

Монография посвящена актуальной экологической проблеме – адаптациям животных к хроническим факторам. Рассмотрены особенности развития адаптивных реакций в поведении, онтогенезе физиологических систем, популяциях и сообществах биосистем. Показан волнообразный характер адаптаций при действии хронических факторов. Предложена концепция динамической адаптации животных. Результаты исследований и теоретические выводы значительно расширяют современные представления о биотропности хронических факторов и о закономерностях развития адаптивных реакций животных. Книга представляет интерес и может быть полезна для широкого круга биологов, экологов, медиков и специалистов смежных профессий.



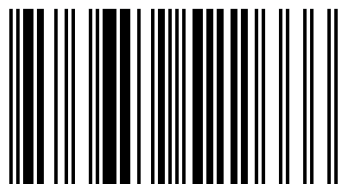
Александр Карташев

Адаптации животных к хроническим факторам



Александр Карташев

Карташев Александр Георгиевич, доктор биологических наук, профессор Томского государственного университета систем управления и радиоэлектроники. Автор восьмидесяти научных публикаций, восьми монографий и десяти учебных пособий. Является специалистом в области онтогенеза, электромагнитной биологии, биоиндикации, адаптации животных и экологии.



978-3-659-52266-6

Александр Карташев

Адаптации животных к хроническим факторам

Александр Карташев

**Адаптации животных к хроническим
факторам**

LAP LAMBERT Academic Publishing

Impressum / Выходные данные

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Библиографическая информация, изданная Немецкой Национальной Библиотекой. Немецкая Национальная Библиотека включает данную публикацию в Немецкий Книжный Каталог; с подробными библиографическими данными можно ознакомиться в Интернете по адресу <http://dnb.d-nb.de>.

Любые названия марок и брендов, упомянутые в этой книге, принадлежат торговой марке, бренду или запатентованы и являются брендами соответствующих правообладателей. Использование названий брендов, названий товаров, торговых марок, описаний товаров, общих имён, и т.д. даже без точного упоминания в этой работе не является основанием того, что данные названия можно считать незарегистрированными под каким-либо брендом и не защищены законом о брендах и их можно использовать всем без ограничений.

Coverbild / Изображение на обложке предоставлено: www.ingimage.com

Verlag / Издатель:

LAP LAMBERT Academic Publishing

ist ein Imprint der / является торговой маркой

OmniScriptum GmbH & Co. KG

Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Deutschland / Германия

Email / электронная почта: info@lap-publishing.com

Herstellung: siehe letzte Seite /

Напечатано: см. последнюю страницу

ISBN: 978-3-659-52266-6

Copyright / АВТОРСКОЕ ПРАВО © 2014 OmniScriptum GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Все права защищены. Saarbrücken 2014

А.Г.КАРТАШЕВ

**АДАПТАЦИЯ ЖИВОТНЫХ К
ХРОНИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ**

УДК 37.013.42(075.8)
ББК 28.08
К 27

А.Г. Карташев.
Адаптации животных к хроническим факторам.
ISBN 978-3-659-52266-6

Монография посвящена актуальной экологической проблеме – адаптациям животных к хроническим факторам. Рассмотрены особенности развития адаптивных реакций в поведении, онтогенезе физиологических систем, популяциях и сообществах биосистем. Показан волнообразный характер адаптаций при действии хронических факторов. Предложена концепция динамической адаптации животных. Результаты исследований и теоретические выводы значительно расширяют современные представления о биотропности хронических факторов и о закономерностях развития адаптивных реакций животных.

Книга представляет интерес и может быть полезна для широкого круга биологов, экологов, медиков и специалистов смежных профессий.

ВВЕДЕНИЕ

Экологические факторы дифференцируются по интенсивности, длительности и подразделяются: кратковременные, периодические и длительно действующие или хронические. Принято считать, что хронические факторы доминируют в естественном отборе видовых признаков. Вероятно, существуют определённые временные интервалы в зависимости от уровня организации биосистем, в пределах которых происходит закрепление значимых адаптивных изменений. Среда обитания животных определяется комплексом воздействующих факторов и трансформируется в результате жизнедеятельности биосистем. Современная техногенная среда характеризуется большим количеством хронических факторов. Изменения климата, газового состава атмосферы, электромагнитного и радиационного фона, трансформация природных экосистем и т.д. Изучение закономерностей развития адаптивных реакций при хронически действующих факторах позволяет оценивать и прогнозировать экологическую направленность антропогенных и природных воздействий на биосистемы. Эффективность воздействия существенно зависит от уровня организации биосистем. Для поведения характерен определённый тип ответных реакций, для физиологических систем существуют специфические особенности их проявления, популяции и сообщества трансформируются в зависимости от особенностей их взаимодействий с внешней средой. Не снижая ценности конкретных исследований, необходимо отметить, что поиск закономерностей адаптации представляет общебиологический интерес. Проблемы длительного хронического влияния и изменений состояния окружающей среды на животных рассматриваются на основе адаптационных представлений, которые необходимо значительно расширить.

В эволюционном аспекте экологические влияния на процессы видообразования оказывают действующие в течение длительного времени факторы среды. Длительное влияние приводит к физиологическим, морфологическим и генетическим изменениям в биосистемах. Видообразованию биосистем в историческом аспекте посвящено большое количество научных исследований, в то время как вопросы хронического влияния внешних факторов рассмотрены в недостаточной степени. Адаптивные реакции проявляются на поведенческом уровне, отражаются в состоянии физиологических функций, приводят к изменению морфологических показателей и закрепляются на уровне изменений в структуре популяций, приводящих к трансформации видов (Шварц, 1980). Современные концепции биологической адаптации рассматривают изменения в состоянии биосистем к внешним факторам. Несмотря на большое количество исследований, проведённых по каждому из направлений, ясное понимание общего характера развития адаптивных реакций в процессе их реализации отсутствует. В интерпритации каждого из адаптивных уровней используется специфическая терминология. Конкретная специализация исследований затрудняет развитие синтетических идей по проблемам адаптации биосистем.

Современные антропогенные факторы формируют новую среду обитания, оказывающую постоянное влияние на человека и животных, следствие которой трудно прогнозируемо. В наших исследованиях рассматриваются хроническое влияние естественных и антропогенных факторов в поведении пауков, дождевых червей, физиологических системах белых мышей в динамике их постнатального развития, популяциях дрожжевых грибов, сообществах раковинных амёб и коллатералок с целью выявления закономерностей адаптации животных к хроническим факторам.

Глава 1. Влияние хронических факторов на поведение пауков

Поведение относится к наиболее лабильным и быстрым реакциям адаптаций биосистем. Разнообразие поведенческих алгоритмов соответствует уровню организации животных. Многие элементы поведения генетически недетерминированы, существенно зависят от внешних факторов и включаются в эвристические решения проблемных ситуаций (Хайнд, 1975). В тоже время удачно найденные поведенческие решения изменяют эволюционное развитие видов, например, орудия труда в эволюции человека. Многие алгоритмы поведения закрепляются на генетическом уровне и формируют специфику последующего социального развития животных: муравьи, термиты, пчёлы т.д. Для более сложно организованных животных изменения в поведении являются определяющими элементом эволюционных преобразований. Следовательно, наиболее лабильная и в меньшей степени детерминированная адаптивная функция поведения может определять направление эволюционного процесса. В этом отношении показательна эволюция поведения пауков. Появившись значительно раньше летающих насекомых, некоторые виды пауков стали строить и использовать ловчие сети для охоты за насекомыми. Создание и эволюция ловчих сетей пауков рассматривается как результат влияния постоянно действующей совокупности внешних факторов, связанных с появлением летающих насекомых. Появление новой экологической ниши привело к кардинальному изменению поведения пауков. Дополнительные биологические средства охоты определили специализированные формы поведения пауков, видообразование и эволюцию. Генетически закреплённые алгоритмы поведения строительства ловчих сетей пауков видоспецифичны и при действии внешних факторов варьируют в зависимости от вида, длительности и интенсивности воздействий. Широкое использование паутины можно рассматривать в качестве биологических орудий труда, определивших специфику эволюционного развития паукообразных. Характерно, что в отличие от поведенческих алгоритмов млекопитающих и человека основные алгоритмы поведения строительства ловчих сетей пауков генетически закреплены и детерминированы. Пауки-тенетники ведут скрытый, одиночный образ жизни, у них отсутствует коллективные формы обучения, и рождаются они с готовыми формами поведенческих реакций. В формировании поведения животных определяющим следует считать хронические факторы среды. Постоянно действующие факторы определяют направленность адаптивных реакций, осуществляют отбор эффективных элементов поведения и оценивают их адаптивную ценность. Хронические факторы дифференцируются на физиологические, действующие в течение одного поколения, популяционные, влияющие в течение нескольких поколений и видовые, действующие в ряду поколений и приводящие к образованию новых подвидов и видов.

