в условиях плотной вегетации также способствует снижению взаимной агрессии между соседями (Рябицев, 1993). В. В. Иваницкий (1989) писал о сложности структуры территориальности и выражал мнение о том, что только в поселениях с очень высокой плотностью территория обладает характеристиками, приписываемыми ей типологической моделью территориальности (несжимаемость, четко определяемые контуры, равномерное использование).

Крайним проявлением наблюдаемой нами редукции территориальности являются отмеченные факты гнездования пар, в которых у самцов вообще не было зафиксировано проявления песенной активности (и агрессивного поведения), и, следовательно, они не обладали собственными территориями. Известны и другие данные о том, что у птиц некоторых видов самцы-доминанты занимают территории, а рецессивы – нет, при этом нетерриториальные самцы в редких случаях могут участвовать в размножении, хотя это крайне не характерно для территориальных животных (обзор: Newton, 1998). Согласно классическим представлениям (Brown, 1969), особи защищают территории тогда, когда выгоды от территории превышают затраты на ее охрану.

Особо следует обсудить и тот факт, что в условиях высокой плотности населения некоторые самцы занимали стации, нетипичные для гнездования птиц этих видов, и не привлекали самок. Небольшая их часть оставалась холостыми, задерживаясь на долгое время на занятых территориях. Однако большинство таких особей, спустя несколько дней пения на контролируемых участках без привлечения самки, эти участки покидали. По-видимому, таких особей следует рассматривать как «блуждающих» (non-breeding floaters) согласно модели Дж. Л. Брауна (Brown, 1969). «Блуждающие» особи

также вносили вклад в повышение пластичности формируемых территориальных структур.

Редукция территориальности и пластичность территориальных структур в условиях высокой плотности населения, по-видимому, обусловливают возможность принять участие в репродукции большему числу особей популяции. Действительно, в условиях жестких территориальных структур, несжимаемых контуров территорий и предельно малых расстояний между ними, вселение новых самцов с собственными территориями на участки с уже распределенными территориями «типичных» размеров и на «типичном» расстоянии друг от друга было бы невозможно. Однако мы неоднократно наблюдали вселение новых самцов в биотопы с уже распределенными территориями в результате смещения этих территорий в пространстве и сокращения их размеров, а также изменения поведения птиц, в т. ч. и за счет смены типичной территориальности системой иерархических отношений.

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что территориальное поведение славок пластично и зависит от плотности населения, которая, в свою очередь, во многом определяется характером занимаемых местообитаний. В частности, размеры территорий и расстояния между соседними территориями конспецифичных самцов, как правило, уменьшаются с ростом плотности населения, а также могут быть ограничены площадью занимаемых стаций.

В ограниченных по площади предпочитаемых биотопах территориальные структуры становятся более компактными и лабильными. Максимальное разнообразие вариантов проявления территориального поведения наблюдается в самых плотных поселениях птиц.

В условиях очень высокой и очень низкой популяционной плотности происходила редукция территориальности (сокращение периода демонстрирования территорий посредством пения, снижение активности пения, редукция агрессивности и степени защиты территорий). Несмотря на внешнее сходство, причины этого были различны. Редукция территориальности и пластичность территориальных структур, наблюдаемые при высокой плотности населения, по-видимому, обусловливают возможность принять участие в репродукции большему числу особей популяции.

Редукция строгой территориальности в условиях очень низкой плотности населения, наблюдаемая на севере видовых ареалов, по-видимому, допустима в низко насыщенных поселениях, где столкновения и взаимное влияние друг на друга конспецифичных самцов наблюдаются реже в виду их низкой численности. Таким образом, возможная в условиях низкой социальной напряженности в разреженных северных поселениях редукция территориальности, предположительно, направлена на экономию бюджета времени и энергии птиц, обитающих в сравнительно более жестких условиях.

На основании полученных данных можно заключить, что внутривидовые различия в территориальном поведении птиц способствуют максимальной реализации репродуктивного потенциала особей в конкретных условиях обитания, а пластичность территориального поведения является одним из механизмов адаптации птиц к обитанию в различных условиях среды, что позволяет им иметь обширные ареалы.

Библиография

Благосклонов К. Н. Экспериментальный анализ территориального поведения птиц // Адаптивные особенности и эволюция птиц. М.: Наука, 1977. С. 128–134.

Виноградова Н. В. Гнездовая территориальность ястребиной славки на Куршской косе // Орнитология. 1986. № 21. С. 24–30.

Зимин В. Б., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю. Биология размножения садовой славки в Карелии // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 5–16.

Зубцовский Н. Е., Матанцев В. А. Итоги орнитологических исследований кафедры

зоологии за последнее десятилетие // Вестник Удмуртского университета. 1992. № 3. С. 101–106.

Зубцовский Н. Е., Матанцев В. А. Стационарные популяционно-экологические исследования в островных местообитаниях как перспективный подход к решению некоторых задач популяционной биологии // Методы популяционной биологии: Материалы докл. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. С. 131–136.

Зубцовский Н. Е., Матанцев В. А., Тюлькин Ю. А. Некоторые итоги изучения структуры и экологии птиц малых сообществ в УАССР // Экология птиц Волжско-Уральского региона (Информационные материалы). Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1988. С. 33–35.

Зубцовский Н. Е., Матанцев В. А., Матанцева М. В. Этологическая лабильность птиц рода Sylvia как механизм обеспечения стабильности локальных популяций // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. С. 587–600.

Иваницкий В. В. Индивидуальное пространство у птиц: структурно-функциональные и экологические аспекты // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 4. С. 23–94.

Ильичев В. Д. Биоакустика птиц . М.: Изд-во МГУ, 1972. 286 с.

Колпакова Т. Ю. Пространственные взаимоотношения обыкновенных овсянок (*Emberiza citrinella* L.) в лесостепной зоне Омской области // Популяционная экология животных. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2006. С. 135–137.

Лапшин Н. В. Поведение пеночки-веснички в предгнездовый период // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 32–39.

Лапшин Н. В. Соотношение полов у пеночек (Phylloscopus) в Карелии // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. Рязань: НП «Голос губернии», 2012. С. 293–295.

Лапшин Н. В. Особенности предгнездового поведения пеночек рода *Phylloscopus* в северной части ареала // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2016. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 100–115.

Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Особенности экологии мигрирующих воробьиных птиц (анализ с применением методов молекулярной биологии) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 53–64.

Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А. Особенности популяционно-демографической структуры популяций пеночек-весничек (*Phylloscopus trochilus*) в Карелии: дисбаланс в соотношении полов и полигамия // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В. Р. Дольника): Материалы Междунар. конф. Звенигородская биологич. станция МГУ, 24–29 сентября 2015 г. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. С. 170–176.

Матанцева М. В. Эколого-этологические механизмы поддержания стабильности поселений славок Sylvia и пеночек: Дис. … канд. биол. наук. Phylloscopus . Екатеринбург, 2010. 282 с.

Матанцева М. В., Симонов С. А. Эколого-этологическая характеристика поселений славок (Sylvia) в мозаичных местообитаниях Куршской косы Балтийского моря // Экология. 2008. N 5. С. 373–378.

Матанцева М. В., Симонов С. А. Особенности территориального поведения славок (*Sylvia*) на северной периферии ареала (южная Карелия) // Экология. 2012. № 3. С. 204–209.

Паевский В. А. Биология размножения, морфометрия и популяционная динамика пяти видов славок рода Sylvia на Куршской косе (Восточная Прибалтика) // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19. Экспресс-выпуск 602. С. 1783–1799.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц . М.: Наука, 1978. 306 с.

Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций . М.: Наука, 1983. 424 с.

Панов Е. Н., Иваницкий В. В. Межвидовые территориальные отношения в

смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finschii* и каменки-плешанки *O. pleshanka* на полуострове Мангышлак // Зоол. журн. 1975. Т. 54. № 9. С. 1357–1370.

Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике . Екатеринбург: Наука, Уральское отделение, 1993. 296 с.

Рыжановский В. Н. Экология лугового и краснозобого коньков на Ямале // Сравнительная экология фоновых видов птиц Ямальской тундры. Свердловск, 1977. С. 3–35.

Bas J. M., Pons P., Gómez C. Home range and territory of the Sardinian Warbler *Sylvia melanocephala* in Mediterranean shrubland // Bird Study. 2005. Vol. 52. P. 137–144.

Beletsky L. D., Orians G. H. Territoriality among Male Red-Winged Blackbirds: II. Removal Experiments and Site Dominance // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1987. Vol. 20. № 5. P. 339–349.

Borowiec M. Breeding ethology and ecology of the Reed Warbler, *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann, 1804) at Milicz, SW Poland // Acta Zoologica Cracoviensis. 1992. Vol. 35. P. 315–350.

Both C., Visser M. E. Density dependence, territoriality, and divisibility of resources: from optimality models to population processes // The American Naturalist. 2003. Vol. 161. № 2. P. 326–336.

Brown J. L. Territorial Behavior and Population Regulation in Birds: A Review and Re-Evaluation // The Wilson Bulletin. 1969. Vol. 81. № 3. P. 293–329.

Carpenter F. L., MacMillen R. E. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian Honeycreeper // Science. 1976. Vol. 194. P. 639–642.

Cody M. L. (Ed.). Habitat selection in birds. Orlando, Florida: Academic press, 1985. 558 p.

Davis D. E. The role of density in aggressive behaviour of house mice // Animal Behaviour. 1958. Vol. 6. P. 207–210.

DeGraaf R. M. Territory sizes of Song Sparrows, *Melospiza melodia*, in rural and suburban // Canadian Field Naturalis. 1989. Vol. 103. № 1. P. 43–47.

Dewsbury D. A. Comparative animal behavior. New York: McGraw Hill, 1978. 452 p.

Franzblau M. A., Collins J. P. Test of a hypothesis of territory regulation in an insectivorous bird by experimentally increasing prey abundance // Oecologia. 1980. Vol. 46. № 2. P. 164–170.

Fretwell S. D. Populations in a seasonal environment. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1972. 217 p.

Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds // Acta Biotheoretica. 1969. Vol. 19. № 1. P. 16–36.

Fretwell S. D., Lucas H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical Development // Acta Biotheoretica. 1970. Vol. 19. P. 16–36.

Gill F. B., Wolf L. L. Economics of feeding territoriality in the Golden-Winged Sunbird // Ecology. 1975. Vol. 56. P. 333–345.

Hanski I. The shrinking world: ecological consequences of habitat loss // Excellence in Ecology. Book 14 / Ed. Kinne O. Oldendorf. Luhe: Internat. Ecol. Inst., 2005. 307 p.

Holmes R. T. Differences in population density, territoriality, and food supply of dunlin on Arctic and Subarctic tundra // Anim. Pop. Relat. Food Resour. 1970. P. 303–317.

Howard H. E. Territory in Bird Life. London: John Murray, Albemarle Street, W., 1920. 386 p.

Kodric-Brown A., Brown J. H. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant Rufous Hummingbirds // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 285–296.

Lapshin N. V. Biology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* (Berchst.) in the taiga zone of north-western Russia // Avian Ecol. Behav. 2005. Vol. 13. P. 25–46.

Maher C. R., Lott D. E. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate systems // Animal Behaviour. 1995. Vol. 49. № 6. P. 1581–1597.

Matantseva M. V., Lapshin N. V., Simonov S. A. Ethological aspects of biodiversity within and between Phylloscopus species: behavioural variation among birds from the centre and

periphery of breeding ranges // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. 2015. Vol. 15. № 1. P. 273–283.

Morse D. H. Variables affecting the density and territory size of breeding spruce-woods warblers // Ecology. 1976. Vol. 57. № 2. P. 290–301.

Myers J. P., Connors P. G., Pitelka F. A. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density // Auk. 1979. Vol. 96. P. 551–561.

Newton I. Population Limitation in Birds. London: Academic Press, 1998. 597 p.

Nice M. The role of territory in bird life // Amer. Midl. Nat. 1941. № 26. P. 441–448.

Noble G. K. Dominance in the life of birds // Auk. 1939. Vol. 56. P. 263–273.

Odum E., Kuenzler R. Measurement of territory and home range size in birds // Ari. 1955. Vol. 72. № 2. P. 128–137.

Orians G. H. Preface // Amer. Nat. 1991. Vol. 137. Suppl. P. S1–S4.

Pons P. Dynamique de l'avifaune après incendie et brûlage dirigé en zone méditerranéenne: importance de la territorialité. Thèse de Doctorat, Spécialité Ecologie. Paris, 1996. 293 p.

Pons P., Bas J. M., Prodon R., Roura-Pascual N., Clavero M. Territory characteristics and coexistence with heterospecifics in the Dartford warbler *Sylvia undata* across a habitat gradient // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2008. Vol. 62. P. 1217–1228.

Prescott D. R. C. The effects of habitat density and the spatial distribution of food on the social behaviour of captive wintering American tree sparrows // Canadian Journal of Zoolog. 1987. Vol. 65. P. 522–526.

Pulliam H. R. Sources, sinks, and population regulation // American Naturalist. 1988. Vol. 132. № 5. P. 652–661.

Pulliam H. R., Danielson B. J. Sources, sinks, and habitat selection: A landscape perspective on population dynamics // American Naturalist. 1991. Vol. 137. Supple. P. S50–S66.

Simms E. British Warblers. London: Collins, 1985. 432 p.

Shirihai H., Gargallo G., Helbig A. J., Harris A. Sylvia warblers: identification, taxonomy and phylogeny of the genus Sylvia. London: A & C Black, 2010. 576 p.

Smith T. M., Shugart H. H. Territory size variation in the Ovenbird: the role of habitat structure // Ecology. 1987. Vol. 68. P. 695–704.

Titus R. C., Hans C. A. Singing behavior of American Robins in linear and non-linear habitats // Wilson Bull. 1990. Vol 102. № 2. P. 325–328.

Van der Hut R. Habitat choice and temporal differentiation in reed passerines of a Dutch marsh // Ardea. 1986. Vol. 74. P. 159–176.

Van Riper C. 3rd. The influence of nectar resources on nesting success and movement patterns of the Common Amakihi (*Hemignathus virens*) // The Auk. 1984. Vol. 101. № 1. P. 38–46.

Watson A. A population study of ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland // Journal of Animal Ecology. 1965. Vol. 34. № 1. P. 135–172.

Yamagishi S., Ueda K. Simultaneous territory mapping of male Fan-tailed Warblers (*Cisticola juncidis*) // Journal of Field Ornithology. 1986. Vol. 57. P. 193–260.

Yom-Tov Y. The effect of food and predation on breeding density and success, clutch size and laying date of the Crow (*Corvus corone* L.) // Journal of Animal Ecology. 1974. Vol. 43. № 2. P. 479–498.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность руководству и сотрудникам Института биологии КарНЦ РАН, биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН, станции «Лувеньга» Кандалакшского заповедника и национального парка «Смольный» за обеспечение возможности проведения исследований и создание благоприятных условий проживания на их базах и территориях. Мы также очень признательны рецензентам за рецензирование статьи и ценные рекомендации. Исследования проведены частично в рамках темы № 0221-2014-0037 «Динамика фауны птиц и млекопитающих Европейского Севера России в условиях интенсивных антропогенных и климатических

изменений: мониторинг, управление и сохранение биоразнообразия» (№ г.р. АААА-А17-117022850042-8), частично – при поддержке РФФИ (проекты №№ 06-05-64368_а, 12-04-31872_мол_а и 15-05-03493_а).

THE VARIABILITY OF TERRITORIAL BEHAVIOR OF SYLVIA WARBLERS DEPENDING ON THE HABITATS STRUCTURE OF AND POPULATION DENSITY

MATANTSEVA Maria Valer — *PhD, Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (185910, Karelia, Petrozavodsk, Pushkinskaya st., 11), Maria.Matantseva@bio.krc.karelia.ru*

SIMONOV Sergey Aleksandrovich — *PhD, Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (185910, Karelia, Petrozavodsk, Pushkinskaya st., 11), Sergey.Simonov@bio.krc.karelia.ru*

LAPSHIN Nikolay Vasil — *PhD, Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (185910, Karelia, Petrozavodsk, Pushkinskaya st., 11), lapshin@bio.krc.karelia.ru*

Keywords: Sylvia warblers, population density, habitat structure, species range, territorial behaviour, territory defence, territory size, distances between territories, territory overlap