Поведение пауков в процессе строительства ловчих сетей фиксируется структурой их индивидуальных сетей, и отклонения в поведении пауков приводят к изменениям в рисунке сетки. Наблюдая за изменениями в структуре ловчих сетей при действии различных хронических факторов, можно составить представление о степени изменчивости поведения пауков.

1.1. Распространение пауков-кругопрядов

Пауки (*Aranei*) — многочисленная и разнообразная группа членистоногих, наиболее обширный отряд класса паукообразных, широко расселившихся по земному шару. Пауки обитают во всех частях света, за исключением полярных областей, они встречаются в самых разнообразных ландшафтах и климатических зонах (Иванов, 1965). Во многих наземных биоценозах пауки составляют

существенную часть населения беспозвоночных, являясь естественными регуляторами численности насекомых. Состав фауны пауков характерен для различных географических областей и может служить материалом для зоогеографического анализа. Высокая численность и повсеместная встречаемость позволяет использовать их в качестве удобных индикаторных форм при характеристике сообществ.

Отличительной особенностью пауков семейства *Araneidae* является строительство видоспецифичных, структурированных, колесовидных ловчих сетей наиболее совершенного типа. Структура ловчей сети соответствует инстинктивным алгоритмам поведения животных с компонентами изменчивости. Основоположником изучения структуры круговых сетей пауков является Виле (1927, 1931), он провел сравнительное изучение ловчих сетей у 50 видов кругопрядов из четырех семейств. Результаты исследований показали, что во многих случаях строение круговой сети специфично для вида, а некоторые ее признаки специфичны и для надвидовых таксонов. Дальнейшие работы по описанию ловчих сетей кругопрядов были направлены на выявление филогенетической ценности признаков, характеризующих строение круговых сетей. В.П. Тыщенко (1984) предложил использовать эталонные сети, которые в обобщенном виде отражают статистически обработанные результаты измерений ловчих сетей, относящихся к одному виду и одной популяции. Использование эталонных ловчих сетей позволило выявить и формализовать генетическую программу строительного инстинкта пауков-кругопрядов. (Карташев, Карташева, 2009).

В настоящее время описание ловчих сетей кругопрядов направлено на выявление причин индивидуальной поведенческой изменчивости при их строительстве. До начала 1990-х годов исследователи придерживались мнения, что любые биологически значимые изменения в структуре сети закреплены изначально на видовом уровне и структура ловчих сетей пауков ограничена генетическим контролем видоспецифического узора. Арахнологи активно изучают строение ловчих сетей пауков сем. *Araneidae*. Направленность работ связана с выявлением экологических факторов, влияющих на пищевой успех ловчих сетей. В то же время количественных данных по структуре ловчих сетей широко распространенных видов пауков в Российской Федерации недостаточно. Степень изученности ловчих сетей пауков на территории России, несмотря на многолетнюю историю арахнологических исследований не столь высока, как в большинстве стран Западной Европы. Следует отметить, что наиболее полно изучен состав фауны и описаны ловчие сети пауков европейской части России, Средней, Восточной Сибири и Западной Сибири.

Фауна аранеид юга Западной Сибири насчитывает 31 вид, 14 родов (Рябикова, 1985, 1990). Среди пауков семейства *Araneidae*, населяющих юг Западной Сибири, по количеству видов и численности преобладают представители рода *Araneus*, к которому относится 7 видов, что составляет 2,6 % всего видового разнообразия аранеофауны. Род *Larinioides* представлен 4 видами, роды *Aculepera*, *Hypsosinga*, *Araniella* — 3 видами, роды *Cyclosa* и *Singa* — двумя видами, роды *Argiope*, *Gercidia*, *Larinia*, *Mangora*, *Zygenia* представлены 1 видом каждый. Для лесной зоны (смешанный лес, осиник, сосняк) характерны типичные лесные виды, связанные с древесно-кустарниковой растительностью: виды родов *Araneus* Cl., *Cyclosa* Menge, *Larinioides* Carr. Многочисленным видами являются *Araneus marmoreus* Cl., *Araneus diadematus* Cl., *Araneus quadratus* Cl., *Larinioides patagiatus* Cl., *Araneus angulatus* Cl. На опушках смешанных лесов многочисленны *A. quadratus* Cl., *Singa nitidula* C.L. Koch. В сосновых борах самым многочисленным является *A. Diadematus* Cl., час-

то встречается *A. marmoreus*. На заболоченных участках и по берегам водоемов массовыми видами являются *Lariniodes folium* Schr., *L. patagiatus* Cl., для прибрежной зоны характерен *S. nitidula* C.L. Koch. Большое видовое разнообразие пауков семейства *Araneidae* представлено на полянах, луговых биотопах и разнотравно-злаковых лугах. Отмечено 15 видов с наиболее многочисленными: *Argiope brueunichi* Scop., *L. folium* Cl., *S. nitidula* C.L. Koch., встречаются обитатели древостоя: *A. marmoreus* Cl., *L. patagiatus* Cl., которые в рассматриваемых биотопах натягивают тенета среди высокого разнотравья полян и лугов. Для луговых биотопов наиболее характерны пауки вида *Neoscona adiantum* (Walck.), *Argiope brueunichi* Scop., *Lariniodes cornutus* Cl. Среди низкой растительности на небольшой высоте встречаются виды родов: *Araniella* (*A. displicata*, *A. cucurbitina*), *Hypsosinga* (*H. sanguines*, *H. pygmaca*, *H. heri*), *Cyclosa* (Рябикова, 1990).

По данным С.В. Лукьянцева (1999), в Томском районе выявлено 17 видов представителей семейства *Araneidae*, относящихся к 8 родам. Подавляющее число видов широко распространено в лесной зоне Палеоарктики. Сравнение с данными о видовом составе сопредельных территорий, приведенными в каталоге К.Г. Михайлова (1997), показывает, что 96,6 % видов, населяющих подзону южной тайги Западной Сибири, являются общими с лесной зоной европейской части России, 90,0 % — с Уралом, 79,2 % — с Южной Сибирью, 65,1 % — со Средней Сибирью и 18,9 % — с Казахстаном. Большинство видов, обнаруженных на территории подзоны южной тайги, имеют европейское и европейско-сибирское распространение, число видов, имеющих чисто сибирское распространение, незначительно. Что согласуется с мнением о переходном характере фауны Западной Сибири, основанном на изучении ряда групп беспозвоночных животных. Пауки семейства *Araneidae* составляют 12,2 % от суммарной численности пауков. Доминирующими являются представители видов *A. marmoreus* и *A. diadematus*, обитающие в древесном ярусе.

1.2. Структура ловчих сетей пауков семейства *Araneidae*

Наблюдения за изменениями в структуре ловчих сетей под действием химических раздражителей проводились в 1948 г. в опытах Х. Петерса и П. Витта, которые показали с использованием фармакологического теста (Witt, 1956, 1960), что пауки-кругопряды под действием нейротропных веществ строят сети с измененной структурой. Исследования продолжены работами по выяснению влияния ДТТ (Johanson, 1967, 1972), инсектицидов (Р и регуляторов роста на поведение пауков-крестовиков *A. diadematus*. Современные арахнологи исследуют видовую изменчивость в строении ловчих сетей пауков семейства *Araneidae*. Наиболее полно описаны сети пауков вида *Araneus diadematus*. Рассматривают экологические факторы, влияющие на пищевой успех ловчих сетей (Zshokke, 1994, 1995, 1997 2000, 2002;). Описание ловчих сетей рода *Cyclosa* в научной литературе приво-дилось I.M. Tso (1998). Опубликованы данные о сетях *C. insulana* и *C. conica* гвинейской и американской популяций. В своих исследованиях ученые рассматривали экологические функций стабэлиментов, но не проводили полного описания ловчих сетей. В отечественной литературе данные о структуре ловчих сетей пауков-кругопрядов приводятся в работах В.П. Тыщенко, Ю.М. Марусика (1985), М.В. Ончунова (2001), А.Г. Карташева, А. А. Карташевой (2009).

Пауки семейства *Araneidae* являются типичными кругопрядями и плетут плоские колесовидные ловчие сети, в которых достигается максимально эффективная ловкость ловчей зоны при минимальных затратах паутины. Ловчие сети пауков рассматриваемого семейства располагаются вертикально, предпочтительно на древесной и кустарниковой растительности. Они состоят из многоугольной опорной рамы, растянутой прикрепительными нитями между ветвями деревьев или другими предметами (Иванов, 1965), и расходящихся из центра радиальных нитей. Число радиальных нитей (радиусов) сети различно у разных видов (от 14 до 60). Центр сети густо заплетается паутиными нитями, образующими центральную зону. Радиусы сети соединяются клейкими ловчими нитями, расположенными по спирали. Между центральной спиралью и ловчими нитями располагается свободная зона, которая может отсутствовать. Тонкая и практически невидимая ловчая сеть пауков -кругопрядов представляет собой прекрасную ловушку для летающих насекомых. Для каждого вида ловчие сети характеризуются рядом особенностей структуры, включающих видоспецифические элементы поведения.

В случае попадания насекомого в сеть, паук, быстро перемещаясь по ней, захватывает его. Как правило, перемещения происходят в нижней части сети чаще, чем в верхней, так как необходимое расстояние пауки преодолевают быстрее под центром сети, чем над центром. Поэтому у круговых сетей наблюдается нижняя асимметрия, под центром. В нижнюю часть сети пауки дополнительно вставляют липкие шелковые нити. При этом угол между радиусами меньше в нижней части сети, что, вероятно, направлено на оптимизацию длины ловчей нити между радиусами. Верхняя часть сети устойчива к воздействиям окружающей среды, таким как ветер или удары больших насекомых. Взаимодействия между сетью и якорными нитями определяются внешними факторами и могут быть очень гибкими: обычно пауки избегают взаимодействия ведущих радиусов с якорными нитями. Некоторые виды пауков располагаются в центре сети, что с одной стороны, выгодно для ловли добычи, с другой увеличивает вероятность нападения на него хищников. Многие пауки прячутся в течение дня в убежищах, расположенных на краю сети. Некоторые пауки имеют специальную сигнальную нить, соединяющую центр сети с убежищем.

Круговые сети, несмотря на свою прочность и эластичность, являются хрупкой и тонкой конструкцией и при технических повреждениях нити достаточно легко рвутся. Пауки восстанавливают круговые сети каждую ночь или один раз в течении нескольких суток. Эффективный и экономичный механизм восстановления сети позволяет восстанавливать как отдельные части сети, так и всю сеть полностью. Сети неполовозрелых особей сохраняют типичный для вида общий план строения с большим числом радиусов и витков спирали. Типичную круговую паутину ювенильные особи начинают плести через две недели после выхода из яиц.

1.3. Экологическое значение ловчих сетей пауков

Основной экологической функцией ловчих сетей пауков является поимка и удержание добычи. Самым совершенным типом тенет считаются колесовидные сети пауков-кругопрядов (семейства *Araneidae*, *Tetragnathidae* и *Uloboridae*), их круговые сети охватывают максимально возможную площадь при ограниченном количестве строительного материала (Zschokke, 2000). В связи с преимущественно горизонтальным направлением полёта насекомых, вертикальные сети лучше подходят для перехвата летающих насекомых и имеют дополнительное преимущество над горизонтальными сетями.

Функцию остановки добычи выполняют специализированные большие нити, называемые радиусами. Удерживают пойманное насекомое прочные нити, состоящие из эластичного липкого шелка. В круговых сетях выделяют два рода нитей, расположенных перпендикулярно друг относительно друга: радиусы и ловчие нити. Расстояние между ловчими нитями видоспецифично и зависит от размеров, степени сытости паука и разнообразия спектра добычи (Schneider, 1994). Построенная ловчая сеть не претерпевает каких-либо дополнительных изменений до разрушения или частичного восстановления, поэтому пищевой успех деятельности паука зависит от поведенческих решений, принятых им при строительстве сети. Известно много факторов, влияющих на геометрию круговой сети, таких как климатические условия, репродуктивное состояние животного, размеры тела, насыщенность пищей, пестициды, наркотики, процент попадания добычи и запасы шелкового волокна. Для большинства внешних факторов не выявлен механизм оценки пауком состояния окружающей среды и формирования поведенческого ответа, в результате которого изменяется строительное поведение как адаптивная реакция на происходящие перемены. В противоположность традиционному мнению об особенностях изменения рисунка круговых сетей между видами, наблюдения показывают, что рисунок круговых сетей значительно изменяется также внутри вида, и индивидуально (Sandoval, 1994). Пауки могут в результате накопленного опыта и сигналов из окружающей среды регулировать и изменять размеры и форму ловчих сетей.

Значительное влияние на форму, размеры и рисунок сети оказывают насекомые, которые служат основным источником пищи пауков. Вид и размеры добычи изменяют рисунок сети. Пауки отвечают на колебания размеров добычи уменьшением, увеличением паутинового полотна или изменением расстояния между ловчими нитями. Вероятно, пауки обладают поведенческим алгоритмом регулирования рисунка своих сетей в ответ на изменение потребности в добыче. Потенциально сеть соответствует условиям, по которым паук классифицирует виды добычи. Пауки получают информацию о размерах пищевых объектов на территории расположения их ловчей сети, что позволяет регулировать высоту петель и размеры сети в соответствии с размерами пойманной добычи.

Количественный анализ структуры ловчих сетей различных видов пауков-кругопрядов при хроническом действии факторов позволяет проследить адаптации в их строительном поведении. Видовым признаком пауков-кругопрядов является структура их ловчих сетей. Детальное количественное измерение ловчих сетей позволяет описать их и провести сравнительный статистический анализ. Выявление состава фауны и биотопического распределения пауков проводилось во время маршрутных обследований в окрестностях Томской области, д. Ломачевка (Кемеровская область), окрестностях г. Стрежевого (Томская область). Описано порядка 1000 ловчих сетей пауков-кругопрядов семейства *Araneidae*. Количественные промеры ловчих сетей осуществлялись у половозрелых самок по методике эталонных сетей (рис. 1). В ловчих сетях пауков измерялись основные структурообразующие компоненты: длины радиусов, размеры центральной, свободной, ловчей зон, расстояния между ловчими нитями, подсчитывалось количество радиусов и ловчих нитей. В отличие от общепринятой методики, дополнительно для определения асимметрии ловчих сетей проводили разбиение ловчих сетей на вертикальные, горизонтальные, левые, правые части и соответственно по частям замеряли и подсчитывали: число витков в центральной зоне; число ловчих нитей; число радиусов; размеры центральной зоны; размеры свободной зоны; размеры ловчей зоны,

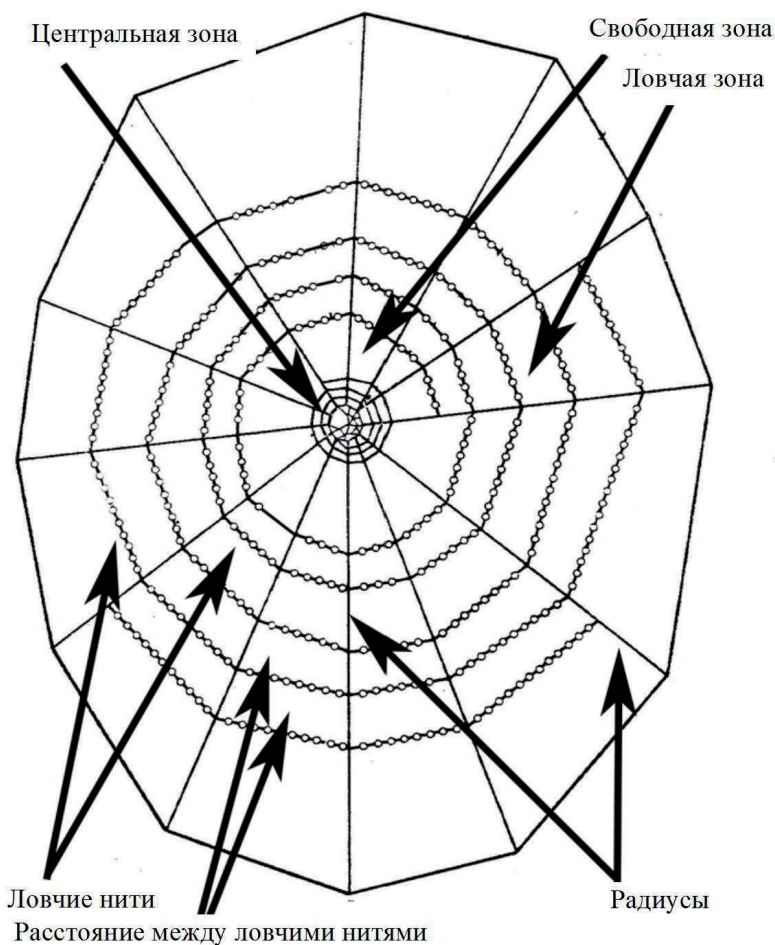


Рис. 1. Эталонная ловчая сеть (Тыщенко В.П., 1984)