Received on: 04 September 2017
Published on: 08 November 2017

Summary: The peculiarities of territorial behavior of Sylvia warblers (blackcaps Sylvia atricapilla, garden warblers S. borin, common whitethroats S. communis, and lesser whitethroats S. curruca)were stidied in habitats with different population density. The study was conducted in the areas within the central parts of the breeding ranges of the studied species (Kaliningrad region (55°12’N, 20°50’E) and Mordovia (54°44’N, 45°30’E)) and their northern periphery (south Karelia, (60°46’N, 32°48’E), central Karelia (64°27’N, 30°17’E), and Murmansk region (67°06’N, 32°42’E)) in 2003 – 2017. The territoriality was investigated using the method of point mapping of territories as minimum convex polygons (Odum, Kuenzler, 1955). This method was partly modified in order to obtain more accurate data on sizes and configurations of territories at different stages of reproductive period. Particularly, all the observed bird’s movements were registered throughout the whole period of its staying in the studied area. Also, the height at which the observed bird sang was registered to get the information about the 3D-configuration of the bird’s territory. The size of a territory was assessed as the area of its projection on the ground surface. The distance between neighboring territories was defined as the minimum distance between the closest borders of these territories. The areas of territories and the distances between them were calculated using Arc View GIS 3.2 (Environmental research systems Institute, Inc. 1992 – 1999) and Google Earth Pro 7.1.8.3036 (Google, 2016, 2017). Every day we observed up to 7 birds of each species were observed. In total, every season 1 – 19 settled males and 1 – 18 unsettled males of each species. It constituted about 20 000 hours of observations in nature, more than 80 000 points marking territories mapped, and 547 nests found. Our results suggest that the territorial behaviour of Sylvia warblers has a high degree of plasticity and depends on the population density which in turn depends on the specificity of habitats. As a rule, with increasing population density the territory size (in all species except the whitethroat) and distances between neighboring territories decrease. In limited areas of preferred habitats, territorial structures became more compact and labile.

When the population density was high, the majority of varieties of behavioral patterns were observed, including variants atypical for these birds. At a very high and very low population density, territoriality reduces in a similar way (shortening of the period of territory advertising with singing, decline of singing activity, decreasing of aggressiveness and territory defense degree), but for different reasons. In habitats with a low population density the reduction of territoriality apparently optimizes time and energy budgets of birds in more severe conditions of the northern regions. The reduction of territoriality and labial territorial structures under high population density provides the opportunity to participate in reproduction for a larger number of individuals. In general, the variability in territorial behavior apparently leads to the maximum realization of reproductive potential of individuals in populations under various environmental conditions. The research was conducted partially under the theme № 0221-2014-0037 "The dynamics of the fauna of birds and mammals of the Russian European North in conditions of intensive anthropogenic and climate changes: monitoring, management and conservation of biodiversity" (№ AAAA-A17-117022850042-8), and partially with the support of RFBR (projects №№ 06-05-64368, 12-04-31872, and 15-05-03493).

Суходольская Р. А., Савельев А. А., Шамаев Д. Е. Влияние факторов среды на изменчивость размеров жужелицы Poecilus cupreus L. (Coleoptera, Carabidae) // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 118–131. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5382

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

УДК 574.3 :591.4

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ЖУЖЕЛИЦЫ POECILUS CUPREUS L. (COLEOPTERA, CARABIDAE)

СУХОДОЛЬСКАЯ Раиса Анатольевна — *к. б. н., Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан (420087 Казань, ул. Даурская, 28), ra5suh@rambler.ru*

САВЕЛЬЕВ Анатолий Александрович — *Казанский (Поволжский) федеральный университет (Казань, ул. Кремлевская, 18), saa@kpfu.ru*

ШАМАЕВ Денис Евгеньевич — *Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан (420087, Казань, ул. Даурская, 28), ra5suh@rambler.ru*

Ключевые слова:
жужелицы, внутривидовая изменчивость размеров, антропогенное влияние, линейные модели

Рецензент:
В. В. Горбач

Получена:
27 мая 2016 года
Подписана к печати:
28 октября 2017 года

Аннотация. Изучали вклад факторов среды (место отлова в пределах ареала, антропогенное воздействие) в изменчивость размеров жужелицы Poecilus cupreus L. Использовали линейные модели. О размерах судили по морфометрическим промерам шести признаков. Показано, что в широтном аспекте изменчивость разных отделов тела P. cupreus различна: размеры надкрылий и головы увеличиваются по направлению к высоким широтам, а переднеспинки – уменьшаются. У жуков, обитающих в городе, пригороде и агроценозе уменьшаются размеры практически всех отделов, причем изменения размеров идет в ряде случаев разнонаправленно у самок и самцов.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Жуки семейства Carabidae широко распространены по всему миру. Они хорошо изучены в биологическом и экологическом отношениях, считаются прекрасными индикаторами среды обитания (Кисилев, 2005; Lovei, 2008; Koivula, 2011; Dangale, 2012). Публикаций на тему изменчивости размеров карабид значительно меньше. Большинство таких работ выполнены на межвидовом уровне, когда оценивается не межпопуляционная изменчивость морфометрических признаков, а доля видов, различающихся по размерам, в сообществе (Sustek, 1987; Jelaska et el., 2010 и др.). Несмотря на обширный список работ, посвященных изучению закономерностей

изменения размеров тела у насекомых, очень в немногих раскрыты непосредственные причины, определяющие изменчивость этого признака. Большинство обзорных публикаций является компиляцией работ, выполненных в разное время, разными авторами и по разной методике (Chown, Gaston, 2009; Stillwell et al., 2010; Gouws et al., 2011). В таких работах, как правило, не представляются данные по условиям среды, при которых собирали объекты. В то же время известно, что изменение отдельных факторов среды с неизбежностью влечет за собой изменение тех органов и признаков, которые по своей функции связаны с данными факторами среды (Шварц, 1980). Реакции организма, возникающие в связи с воздействием факторов внешней среды, являются первоначально своего рода раздражителями, вызывающими, в свою очередь, формообразовательную реакцию. А. Н. Северцов также отмечал, что биологически важные изменения строения и функций живых организмов происходят под прямым или косвенным влиянием внешней среды и в соответствии с изменениями этой среды. Биологически важная перемена в условиях существования (среде) данного вида животных является стимулом к изменению его организации; характер же изменения среды и количественное и качественное соотношение между изменением среды и функциями изменяющегося организма определяют направление, в котором пойдет эволюция изменяющегося вида в данную эпоху (Северцов, 1934). При этом важно не только гораздо более полно изучить факторы, связывающие индивидуальное формообразование организма (идущие под знаком прогрессивной дифференциации) в один целостный процесс. Нужно изучать факторы, определяющие координацию частей при филогенетических преобразованиях организма в одно единое целое (Шмальгаузен, 1968).

Проблема целостности организма, имеющая длительную историю, не только не утратила актаульности для современной биологии, но, наоборот, приобрела важнейшее гносеологическое значение с возникновением новых биологических дисциплин. Так, появилась макроэкология – поддисциплина экологии, которая имеет дело с изучением взаимоотношений организмов и окружающей среды в большом пространственном аспекте для объяснения статистических паттернов обилия распределения и разнообразия (Brown, Maurer, 1989). Эта область знаний традиционно была сосредоточена на межвидовом сравнительном анализе, но недавние работы начали анализировать макроэкологические паттерны этого явления с позиций географической перспективы (Gaston, Blackburn, 2000). Такой подход более ярко выявляет связи между экологическими признаками и средой обитания и обеспечивает понимание ряда широкомасштабных экологических явлений, в то время как большинство экологических исследований узконаправленные или экспериментальные, выражаются в детализированной информации, которая не может быть использована для распространения от одного сообщества к другому (Brown, 1995).

Изменчивость размеров тела жужелиц изучали на примере *Poecilus cupreus.* Проанализирован материал, собранный в разных точках ареала жужелицы *Poecilus cupreus*. Особенности статистической обработки позволили выделить факторы, влияющие на изменчивость размеров у этого вида. В наших работах по другим видам жужелиц было показано, что при воздействии одного и того же фактора среды разные отделы насекомого могут меняться разнонаправленно, и, наоборот, одинаковый характер изменчивости размеров конкретных органов насекомого может определяться разными факторами среды (Суходольская, Савельев, 2012; Sukhodolskaya, 2014). Цель настоящего исследования – определить вклад факторов среды в изменчивость размеров жужелицы *Poecilus cupreus* L., 1758.

Материалы

Объектом исследования была жужелица *P. cupreus* – широко распространенный палеаркт. Это лугово-полевой вид с высокой численностью в агроценозах. Имеет большое значение как энтомофаг. Находит благоприятные условия для обитания в городской черте и имеет широкий диапазон требований к среде обитания (Крыжановский, 1983).

В пределах Республики Татарстан жуков отлавливали стандартным методом почвенных ловушек. Ловушки экпонировались дважды в каждый из вегетационных сезонов 2006–2008 гг. Особи из других регионов в виде заспиртованных или высушенных на ватниках экземпляров были любезно предоставлены нам в рамках договоров о научном сотрудничестве Кемеровским государственным университетом, Институтом систематики и экологии животных СО РАН и Ставропольским государственным аграрным университетом. При этом авторы просили исследователей представить такой материал для морфометрических промеров, который наиболее полно подходил бы к схеме нашего исследования, то есть были бы задействованы города, агроценозы и естественные ценозы (табл. 1).

Таблица 1. Описание мест отлова жуков, задействованных в морфометрических промерах

Table 1. Location of sampling sites of beetles for morphometric measurements

Регион	Географические координаты	Место отлова		Самки	Самцы
Республика Татарстан	55°с.ш. 49°в.д.	г. Казань	газон, сосняк	63	63
		агроценозы	сельхозкультуры	427	440
		естественные ценозы	сосняки, луга	164	135
Кемеровская область	54°с.ш. 87°в.д.	г. Кемерово	сосняки, газоны, луга	109	141
		агроценозы	сельхозкультуры	145	111
		естественные ценозы	сосняк, луг	39	47
Новосибирская область	55°с.ш. 27°в.д.	г. Новосибирск	сосняк, газон	23	56
		естественные ценозы	сосняк, луга	54	32
Ставропольский край	45°с.ш. 41°в.д.	г. Ставрополь	газоны	26	18
		агроценозы	сельхозкультуры	112	169
Всего				1286	1253

Жуков измеряли под бинокулярным микроскопом МБС-9 с мерной линейкой (цена деления 0.1 мм). Обмеры проводились индивидуально при дифференциации по полу по шести мерным признакам: длина надкрылий – расстояние по шву от середины бортика до вершины надкрылий (рис. 1, точки 1, 2); ширина надкрылий – расстояние между плечевыми углами надкрылий (рис. 1, точки 3, 4); длина переднеспинки – расстояние по средней линии от основания до вершины (рис. 1, точки 5, 6); ширина переднеспинки – ширина основания (рис. 1, точки 7, 8); длина головы – расстояние от шеи до верхней губы (рис. 1, точки 9, 10); расстояние между глазами (рис. 1, точки 11, 12). Всего промерено 2539 особей.

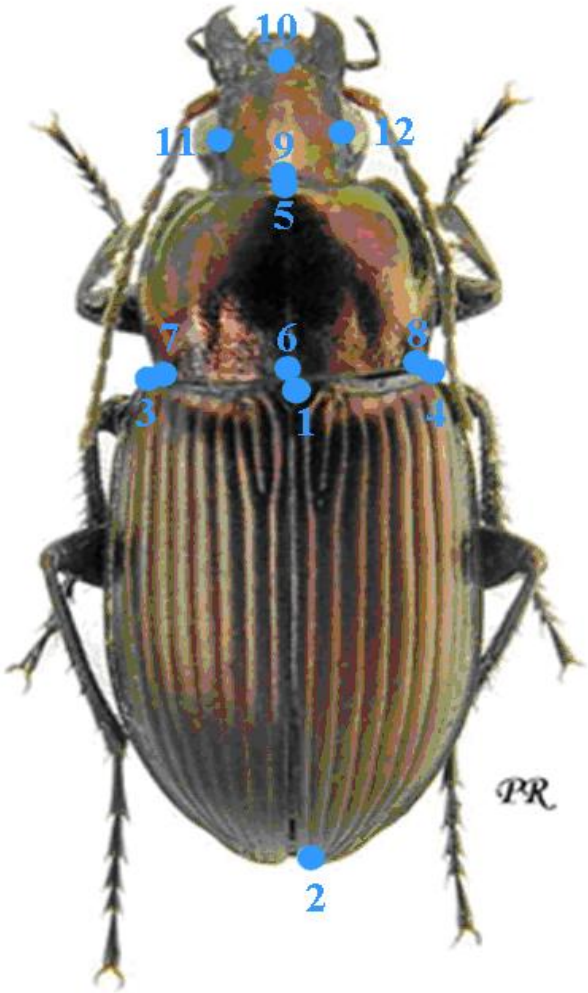


Рис. 1. Иллюстрация промеров жуков: 1–2 – длина надкрылий, 3–4 – ширина надкрылий, 5–6 – длина переднеспинки, 7–8 – ширина переднеспинки, 9–10 – длина головы, 11–12 – расстояние между глазами (ширина головы)

Fig. 1. Illustration of beetles measurements: 1–2 – elytra length, 3–4 – elytra width, 5–6 – pronotum length, 7–8 – pronotum width, 9–10 – head length, 11–12 – distance between eyes (head width)

Методы

Статистическую обработку результатов проводили в программе R (R development..., 2011) с использованием линейных моделей. В качестве независимых переменных рассматриваются регион и антропогенная нагрузка (обитание в городе, агроценозе, естественном биотопе). Влияние всех остальных переменных (факторов) считается случайным и суммарно оценивается в виде члена ошибки в модели. Используемые переменные рассматриваются как категориальные, в качестве базы сравнения для них используются: для региона – Республика Татарстан (как центр ареала *P. cupreus*), для антропогенной нагрузки – город. В иллюстрациях вклад факторов определенного типа кодирован соответствующими символами: @ – вклад региона, % – антропогенный вклад.

Вклады региона и антропогенной нагрузки в морфометрическую изменчивость популяций исследуемого вида считаются аддитивными и независимыми. Влияние перечисленных факторов считается различным для пола жука, кроме того, учитывается и собственно влияние пола. Другими словами, в модели участвует пол жука и парные взаимодействия пола с каждым из перечисленных факторов. Контрасты для кодов в моделях выбраны так, что базовыми (соответствующими нулевым значениям в матрице модели) для каждого из них являются перечисленные выше параметры. Для оценки

значимости факторов использовался дисперсионный анализ построенной модели. Для каждого признака оценивался вклад всех переменных и взаимодействий с указанием доверительных интервалов и значимости (по критерию Стьюдента) и статистики остатков (ошибок). Полученные оценки и их доверительные интервалы использовались для представления результатов в графическом и табличном видах: взаимодействия сравнивались с базой сравнения (использовался 95 % доверительный интервал для нормальной аппроксимации). Кроме того, выводились доверительные интервалы для суммы вклада пола и отдельных переменных.

Использовали также метод главных компонент (PCA). Общепринятым считается, что первая главная компонента отражает изменение «масштаба» жужелицы (синхронное изменение признаков с учетом аллометрии). Если PC1 объясняет около половины дисперсии, то все методы анализа, основанные на расстояниях, будут отражать в основном именно эту «масштабную» изменчивость размеров.

Результаты

Размеры жуков отличаются высокой изменчивостью, что можно видеть по величине стандартного отклонения (табл. 2) и размаху доверительных интервалов (рис. 2, 3).

Таблица 2. Описательная статистика морфометрических промеров *P. cupreus* (мм)
Table 2. Descriptive statistics of morphometric measurements in *P. cupreus* (mm)

	Среднее		Минимум		Максимум		Станд.отклонение		Ошибка средней	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
Длина надкрылий	6.88	6.73	4.20	4.90	8.50	8.50	0.49	0.49	0.01	0.01
Ширина надкрылий	3.05	3.01	1.60	1.40	5.70	6.30	0.72	0.90	0.02	0.03
Длина переднеспинки	2.41	2.35	1.50	1.20	3.50	3.40	0.24	0.21	0.01	0.01
Ширина переднеспинки	3.11	3.05	1.90	1.90	4.00	4.00	0.30	0.28	0.01	0.01
Длина головы	1.38	1.34	0.80	0.70	2.60	2.50	0.22	0.23	0.01	0.01
Расстояние между глазами	1.42	1.41	0.90	0.80	2.40	3.00	0.18	0.20	0.01	0.01

На рис. 2 и 3 представлены величины сдвигов в размерах надкрылий жуков. Это основной отдел тела жужелиц, по которому судят об общих размерах. Видно, что характер изменчивости длины и ширины надкрылий различается при действии одного и того же фактора среды. Условия обитания в Ставропольской области уменьшают длину надкрылий у самок, но увеличивают – у самцов. Ширина надкрылий в этих условиях увеличивается у особей обоих полов. Условия обитания в естественных ценозах никак не сказываются на ширине надкрылий жуков обоих полов, но увеличивают длину надкрылий у самок.