длину радиусов; расстояние между ловчими нитями; высоту ловчей сети над землей. Отмечалось наличие или отсутствие убежища, угол наклона ловчей сети относительно земли. Определяли степень освещенности ловчих сетей, растительные предпочтения. Отклонения от типичной структуры определялись как аномалии, которые фотографировались, зарисовывались. Оценивалась частота встречаемости аномалий. Для облегчения процесса измерений ловчую сеть опыляли крахмалом. Наблюдения проводились в ранние утренние часы (с 7 до 10), что связано с поведенческими особенностями изучаемого объекта, так как пауки плетут свои ловчие сети ежедневно в период с 6 до 7 часов утра и измерения показателей сетей в это время наиболее объективны. Пауки, визуально не определявшиеся до вида, сети которых описывались, брались для дальнейшего определения. Изуче-

ние структуры ловчих сетей животных проводилось методами маршрутных учетов и стационарных наблюдений. Исследования проводились на юге Томской области в окрестностях поселка Аникино, где выбрано 3 биотопа и 2 станции, и деревни Петухово. Обследовалось 6 площадок, расположенных в биотопах и станциях. Сосново-осиновый лес, расположенный на склоне холма (уклон поверхности 30°), переходящий в выровненную террасу. Сомкнутость крон деревьев 60–70 %. Лес состоит из трех ярусов: древесного (высота 15–20 м), кустарникового (высота 1–2 м) и травянистого (10–20 см). Древесный ярус включает сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) и осину дрожащую (*Populus tremula* L.). Кустарниковый ярус представлен смородиной черной (*Rubus nigrum* L.), шиповником (*Rosa cinnamomea* L.), малиной обыкновенной (*Rubus idaeus* L.), черемухой обыкновенной (*Padus avium* Mill.). В травянистом ярусе доминируют: орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), крапива обыкновенная (*Urtica dioica* L.), хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), мятлик лесной (*Poa nemorales* L.), дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.).

Молодой березовый лес, расположенный на правом берегу р. Басандайки на полого-возвышенной террасе (уклон поверхности около 15°). Кроны не сомкнуты. Состоит из трех ярусов: древесного (высота 5–7 м), кустарникового (высота 1–2 м) и травянистого (50–70 см). Возраст деревьев 10–15 лет. Древесный ярус представлен берёзой белой (*Betula alba* L.) и берёзой бородавчатой (*Betula pendula* Roth), подлесок — черемухой обыкновенной (*Padus avium* Mill.). Кустарниковый ярус представлен смородиной черной (*Rubus nigrum* L.), смородиной красной (*Ribes spicatum* Robson). Травянистый ярус густой с преобладанием осоковых видов растений. Еловый лес представлен: елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), кедром сибирским (*Pinus sibirica* Tourn.) и сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) менее 10 %. Сомкнутость крон деревьев соответствует 75–85 %. Высота древостоя не превышает 26–28 м. Древесный подрост представлен: пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), кедром сибирским (*Pinus sibirica* Tourn.), осиной дрожащей (*Populus tremula* L.). Пойменный луг, заливной, характеризуется наличием большого количества высоких корневищных злаков. Можно отметить вейник (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), мятлик (*Poa angustifolia* L., *Poa pratensis* L.), осоку (*Carex acuta* L.), горец птичий (*Polygonum aviculare* L.), ежу сборную (*Dactylis glomerata* L.). Средняя высота травостоя 40–80 см.

Для каждого вида пауков, обитающих в биотопах Западной Сибири характерны свои особенности построения ловчих сетей и изменения в структуре при действии внешних факторов.

1.4. Структура ловчих сетей *Singa Hamata*

Вид *S. hamata* (Clerck, 1738) относится к роду *Singa* (C.L. Koch, 1836), представлен на территории Российской Федерации 4 видами. В Западной Сибири выявлены 3 вида данного рода (Рябикова, 1990). На территории Томской области обнаружено 2 вида, из которых *S. hamata* является наиболее распространённым (Лукьянцев, 1999). Размеры тела паука колеблются в пределах 4,0–6,0 мм. Самки (5–6 мм) незначительно крупнее самцов (3,5–4,0 мм). Окраска тела коричневая с четкими светлыми полосами, головогрудь темно-коричневая. Брюшко овальной формы, с дорзальной стороны коричневое с узкой светлой, почти белой медиальной полосой, которая в середине пересекается поперечными светлыми полосами. Низ брюшка коричневый с двумя белыми овально вытянутыми вдоль него пятнами. Конечности светло-коричневые с темными кольцами на сочленениях.



Рис. 2. *S. hamata*: а — общий вид, б — на ловчей сети

Пауки вида *S. hamata* распространены повсеместно по всей европейской части России, Сибири и Дальнему Востоку, кроме Крайнего Севера, обитают в основном на низкорослых кустарниках, обрамляющих луговые сообщества, или на злаковой травянистой растительности в пойме рек. Для них характерно наличие убежища в виде свернутого в трубочку листа растения, из которого паук с помощью сигнальной нити следит за ловчей сетью. Ловчая сеть пауков вида *S. hamata* имеет небольшие размеры, плотную компактную структуру и предназначена для ловли мелких насекомых. Анализ основных параметров структуры ловчей сети *S. hamata*, таких как длина радиусов, размеры ловчей зоны, размеры свободной зоны, указывает на значительную асимметрию сети вниз (рис. 3). Сети расположены практически вертикально, угол наклона ($91,0 \pm 2,0$)° над поверхностью земли. Общие размеры сети $12,4 \times 11,5$ см. Основная особенность ловчих сетей *S. hamata* заключается в значительной нижней асимметрии. Считается, что главной функциональной частью сети является нижняя часть ловчей зоны. При практически вертикальном расположении сети и нахождении паука в течение всего дня в убежище, расположенном над сетью, наблюдается явно выраженная асимметрия: размеры нижней части ловчей зоны в 2 раза превышают размеры верхней части (табл. 1). Центральная зона ловчей сети имеет правильную округлую форму, небольшие размеры ($0,50 \pm 0,03$) \times ($0,50 \pm 0,04$) см и рыхлую структуру, что связано с наличием минимального количества витков ловчей спирали в данной зоне, равных 5. Свободная зона ловчих сеток относительно большая по сравнению с общими размерами сети расположена непосредственно за центральной зоной, имеет значительную асимметрию вниз. Размеры: по длине и ширине колеблются от ($0,60 \pm 0,05$) до ($1,20 \pm 0,10$) см. Ловчая зона, являющаяся основной функциональной частью сети, определяется сравнительно короткими радиусами: ($4,2 \pm 0,6$) \times ($8,2 \pm 0,7$) см, расположенными далеко друг от друга, и плотно заплетена ловчими нитями. Максимальная уловистость сети при таких небольших размерах достигается минимальным расстоянием между ловчими нитями, составляющими ($0,20 \pm 0,01$) см и большим числом витков в ловчей зоне, колеблющемся от 16 до 30.