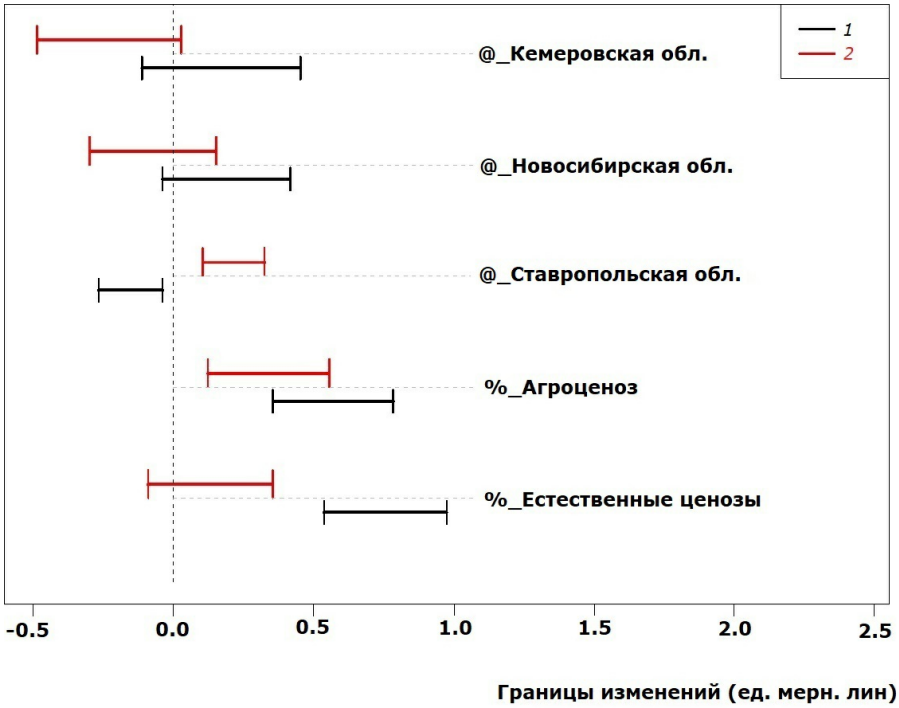


Рис. 2. Сдвиг в значениях длины надкрылий у *P. cupreus* за счет действия факторов среды (здесь и далее 1 – самки, 2 – самцы)

Fig. 2. Elytra length deviation in *P. cupreus due to the* impact of environmental factors *(here and elsewhere 1 – females, 2 – males)*

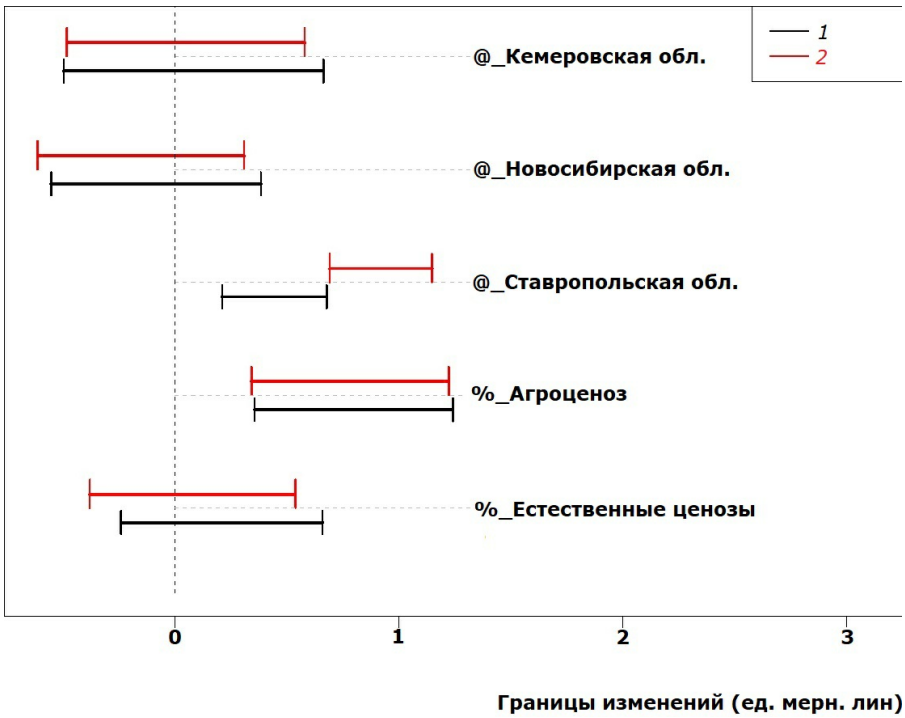


Рис. 3. Сдвиг в значениях ширины надкрылий у *P. cupreus* за счет действия факторов среды

Fig. 3. Elytra width deviation in *P. cupreus due to the* impact of environmental factors

Параметры переднеспинки под влиянием факторов среды меняются несколько иначе (рис. 4–5). Так, значимый вклад в длину переднеспинки помимо условий Ставрополя вносят условия обитания в Кемеровской области (в сторону увеличения), а ширина переднеспинки становится значимо меньше при обитании во всех исследованных регионах по сравнению с Республикой Татарстан (которая расположена севернее). Антропогенное влияние на параметры переднеспинки также

разнонаправленно: если в условиях агроценоза и естественных ценозов длина переднеспинки увеличивается, то в этих же условиях ширина переднеспинки уменьшается. Причем этот феномен иногда не в равной степени выражен у самок и самцов.

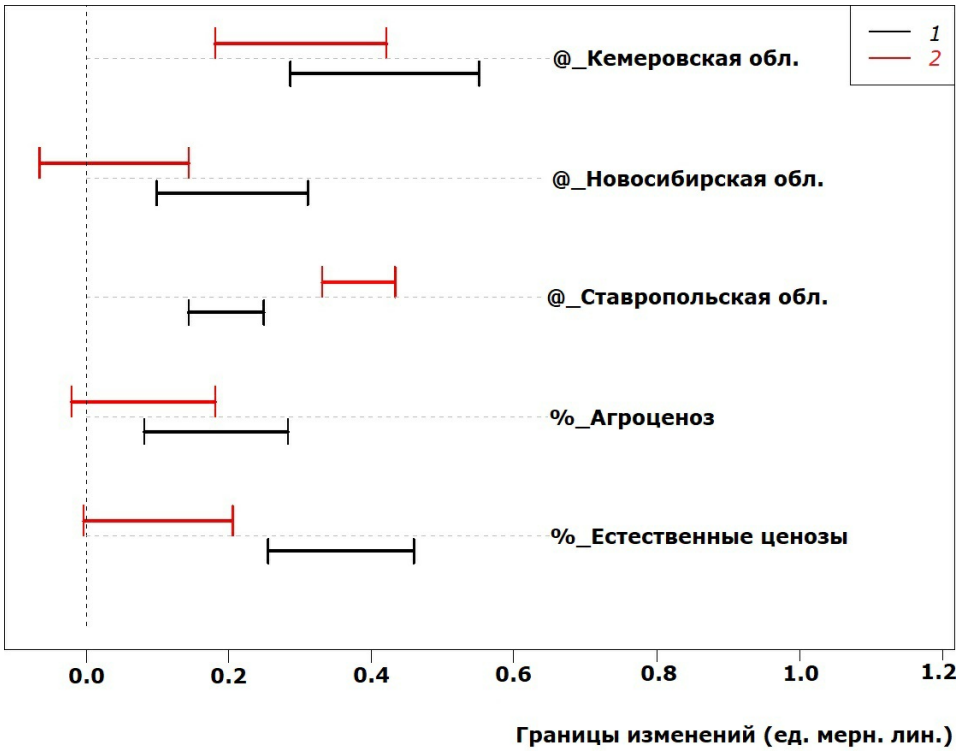


Рис. 4. Сдвиг в значениях длины переднеспинки у *P. cupreus* за счет действия факторов среды

Fig. 4. Pronotum length deviation in *P. cupreus due to the* impact of environmental factors

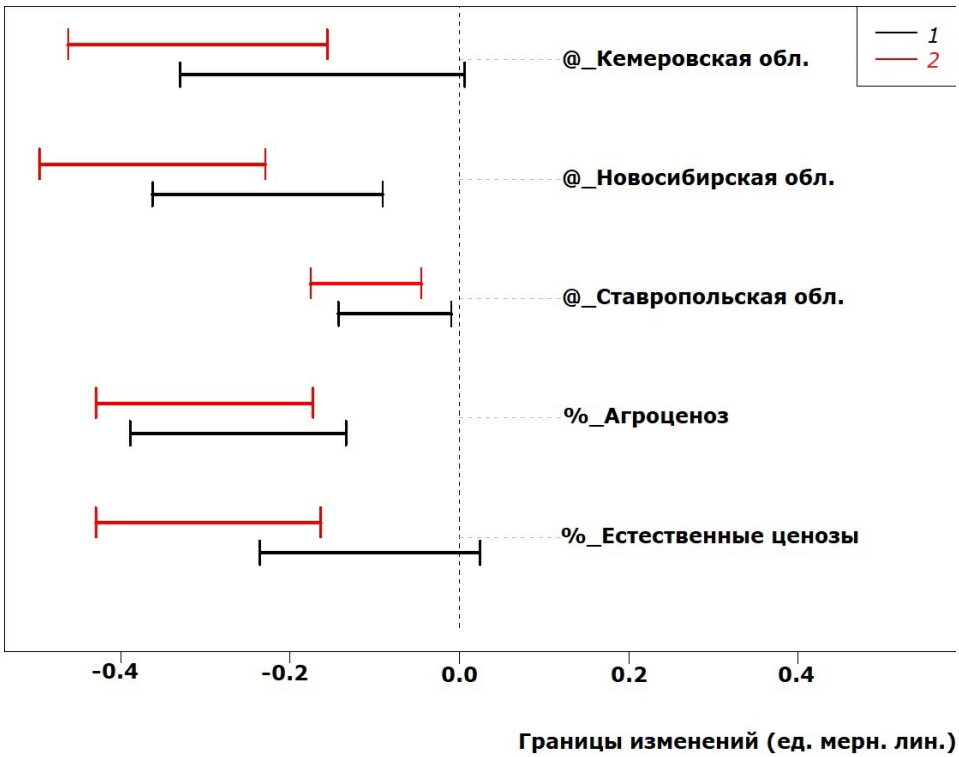


Рис. 5. Сдвиг в значениях ширины переднеспинки у *P. cupreus* за счет действия факторов среды

Fig. 5. Pronotum length deviation in *P. cupreus* due to the impact of environmental factors

Изменчивость параметров головы исследованных жуков представлена на рис. 6 и 7: под влиянием всех исследованных факторов значения длины и ширины головы увеличиваются (за исключением самцов в естественных ценозах).

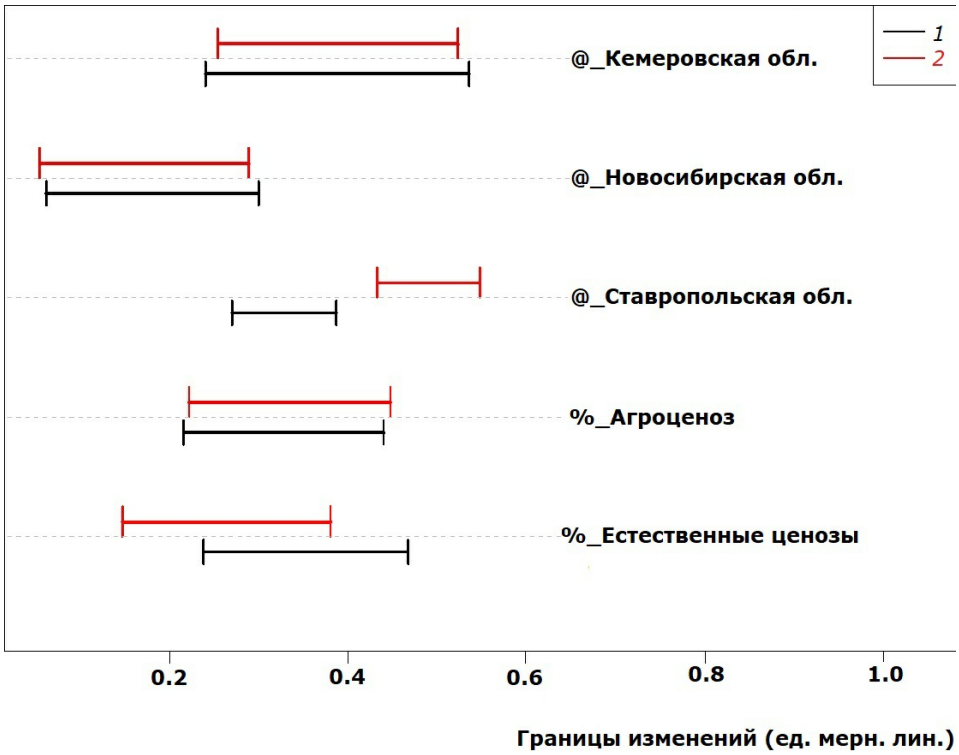


Рис. 6. Сдвиг в значениях длины головы у *P. cupreus* за счет действия факторов среды (на данном рисунке вертикальная штриховая линия, обозначающая базовые значения, совпадает с левой границей рисунка).

Fig. 6. Head length deviation in *P. cupreus due to the* impact of environmental factors (vertical dashed line denoting basic values coincides with the left border of the figure)

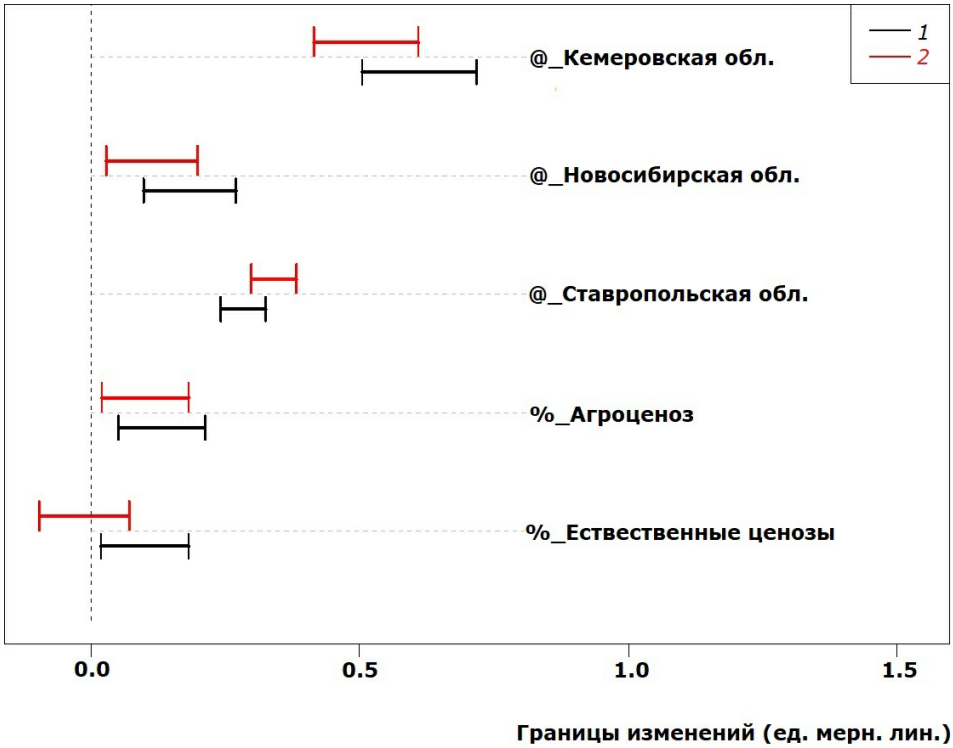


Рис. 7. Сдвиг в значениях ширины головы (расстояние между глазами) у*P. cupreus* за счет действия факторов среды

Fig. 7. Head width (distance between eyes) deviation in*P. cupreus due to the* impact of environmental factors

Обобщенный анализ результатов по изменчивости всех признаков свидетельствует о том, что в широтном аспекте изменчивость разных отделов тела *P. cupreus* различна: размеры надкрылий не показывают направленной изменчивости, длина переднеспинки больше в южных регионах по сравнению с северными, а ширина переднеспинки, наоборот, в южных регионах меньше. Размеры головы уменьшаются по направлению к северу.

Результаты дисперсионного анализа модели, оценивающей вклад факторов в изменчивость, к примеру, длины надкрылий, представлены в табл. 3.

Таблица 3. Вклад экологических факторов в изменчивость длины надкрылий у*P. cupreus*

(F = 32.93, dF = 1286, R^2 = 0.109, p < 0,001)

	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средние квадраты	Значение *F*	Уровень значимости
Пол	1	12.50	12.50	43.67	***
Пол:Регион	6	65.42	10.90	37.21	***
Пол:Антропоген	4	28.24	7.06	24.09	***
Остаточная	2949	864.24	0.29		

*** – уровень значимости p < 0,001.

Проанализировав материал с применением метода главных компонент (PCA), мы пришли к выводу, что разные отделы тела у жужелицы *P. cupreus* несут различающиеся факторные нагрузки (табл. 4, 5). Анализ этих таблиц показывает, что как у самок, так и самцов исследуемого вида регистрируется аллометрия, наиболее выраженная для ширины надкрылий. Это позволяет предположить существование изменчивости формы жуков в различной экологической обстановке.