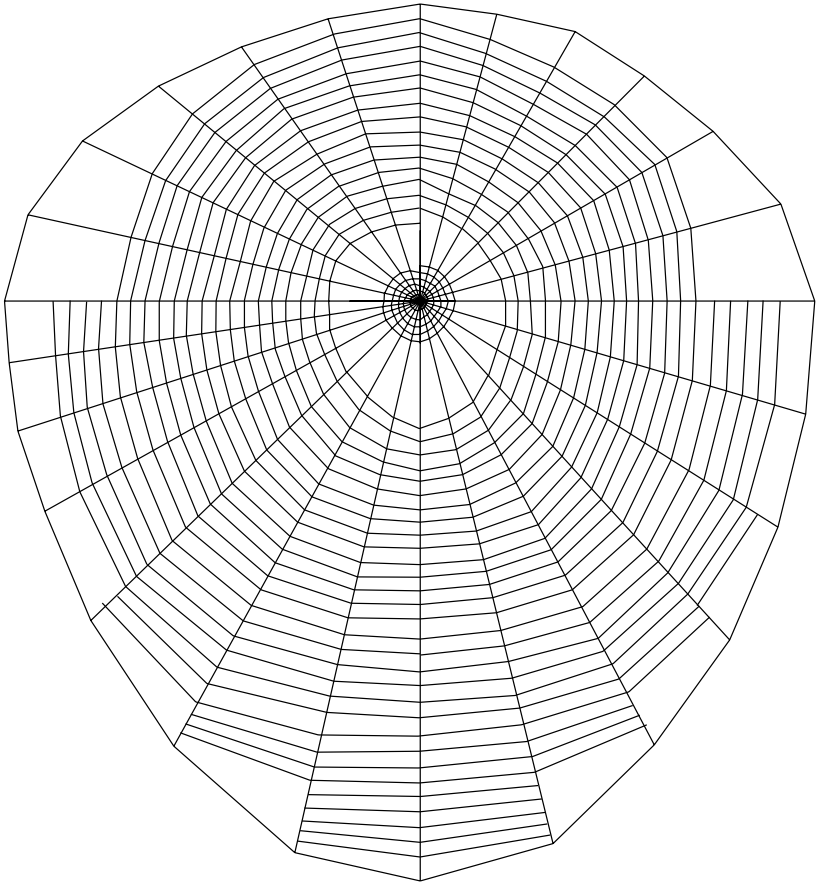


Рис. 3. Ловчая сеть *S. hamata*

Таблица 1

Средние значения показателей ловчих сетей *S. Hamata*

Показатели структуры ловчей сети		Размеры показателей (сантиметры)
Число витков в центральной зоне		5,00 ± 0,30
Размер центральной зоны	вверх	0,50 ± 0,03
	вправо	0,50 ± 0,04
	вниз	0,60 ± 0,04
	влево	0,50 ± 0,05
Размер свободной зоны	вверх	0,60 ± 0,05
	вправо	0,70 ± 0,08
	вниз	1,20 ± 0,10
	влево	0,80 ± 0,05
Число радиусов		25,00 ± 1,40
Длина радиусов	вверх	4,20 ± 0,60
	вправо	5,60 ± 0,60
	вниз	8,20 ± 0,70
	влево	5,90 ± 0,70
Размер ловчей зоны	вверх	2,90 ± 0,50
	вправо	4,00 ± 0,60
	вниз	6,70 ± 0,70
	влево	4,30 ± 0,60
Количество ловчих нитей	вверх	16,00 ± 2,10
	вправо	20,00 ± 2,20
	вниз	30,00 ± 2,50
	влево	23,00 ± 2,30
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,20 ± 0,01
	вправо	0,20 ± 0,02
	вниз	0,20 ± 0,02
	влево	0,20 ± 0,02
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		81,70 ± 10,68
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.		91,00 ± 2,00

Примечание. Размеры, длин и расстояний приведены в сантиметрах.

Ассиметрия ловчих сеток пауков при повышении количества пролётов насекомых в нижней части паутины происходит благодаря увеличению числа ловчих нитей в боковых и нижних частях ловчей зоны (Рис.3). Характерно, что дополнительные ловчие нити имеют явно выраженный надстроечный характер. Следовательно, в других биотопических условиях нижняя ассиметричность ловчих сетей может отсутствовать. Наблюдается и вариабильность нижнего сектора ловчей зоны, что выражается в увеличении значений средне-статистических доверительных интервалов. В связи с тем, что структура ловчей сети пауков отражает инстинктивный алгоритм поведения, представляет интерес анализ значений

среднестатистических показателей и их взаимосвязь в процессе построения сети. Целесообразно рассмотреть видовую изменчивость показателей поведения животного. С этой целью использовался дисперсионный анализ главных компонент. Представленные результаты (табл. 2) позволяют заметить, что 54 % общей дисперсии расположено в первых 4 компонентах.

Таблица 2

Распределение общей дисперсии
по главным компонентам ловчей сети *S. Namata*

Компоненты	Общая дисперсия (%)
1	18,601
2	15,087
3	12,438
4	9,279

Результаты статистического факторного анализа представлены в табл. 3. Первая компонента выявляет связь размеров ловчей зоны с числом ловчих нитей, размерами свободной и центральной зон, числом витков в центральной зоне. Вторая компонента описывает взаимосвязь числа ловчих нитей с размерами ловчей зоны, длиной радиусов и, вероятно, зависит от размеров насекомых, которые используются при питании. Третья компонента включает в себя длину радиусов и расстояние между ловчими нитями. В четвертой компоненте наблюдается коррелятивное взаимодействие размеров центральной зоны с основными функциональными показателями сети: размерами ловчей зоны, числом ловчих нитей и расстоянием между ловчими нитями у представителей вида. В результате проведенного дисперсионного анализа выделено 54 % общей дисперсии взаимосвязанных показателей, в то время как 46 % дисперсии флуктуирует случайным образом.

Следовательно, ловчая сеть *S. Namata*, структурированная в пределах 54 процентов, существенно варьирует в нижней и боковых частях в зависимости от внешних условий. В первой, генетически детерминированной компоненте, наблюдается корреляция длин верхних показателей радиусов с верхней частью размеров ловчей зоны, количеством ловчих нитей, числом радиусов и верхней областью размеров центральной зоны. Выявленная зависимость обусловлена вертикальной асимметрией ловчей сети, нижняя часть которой существенно определяется комплексом биотопических условий.

Таблица 3

Распределение показателей ловчих сетей *S. hamata*
по главным компонентам

Переменная		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,399	0,167	0,388	0,082
Количество ловчих нитей	вверх	0,675*	0,292	0,125	0,452*
	вправо	0,695*	0,434*	0,379	0,107
	вниз	0,491*	0,498*	0,449*	0,246
	влево	0,322	0,654*	0,116	0,482*
Число радиусов		0,329	0,138	0,144	0,134
Размер центральной зоны	вверх	0,553*	0,211	0,338	0,527*
	вправо	0,624*	0,412*	0,149	0,274
	вниз	0,287	0,617*	0,127	0,413
	влево	0,179	0,499*	0,429*	0,446*
Размер свободной зоны	вверх	0,487*	0,051	0,264	0,296
	вправо	0,547*	0,333	0,139	0,209
	вниз	0,486*	0,429*	0,069	0,043
	влево	0,396	0,112	0,228	0,175
Размер ловчей зоны	вверх	0,714*	0,213	0,218	0,441*
	вправо	0,705*	0,453*	0,144	0,116
	вниз	0,524*	0,464*	0,286	0,395
	влево	0,298	0,624*	0,175	0,521*
Длина радиусов	вверх	0,566*	0,338	0,334	0,071
	вправо	0,333	0,300	0,663*	0,072
	вниз	0,156	0,412*	0,563*	0,109
	влево	0,051	0,558*	0,487*	0,098
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,041	0,062	0,372	0,215
	вправо	0,225	0,391	0,576*	0,361
	вниз	0,027	0,125	0,602*	0,108
	влево	0,144	0,178	0,312	0,495*

Примечания. Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с статистическими факторами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Действительно, во второй компоненте, обусловленной успешностью охоты или пищевой, находится группа взаимосвязанных показателей нижней и боковой асимметричной части ловчей сети. Длины боковых, нижних радиусов, боковых и нижних значений ловчей зоны, количество ловчих нитей в секторах и размеры центральной зоны. Необходимо отметить, что расстояние между ловчими нитями, зависящее от размеров насекомых коррелирует в правой и нижней части с длинами радиусов только в биотопических компонентах. В третьей и четвертой компонентах-биотопических, зависимых от особенностей местообитания, доминируют показатели асимметричности: правые, левые, нижние длины радиусов и расстояния между ловчими нитями: нижние и боковые.

Следовательно, поведение исследуемого вида пауков при строительстве ловчих сетей состоит из двух основных стратегий: первая консервативная, генетически детерминированная относится к построению верхней части паутины, вторая - вариабильная, существенно зависящая от размеров и количества попадаемых насекомых, внешних факторов характерных при построении нижней части паутины.