Таблица 4. Факторные нагрузки признаков *P. cupreus* при анализе методом главных компонент (самки)
Table 4. Factors loading in *P. cupreus* traits in PCA (females)

Признаки	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Длина надкрылий	0.44	0.09	–0.46	0.45	0.61	0.12
Ширина надкрылий	0.11	0.96	–0.08	–0.2	–0.12	–0.09
Длина переднеспинки	0.49	–0.02	0.17	–0.02	–0.36	0.78
Ширина переднеспинки	0.41	–0.24	–0.61	–0.25	–0.47	–0.35
Длина головы	0.43	0.03	0.51	0.52	–0.22	–0.47
Расстояние между глазами	0.44	–0.11	0.35	–0.65	0.47	–0.16
Доля объясненной дисперсии (%)	47	16.9	13.1	9.2	7.1	6.7

Таблица 5. Факторные нагрузки признаков *P. cupreus* при анализе методом главных компонент (самцы)
Table 5. Factors loading in *P. cupreus* traits in PCA (males)

Признаки	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Длина надкрылий	0.46	0	0.49	0.22	–0.24	–0.66
Ширина надкрылий	0.11	–0.92	0.22	–0.26	0.01	0.15
Длина переднеспинки	0.49	0.04	–0.03	0.09	0.86	0.04
Ширина переднеспинки	0.43	0.34	0.42	–0.35	–0.24	0.58
Длина головы	0.43	–0.18	–0.41	0.63	–0.33	0.33
Расстояние между глазами	0.4	0.02	–0.6	–0.6	–0.17	–0.31
Доля объясненной дисперсии (%)	42	17.2	15	10.2	8.4	7.2

H

Обсуждение

Изменчивость размеров жужелиц изучается, как правило, на уровне сообществ. В любом биотопе сообщество включает примерно 10–50 видов жужелиц. Просчитывается число особей видов мелких, средних и крупных размеров и строятся кривые распределения размеров всех видов. По полученным данным судят о степени нарушенности биотопа, его лесистости и т. д. (Sustek, 1987; Lelaska, Durbes, 2009; Hanson et al., 2016). Такой же межвидовой анализ примянется в других целях. В частности, в широтном градиенте было показано, что кривая изменчивости размеров карабид горбообразна: размеры увеличиваются от Северной Африки до Центральной Европы, а затем вновь уменьшаются по направлению к высоким широтам (Homburg et al., 2012). При мониторинговых исследованиях влияния возмущающих факторов на размеры жужелиц был даже рассчитан индекс – «средняя индивидуальная биомасса», который считается индикатором сукцессионного состояния окружающей среды и применяется достаточно широко (Szyszko et al., 2000). Данных по внутривидовой широтной изменчивости жужелиц несравненно меньше, и получены они в локальных масштабах (Филиппов, 2008; Evans, 1977). Некоторым исключением можно признать публикацию, где авторы с привлечением собственных и литературных данных приводят кривые изменчивости длины надкрылий жужелиц в широтном градиенте (Sukhodolskaya, Saveliev, 2016), в которой отмечается родоспецифичность проявления широтных клинов. Полученные нами данные говорят о том, что изменчивость разных

отделов тела у *P. cupreus* в широтном градиенте может быть разнонаправленной. Такие выводы согласуются с мнением M. Shelomi (2012, p. 516), который, проанализировав большой массив данных по широтной изменчивости артропод, отмечает, что «в зависимости от того, меряете ли вы крыло или ногу, отбираете выборки в пределах страны или континента – выводы по соответствию изменчивости в данном организме правилу Бергманна могут быть совершенно противоположными».

Выводы по изменчивости размеров жужелиц под влиянием обитания на антропогенно нарушенных территориях достаточно противоречивы. Так, отмечалось, что размеры *Carabus nemoralis* уменьшаются по направлению от периферии к центру города, что, по-видимому, связано с фрагментацией мест обитания (Weller, Ganzhorn, 2004). Однако у этого же вида карабид размер жуков, обитающих в пригородной зоне, меньше, чем у особей в городе и естественных ценозах (Howe, Enggaard, 2006). Авторы связывают уменьшение размеров жужелицы *Carabus nemoralis* в пригородах с тем, что антропогенный пресс в пригородах сильнее по сравнению с городскими или естественными местообитаниями. Причем в большей степени он сказывается на размерах самок. Авторы считают, что самки жужелиц более вариабельны в размерах в связи с большими затратами из-за продукции яиц. В подобной работе С. Венна (Venn, 2007) показано, что в нарушенных местообитаниях не самки становятся меньше, а увеличивают свой размер самцы. И в том, и в другом случаях стирается половой диморфизм по размерам, поскольку у жужелиц, как правило, самки больше самцов. Насколько уменьшение размеров жуков определяется загрязнением среды, остается невыясненным, поскольку, по данным одних авторов, морфометрические признаки жужелиц не изменяются даже в условиях повышенной поллютантной нагрузки (Гонгальский, Бутовский, 1999), а по другим – выявлено, что кормление жуков куколками мух, которые питались пищей с тяжелыми металлами, приводит к уменьшению длины элитр, и, по-видимому, на загрязненных территориях у жужелиц снижается сопротивляемость пестицидам и потребление пищи (Maryanski et al., 2002).

Такие противоположные результаты разных авторов, оценивающих изменчивость размеров жужелиц в градиенте антропогенного воздействия, объясняются, на наш взгляд, несколькими причинами. Во-первых, реакция на антропогенный пресс видоспецифична. Как было показано, даже экологически близкие виды жужелиц по-разному реагируют на степень антропогенного воздействия. К примеру, *Carabus granulatus* уменьшается в размерах при обитании в пригороде, а *Carabus cancellatus* – в городе (Суходольская, Савельев, 2012, 2014). Во-вторых, карабидологи при оценке изменчивости размеров берут в анализ, как правило, один признак – или длину элитр, или общую длину тела насекомого, не учитывая факт, что изменчивость отдельных органов жужелиц может быть разнонаправленной. Это было показано как в нашей работе для *P. cupreus*, так и ранее для других видов насекомых (Stillwell et al., 2010; Sukhodolskaya, 2014). В-третьих, не учитывается половая дифференциация фенотипической пластичности мерных признаков: реакция самок и самцов на действие какого-либо фактора среды у жужелиц одного и того же вида может быть различной (Суходольская, Еремеева, 2013), что приводит к прямо противоположным выводам при интерпретации данных о размерной изменчивости при наличии явных сдвигов в половой структуре популяций. И, наконец, в-четвертых: несмотря на широкое использование (в зарубежных исследованиях) многомерного анализа (PCA, MDS, MANOVA, GLM), большинство исследований по карабидам узконаправленны и экспериментальны. Они дают детальную информацию, которая не может быть использована для формулирования обобщающих выводов, применимых к разным видам или родам жужелиц.

Заключение

Полученные данные по изменчивости размеров жужелицы *P. cupreus* свидетельствуют о том, что размеры надкрылий у этого вида увеличиваются по направлению к высоким широтам, а размеры переднеспинки уменьшаются. Вклад урбанизации в изменчивость размеров выражается в статистически значимом

уменьшении размеров практически всех отделов жука. При этом изменчивость размеров самок и самцов может быть разнонаправленной.

Клинальная изменчивость морфологических признаков у видов, распространенных вдоль климатических градиентов, часто представляет трудности для таксономии, поскольку выбираемые морфологические признаки меняются под действием факторов среды. При проведении биоиндикационных и мониторинговых работ в анализ следует брать несколько признаков, поскольку изменчивость разных признаков при действии одного и того же фактора среды может быть разнонаправленной, а также следует учитывать половую структуру популяций в силу наличия различий в пластичности самок и самцов. Такие процессы ведут к тому, что в различной экологической обстановке меняется и форма жуков, что, по всей видимости, имеет приспособительное значение.

Библиография

Гонгальский К. Б., Бутовский Р. О. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) в окрестностях Косогорского металлургического комплекса // Проблемы почвенной зоологии: биоразнообразие и жизнь почвенной системы: Материалы V Всерос. совещания по почвенной зоологии / Под ред. Б. Р. Стригановой. М.: Т-во научных изданий КМК, 1999. С. 258–259.

Кисилев С. В. Экологические аспекты энтомофауны промышленных зон г. Тулы: Дис. ... канд. биол. наук . Саранск, 2005. 178 с.

Крыжановский О. Л. Фауна СССР. Жесткокрылые . М.: Наука, 1983. 341 с.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса . М.; Л.: Биомедгиз, 1934. 150 с.

Суходольская Р. А., Еремеева Н. И. Закономерности изменчивости размеров и формы жужелицы *Carabus aeruginosus* Fischer von Waldheim, 1822 (Coleoptera, Carabidae) // Сибирский экологический журнал. 2013. № 6. С. 803–812.

Суходольская Р. А., Савельев А. А. Влияние экологических факторов на морфометрическую изменчивость и половой диморфизм жужелиц (на примере *Carabus cancellatus* Ill.) // Прикладная энтомология. 2012. Т. 3. № 2 (8). С. 28–38.

Суходольская Р. А., Савельев А. А. Влияние экологических факторов на размерные признаки жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Экология. 2014. Т. 5. С. 369–375.

Филиппов Б. Ю. Пути адаптации и экологические закономерности освоения жужелицами (Coleoptera, Carabidae) севера Русской равнины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук . М., 2008. 40 с.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции . М.: Наука, 1980. 278 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции . М.: Наука, 1968. 451 с.

Brown J. H., Maurer B. A. Macroecology: the division of food and space among species of continents // Science. 1989. Vol. 243. P. 1145–1150.

Brown J. H. Macroecology. Chicago: University of Chicago Press, 1995. 270 p.

Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective // Biological Reviws. 2009. Vol. 85. Issue 1. P. 139–169.

Dangale C. D. Tiger Beetles as the Appropriate Bioindicators of Environmental Change and Pollution // Environmental Toxicants and their Effects on Species and Ecosystems: 32 nd Annual Sessions of the Institute of Biology Sri Lanka. 2012. P. 55–63.

Ernsting G., Isaaks J. A. Effects of temperature and season on egg size, hatchling size and adult size in Notiophilus biguttatus // Ecological Entomology. 1977. Vol. 22. Issue 1. P. 32–40.

Evans V. G. Geographic variation, distribution and taxonomic status of the intertidal insect *Thalassotrehus barbarae* (Horn.) (Coleoptera, Carabidae) // Quaestiones Entomologicae. 1977. Vol. 13. P. 83–90.

Gaston K. J., Blackburn T. M. Process and Pattern in Macroecology. London: Blackwell, 2000. 214 p.

Gouws E. J., Gaston K. J., Chown S. L. Intraspecific Body Size Distributions of Insects //

PLoS One. 2011. Vol. 6 (3). P. e16606. Doi: 10.1371/journal.pone.0016606 PMCID: MC3068144.

Hanson H. I., Palmu E., Birkhofer F., Smith H. G., Hedlund K. Agricultural Land Use Determines the Traits Composition og Ground Beetles Communities // PLoS ONE. 2016. Vol. 11 (1). P. eo146329.

Homburg K., Schuldt A., Drees C., Assmann T. Broad-scale geographic patterns in body size and hind wing development of western Palaearctic carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) // Ecography. 2012. Vol. 35. P. 001–012.

Howe A., Enggaard M. Ground Beetles and urbanization // Environmental Biology – module II. Roskilde University, 2006. 88 p.

Jelaska L. S., Jesovnik A., Jelaska S. D., Pirnat A., Kucinic M., Durbesic P. Variation of carabid beetle and ant assemblages, and their morpho-ecological traits within natural temperate forests in Medvednica Natural Park // Izvorni i zvanstveni clanci. 2010. Vol. 134. P. 475–486.

Koivula M. J. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions // Zookeys. 2011. Vol. 100. P. 287–317.

Jelaska L. S., Durbesic P. Comparison of the body size and wing form of carabid species (Coleoptera, Carabidae) between isolated and continuous forest habitats // Annales de la Societe Entomologique de France. 2009. Vol. 45. № 3. P. 327–338.

Lovei G. Ecology and conservation biology of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in an age of increasing human dominance. 2008. 145 p. URL: http://real-d.mtak.hu/121/1/Lovei.pdf (дата обращения 05.12.2010).

Maryanski M., Kramarz P., Laskowski R., Niklinska M. Decreased energetic reserves, morphological changes and accumulation of metals in Carabid Beetles (*Poecilus cupreus* L.) exposed to zinc- or cadmium-contaminated food // Ecotoxicology. 2002. Vol. 11. P. 127–139.

McGeoch M. A. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators // Biological Reviews. 1998. Vol. 73. P. 181–201.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2011. URL: http://www.R-project.org/ (дата обращения 12.02.2016).

Shelomi M. Where are we now? Bergmanns rule sensu lato in insects // Amer. Naturalist. 2012. Vol. 180 (1). № 4. P. 511–519.

Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davodowitz G., Fox C. W. Sex Differences in Phenotypic Plasticity Affect Variation in Sexual Size Dimorphism in Insects: From Physiology to Evolution // Annual Review Entomology. 2010. Vol. 55. P. 227–245.

Sukhodolskaya R. Variation in Body Size and Body Shape in Ground Beetle Pterostichus melanarius Ill. (Coleoptera, Carabidae) // Journal of Agri-Food and Applied Sciences. 2014. Vol. 2 (7). P. 196–205.

Sukhodolskaya R., Saveliev A. Body Size Variation of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Latitudinal Gradient // Periodicum Biologorum. 2016. Vol. 118. № 3. P. 273–280.

Sustek Z. Changes in body size structure of body size communities (Coleoptera, Carabidae) in urbanization gradient // Biologia (Bratislava). 1987. Vol. 43. Issue 2. P. 145–156.

Szyszko J., Vermuelen H. J. W., Klimaszewski M., Schwerk A. Mean Individual Biomass (MIB) of ground beetles (Carabidae) as an indicator of the state of the environment // Natural history and applied ecology of carabid beetles. Brandmayr P., Lovei G., Brandmayr T. Z., Casale A., Vigna Taglianti A. (eds.). Sofia; Moscow: Pensoft publishers, 2000. P. 289–294.

Venn S. Morphological responses to disturbance in wing-polymorphic carabid species (Coleoptera: Carabidae) of managed urban grasslands // Baltic J. Coleopterology. 2007. Vol. 7 (1). P. 51–59.

Weller B., Ganzhorn J. U. Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient // Basic and Applied Ecology. 2004. Vol. 5. P. 193–201.

Благодарности

Авторы приносят искреннюю благодарность специалистам-карабидологам – проф.

Кемеровского государственного университета, д. б. н. Н. И. Еремеевой, проф. Ставропольского аграрного университета д. б. н. Е. В. Ченикаловой, в. н. с. Зоологического музея ИСиЭЖ СОРАН В. Г. Мордковичу, к. б. н. А. К. Жеребцову за предоставление материала для морфометрического анализа.

ENVIRONMENTAL FACTORS IMPACT ON BODY SIZE VARIATION IN GROUND BEETLE POECILUS CUPREUS L. (COLEOPTERA, CARABIDAE)

SUKHODOLSKAYA Raisa — *Ph. D, Institute of Ecology Tatarstan AS (Daurskaya st., 28 Kazan 420087), ra5suh@rambler.ru*

SAVELIEV Anatoliy — *Kazan (Volga-Region) State University (Kremlevskaya st., 18 Kazan Russia 420087), saa@kpfu.ru*

SHAMAEV Denis — *Institute of Ecology Tatarstan AS (Daurskaya st., 28 Kazan 420087), ra5suh@rambler.ru*

Keywords:
ground beetles, intra specific size variation, latitude gradient, anthropogenic impact, linear models

Reviewer:
V. Gorbach

Received on:
27 May 2016
Published on:
28 October 2017

Summary: The paper deals with the morphometric analysis of six linear traits in ground beetle Poecilus cupreus L. There is no data on intra-specific body size variation in this species. Beetles were sampled in four provinces of Russia situated at different latitudes – from 45N to 55N. We studied 20 plots with differing anthropogenic impact (cities, suburbs, rural and natural biotopes) and vegetation (forests, meadows, agricultural areas). We used linear models to determine environmental factors contribution (sampling site in the area, anthropogenic impact) to body size variations in Poecilus cupreus L. It was shown that in the studied species the variability of different traits differed with latitude: elytra and head size increased towards the high latitudes, but pronotum size – decreased. In cities, suburbs and rural habitats nearly all beetles' traits size decreased. At that, in some cases the traits variations in males and females were bidirectional.