1.5. Структура ловчих сетей *Cyclosa conica*

Пауки вида *C. conica* (Pallas, 1772) относятся к немногочисленному роду *Cyclosa* (Menge, 1866), насчитывающему 5 видов на территории Российской Федерации (Михайлов, 1997). В Западной Сибири определены 2 вида. Вид *C. oculata* (Walckenaer, 1802) обнаружен в единственном экземпляре в окрестностях Иркутска. На территории Томской области обитает один описанный нами вид — *C. conica*. Изучением структуры сетей *C. conica* активно занимаются ученые (Tso, 1998) в связи с наличием в ловчих сетях ярко выраженных радиальных плотно заплетенных участков, так называемых стаблементов. Вопрос о том, являются ли данные структурные компоненты сети декоративным элементом, защитой от ветра или приспособлением для более эффективной поимки добычи, в настоящее время остается открытым.

Пауки вида *C. conica* небольшого размера (4,5–7,5 мм). Самки (5,3–7,5 мм) незначительно крупнее самцов (3,6–4,0 мм). Половая зрелость наступает в конце мая, июне, т.е. пауки зимуют в последних ювенильных стадиях. Окраска тела темная (рис. 4). Диагностическим признаком, характерным для вида, является брюшко, вытянутое в конусовидный бугор. Стенальный щит целиком черный, без желтых пятен по бокам. Головогрудь темно-коричневая, голова отделена от груди глубокой U-образной бороздой. На светлой поверхности брюшка находится черный крестообразный рисунок, ниже его — листовидный, с более светлой серединой и черными краями. Пауки вида *C. conica* располагают свои ловчие сети в глубине леса, на молодых темнохвойных породах и лиственных кустарниках, на небольшом расстоянии от земли, в среднеосвещенных (сомкнутость крон крупных деревьев 70–80 %) влажных местах. Основным источником пищи являются мелкие насекомые. Убежище отсутствует, в течение всего дня самки сидят в центре ловчей сети.



а



б

Рис. 4. *C. conica*: а — общий вид; б — расположение на ловчей сети

Ловчая сеть (рис.4) расположена практически вертикально над землей, угол наклона 88° , незначительно вытянута вниз. Общие размеры сети $17,9 \times 17$ см. Характерной особенностью ловчих сетей пауков данного вида является: длина радиусов 8,3–9,6 см, большое число ловчих нитей и радиусов при относительно небольших размерах ловчих сетей, что делает ее плотной и упругой. Отмеченные особенности ловчих сетей связаны с местообитанием пауков. Для ловчих сетей *C. conica* характерно число витков в центральной зоне, равное 13, небольшое расстояние между ловчими нитями, большое число радиусов, равное 42, и число ловчих нитей (30–33). В то же время отмечаются небольшие размеры ловчей, свободной зон и длины радиусов. Компактность и эффективность ловчих сетей в данном случае достигается увеличением числа радиусов, ловчих нитей и уменьшением размеров паутинового полотна. Центральная зона ловчей сети заплетена неклеящими нитями и является основным местом нахождения паука во время поимки добычи. Сеть *C. conica* характеризуется плотной и компактной центральной зоной (табл. 4), что связано с наличием большого числа витков, равных $13,0 \pm 0,7$, при сравнительно небольших общих размерах зоны: длина 2,8 см, ширина 2,8 см.

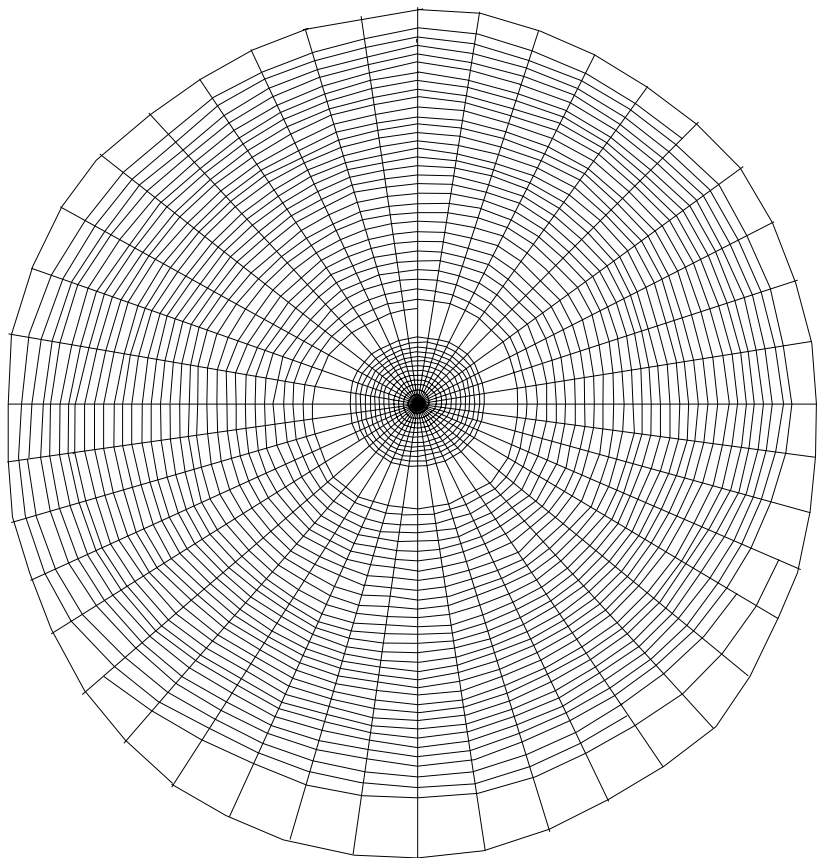


Рис. 5. Ловчая сеть *C. conica*

Свободная зона большая, четко выражена, незначительно вытянута вниз, что увеличивает прохождение воздуха и снижает нагрузку воздушных потоков на всю поверхность.

Таблица 4

Средние значения показателей ловчих сетей *C. conica*

Параметры структуры ловчей сети	Размеры показателей (см).
Число витков в центральной зоне	$13 \pm 0,7$

Размер центральной зоны	вверх	1,2 ± 0,1
	вправо	1,30 ± 0,08
	вниз	1,60 ± 0,10
	влево	1,50 ± 0,10
Размер свободной зоны	вверх	0,60 ± 0,05
	вправо	0,70 ± 0,06
	вниз	0,90 ± 0,10
	влево	0,80 ± 0,06
Число радиусов		42,00 ± 1,90
Длина радиусов	вверх	8,30 ± 0,50
	вправо	8,40 ± 0,60
	вниз	9,60 ± 0,50
	влево	8,60 ± 0,60
Размер ловчей зоны	вверх	6,10 ± 0,40
	вправо	5,50 ± 0,50
	вниз	6,10 ± 0,40
	влево	5,50 ± 0,40
Количество ловчих нитей	вверх	33,00 ± 1,80
	вправо	30,00 ± 2,00
	вниз	33,00 ± 3,20
	влево	32,00 ± 2,10
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,20 ± 0,01
	вправо	0,20 ± 0,01
	вниз	0,20 ± 0,01
	влево	0,20 ± 0,01
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		115 ± 12
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности (°)		88 ± 0,7

Ловчая зона, выполняющая главную функцию удержания и ловли насекомых, является основной функциональной частью сети. У пауков вида *C. conica* ловчая зона плотно заплетена ловчими нитями и радиусами. Ловчие нити паутины располагаются на минимальном расстоянии друг от друга ($0,20 \pm 0,01$ см), создают компактную и плотную упаковку, ориентированную на поимку мелких насекомых. Радиусы сети радиально расходятся из центра и имеют практически одинаковые размеры во всех направлениях. Сеть пауков вида *C. conica* небольшая по размерам, симметричная, имеет форму практически правильного диска, очень плотная, с большой ловчей зоной.

В связи с тем, что структура ловчей сети пауков отражает инстинктивный алгоритм поведения, представляет большой интерес исследование не только среднестатистических показателей, но и их взаимосвязи в процессе построения сети, т.е. выделение инстинктивно детерминированных и экологически лабильных, зависимых от условий среды показателей. Результаты дисперсионного анализа главных компонент (табл. 5) позволяют заметить, что 60 % общей дисперсии расположено в 4 компонентах, а 40 % являются случайными.

Таблица 5
Распределение общей дисперсии по главным компонентам
ловчих сетей *C. Conica*

Компоненты	Общая дисперсия (%)
1	27,527
2	13,785
3	11,847
4	8,188

Результаты статистического факторного анализа представлены в табл.6. Первая компонента, генетически детерминированная определяет плотность и компактность ловчей сети, которая выражается в корреляционных взаимосвязях между всеми показателями центральной зоны, количеством, длиной радиусов и размерами ловчей зоны. Вторая компонента- пищевая описывает взаимосвязь числа ловчих нитей и расстояния между ловчими нитями и зависит от размеров попадаемых насекомых. Третья и четвёртая компоненты, биотопические показывают зависимость между размерами центральной зоны и вариациями боковых изменений расстояний между ловчими нитями, размеров свободной зоны, длины верхних радиусов и количества ловчих нитей.

Таблица 6

Распределение показателей ловчих сетей *C. conica*
по главным компонентам

Переменная	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4	
Число витков в центральной зоне	0,434*	0,099	0,089	0,388	
Количество ловчих нитей	вверх	0,319	0,779*	0,015	0,428*
	вправо	0,408*	0,746*	0,159	0,318
	вниз	0,036	0,545*	0,418*	0,223
	влево	0,169	0,839*	0,282	0,042
Число радиусов	0,563*	0,004	0,394	0,156	
Размер центральной зоны	вверх	0,637*	0,276	0,448*	0,266
	вправо	0,472*	0,343	0,582*	0,279
	вниз	0,529*	0,277	0,419*	0,028
	влево	0,436*	0,307	0,428*	0,156
Размер свободной зоны	вверх	0,227	0,013	0,124	0,015
	вправо	0,360	0,280	0,024	0,412*
	вниз	0,408*	0,490*	0,079	0,591*
	влево	0,384	0,159	0,171	0,331
Размер ловчей зоны	вверх	0,824*	0,157	0,128	0,233
	вправо	0,816*	0,129	0,360	0,094
	вниз	0,789*	0,059	0,272	0,162
	влево	0,741*	0,136	0,414*	0,234
Длина радиусов	вверх	0,669*	0,134	0,048	0,418*
	вправо	0,833*	0,017	0,371	0,079
	вниз	0,814*	0,216	0,080	0,131
	влево	0,774*	0,151	0,313	0,211
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,289	0,548*	0,637*	0,263
	вправо	0,289	0,548*	0,637*	0,263
	вниз	0,033	0,412*	0,314	0,121
	влево	0,291	0,055	0,555*	0,063

Примечания. Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей со статистическими факторами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Следовательно, продуваемость паутины существенно зависит от количества ловчих нитей и длин радиусов верхней части. В структуре ловчих сетей *S. Conica* выявлено 60 % дисперсии взаимосвязанных показателей, в то время как неучтенная случайная дисперсия составляет 40 %. Необходимо отметить, что в первой, генетически детерминируемой, компоненте включено 27 %, т.е. половина всех взаимосвязанных показателей: длина радиусов, размеры ловчей зоны, число радиусов, вертикальные размеры центральной зоны. Наиболее выраженная зависимость наблюдается между длиной радиусов и размерами ловчей зоны, что и определяет плотную устойчивую структуру ловчей сети.

Во второй компоненте, пищевой отмечается хорошо выраженная зависимость между количеством ловчих нитей и расстояниями между ними, которые определяются размерам насекомых. Плотность ловчих секторов не зависит от длин радиусов, что указывает на незначительную зависимость структуры ловчей сети от воздействия внешних факторов.

В третьей и четвертой биотопических компонентах наблюдается взаимосвязь показателей размеров центральной зоны с верхними и боковыми расстояниями между ловчими нитями, что подтверждает существенную роль размеров стаблементов. Высокие коэффициенты корреляции характерны и для размеров свободной зоны. Следовательно, реализация стратегии охоты на мелких летающих насекомых предполагает построение плотных, компактных, небольших секторов. Снижение их парусности достигается расширением размеров свободной зоны.

1.6. Структура ловчих сетей *Larinioides cornutus*

Пауки вида *L. cornutus* (Clerck, 1757), являясь типичными кругопрядами, плетут структурные ловчие сети. Из-за большой общности диагностических признаков долгое время не выделяли отдельно род *Larinioides* и *L. cornutus* относили к роду *Araneus* (Clerck, 1758). Род *Larinioides* (Caporiacco, 1934), включающий вид *L. cornutus*, на территории Российской Федерации представлен 6 видами. Четыре вида обнаружены в Томской области (Лукьянцев, 1999).

Половая зрелость у пауков наступает в июне – сентябре. Ловчие сети плетут в ночное время суток. Размеры тела паука колеблются в пределах 7,0–13,0 мм. Самки (10–13 мм) незначительно крупнее самцов (7–8 мм). Окраска тела может варьировать от темно-коричневой до черной. Головогрудь красновато-коричневая. Стернум коричневый, концы бедер и колен темно-коричневые. Брюшко желтое с черным или темно-коричневым рисунком, состоящим в верхней части из двух скобообразных пятен по бокам и одного лежащего у основания брюшка. На второй половине брюшка со спинной стороны рисунок переходит в листообразный.

Представители данного вида распространены в умеренных климатических широтах. Предпочитают места с повышенной влажностью, обитают на заливных лугах, около воды. Сети строят на кустарниковой и разнотравной растительности. Из травы и паутины строят специальные убежища, соединенные с центром сигнальной нитью, в которых прячутся в течение всего дня. Восстановление сети происходит поздно вечером, с наступлением первых сумерек.



a



б

Рис. 6. *L. cornutus*: *a* — общий вид; *б* — убежище

Характерной особенностью ловчих сетей *L. cornutus* является их эластичность и определенная рыхлость, что объясняется расположением сетей на открытых продуваемых пространствах и на тонких неустойчивых объектах прикрепления: злаки, травянистая растительность. Сети расположены под углом наклона в 25–30°, что также обусловлено местом расположения сетей. Общие размеры сети 28,1 × 28,5 см.

Сеть *L. cornutus* (рис. 7) достаточно компактная с практически симметричной дисковидной структурой, без резко выраженной асимметрии, характерной для большинства видов семейства *Araneidae* (табл. 7). Ловчие сети располагаются, на высоте одного метра от земли. Центральная зона четко выражена, состоит из 5 витков, что является диагностическим признаком вида, большая свободная зона с явно выраженной нижней асимметрией.

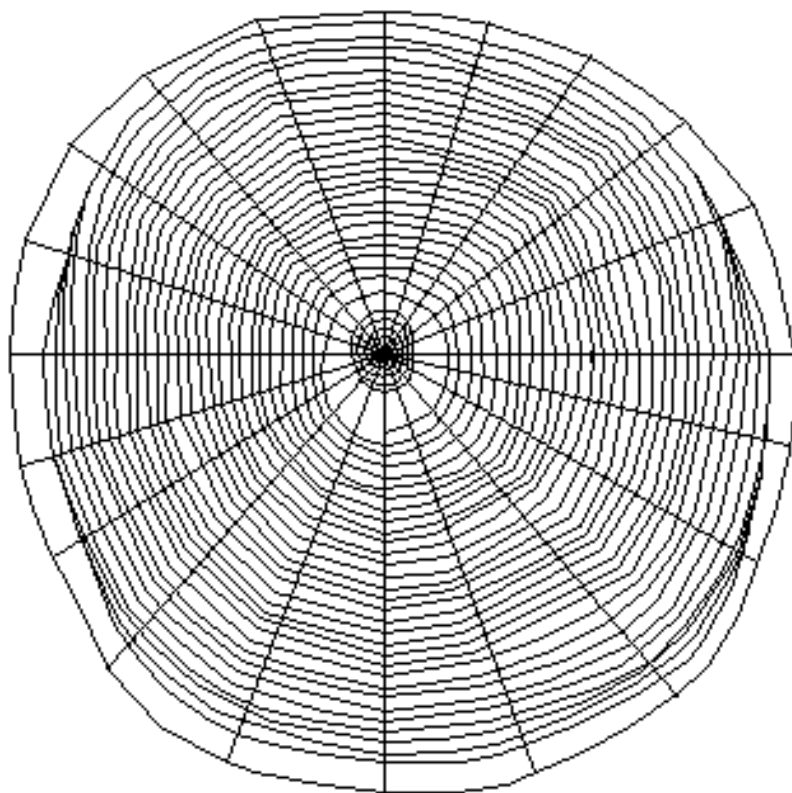


Рис. 7. Ловчая сеть *L. cornutus*

Таблица 7. Средние значения показателей ловчих сетей *L. Cornutus*, половозрелые самки.

Показатели структуры ловчей сети		Значения показателей.
Число витков в центральной зоне		$5 \pm 0,6$
Размер центральной зоны	вверх	$1,5 \pm 0,9$
	вправо	$1 \pm 0,2$
	вниз	$1,4 \pm 0,3$
	влево	$1,2 \pm 0,2$
Размер свободной зоны	вверх	$0,8 \pm 0,1$
	вправо	$1,2 \pm 0,1$
	вниз	$1,4 \pm 0,2$
	влево	$1 \pm 0,09$
Число радиусов		$20 \pm 1,7$
Длина радиусов	вверх	$12,1 \pm 2$
	вправо	$14,5 \pm 1,6$
	вниз	$15,6 \pm 1,6$
	влево	$14 \pm 1,8$
Размер ловчей зоны	вверх	$9,4 \pm 1,4$
	вправо	$11,4 \pm 1,6$
	вниз	$11,7 \pm 1,2$
	влево	$10 \pm 1,2$
Количество ловчих нитей	вверх	$25 \pm 2,2$
	вправо	28 ± 3
	вниз	$29 \pm 2,8$
	влево	$27 \pm 2,6$
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,4 \pm 0,1$
	вправо	$0,4 \pm 0,1$
	вниз	$0,4 \pm 0,1$
	влево	$0,4 \pm 0,1$
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		$113 \pm 7,3$
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.		$72 \pm 14,2$

Ловчая зона сетей исследуемого вида симметричная, ловчие нити расположены на достаточно большом расстоянии друг от друга (0,4–0,5 мм), что позволяет сети при порывах ветра не подвергаться значительным нарушениям. Радиусы в количестве 20 радиально расходятся из центра и имеют практически одинаковые размеры по всем направлениям, что связано с месторасположением сетей. Можно отметить аналогичность ловчих сетей пауков вида *L. cornutus* с ловчими сетями представителей семейства *Tetragnata extensa*, что, вероятно, обусловлено экологическими условиями мест обитания, в частности расположением сетей на травянистой растительности в околородных активно обдуваемых биотопах.

Результаты дисперсионного анализа главных компонент (табл. 8) позволяют заметить, что 70 % дисперсии расположено в первых 4 компонентах, а 30 % являются случайными.

Таблица 8

Распределение общей дисперсии по главным компонентам
ловчих сетей *L. Cornutus*

Компоненты	Общая дисперсия (%)
1	27,053
2	20,740
3	12,184
4	9,790

Результаты статистического факторного анализа представлены в табл. 9. Первая компонента, наследственная определяет видовые особенности структуры ловчей сети и объединяет показатели ловчей зоны, длину радиусов, размеры ловчей зоны, размеры свободной зоны, что указывает на доминирующее место ловчей зоны в структуре паутины. Вторая компонента -пищевая описывает взаимосвязь между количеством ловчих нитей, расстояниями между ними, числом радиусов, размерами центральной зоны и зависит от размеров попадающих насекомых. Третья и четвёртая компоненты – биотопические описывают взаимосвязь между боковыми размерами ловчей зоны, числом радиусов вариациями в центральной зоне и рассматриваются в качестве вариабильных элементов при внешних воздействиях.

Таблица 9

Распределение показателей ловчих сетей *L. cornutus*
по главным компонентам

Показатели		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,170	0,614*	0,354	0,508*
Количество ловчих нитей	вверх	0,560*	0,419*	0,493*	0,248
	вправо	0,571*	0,541*	0,103	0,259
	вниз	0,222	0,750*	0,358	0,055
	влево	0,544*	0,479*	0,244	0,402*
Число радиусов		0,145	0,665*	0,442*	0,038
Размер центральной зоны	вверх	0,169	0,016	0,744*	0,414*
	вправо	0,432*	0,681*	0,407*	0,119
	вниз	0,460*	0,630*	0,235	0,246
	влево	0,321	0,581*	0,560*	0,140
Размер свободной зоны	вверх	0,425*	0,476*	0,204	0,380
	вправо	0,695*	0,207	0,033	0,001
	вниз	0,609*	0,080	0,216	0,352
	влево	0,258	0,131	0,017	0,179
Размер ловчей зоны	вверх	0,702*	0,346	0,283	0,343
	вправо	0,807*	0,336	0,147	0,183
	вниз	0,701*	0,083	0,252	0,210
	влево	0,700*	0,106	0,295	0,431*
Длина радиусов	вверх	0,673*	0,307	0,289	0,362
	вправо	0,846*	0,294	0,239	0,113
	вниз	0,637*	0,278	0,123	0,301

	влево	0,618*	0,207	0,436*	0,301
Расстояние между ловчими нитеями	вверх	0,341	0,598*	0,037	0,563*
	вправо	0,462*	0,749*	0,142	0,009
	вниз	0,442*	0,543*	0,054	0,582*
	влево	0,258	0,569*	0,580*	0,271

Примечания. Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Анализ среднестатистических результатов структуры ловчих сетей *L. cognatus* с использованием метода главных компонент позволяет считать, что не более 30% поведенческих элементов строительной деятельности пауков закреплены наследственно. В пределах 40% поведение изменяется в зависимости от уловистости насекомых и 30% случайных элементов поведения составляют неконтролируемую изменчивость, возможно используемой в процессах видообразования.

1.7. Структура ловчих сетей *Larinioides patagiatus*

Пауки вида *L. patagiatus* (Clerck, 1758), являясь типичными кругопрядами, плетут структурированные ловчие сети. Ловчая сеть *L. patagiatus* имеет характерную структуру, типичную для данного вида пауков. Род *Larinioides* (Sarogiacco, 1934), включающий вид *L. patagiatus*, на территории Российской Федерации представлен 6 видами. Четыре вида описаны в Томской области (Лукунящев, 1999).

Половозрелые особи рассматриваемого вида появляются с середины июня и функционируют до начала сентября. Размеры тела паука колеблются в пределах 8–10 мм. Самки (8–11 мм) незначительно крупнее самцов (7–8 мм). Основная окраска тела и ног красновато-коричневая. Головогрудь красновато-коричневая, без темной продольной полосы. Стерnum коричневый, голень и 3-я предлапка в середине с темным кольцом. Брюшко желтовато-коричневое с темно-коричневым листовидным рисунком посередине. Листовидный рисунок может быть более светлым в срединной части брюшка.



Рис. 8. Общий вид *L. patagiatus*

Представители данного вида распространены в умеренных климатических широтах. Обитают вдоль дорог, на балках мостов, на луговой растительности. Предпочитают кустарниково-древесный ярус, нередко встречаются в местах с повышенной влажностью, около воды. Строят убежища в виде перевернутых паутиных воронок в верхней части сети, соединенные с центром сигнальной нитью, в кото-

рых прячутся в течение всего дня. Восстановление сети происходит поздно вечером, с наступлением первых сумерек.

Ловчие сети *L. patagiatus* (рис. 9) компактные, правильной овальной формы с незначительной асимметрией вниз. Для них характерна определенная рыхлость ловчей зоны, что объясняется расположением сетей на открытых продуваемых пространствах. Сети расположены практически перпендикулярно поверхности земли (угол наклона составляет 92°). Общие размеры сети $31,7 \times 27,6$ см. Для сетей *L. patagiatus* характерно большое количество ловчих нитей, создающих обширную плотную ловчую зону, оптимальную для ловли как мелких, так и средних по размерам насекомых (табл. 10). Центральная зона четко выражена, достаточно крупная по размерам, имеет правильную округлую форму, состоит из 5 витков, что является диагностическим признаком данного вида. Свободная зона вытянута вниз и влево. Общие размеры $(1,0 \pm 0,1) \times (1,2 \pm 0,2)$ см. Ловчая зона пауков вида *L. patagiatus* относительно большая по размерам (10,8–14,0 см), благодаря длинным радиальными нитями (13,5–17,2 см). Для сети характерно расстояние между ловчими нитями равное 0,3–0,4 см, число радиусов, равное 23, и количество ловчих нитей 30–33. Ловчие нити расположены на расстоянии друг от друга, что позволяет сети при порывах ветра не подвергаться значительным нарушениям и ловить насекомых средних размеров. Радиусы в количестве 23 радиально расходятся из центра и значительно вытянуты книзу. Для сетей данного вида пауков характерно сравнительно небольшое количество радиусов при большом количестве ловчих нитей. В результате создается плотная, но эластичная сеть со значительной нижней асимметрией, оптимальная для мест обитания паука в разреженных придорожных или околоводных участках, подвергающихся частым порывам ветра.

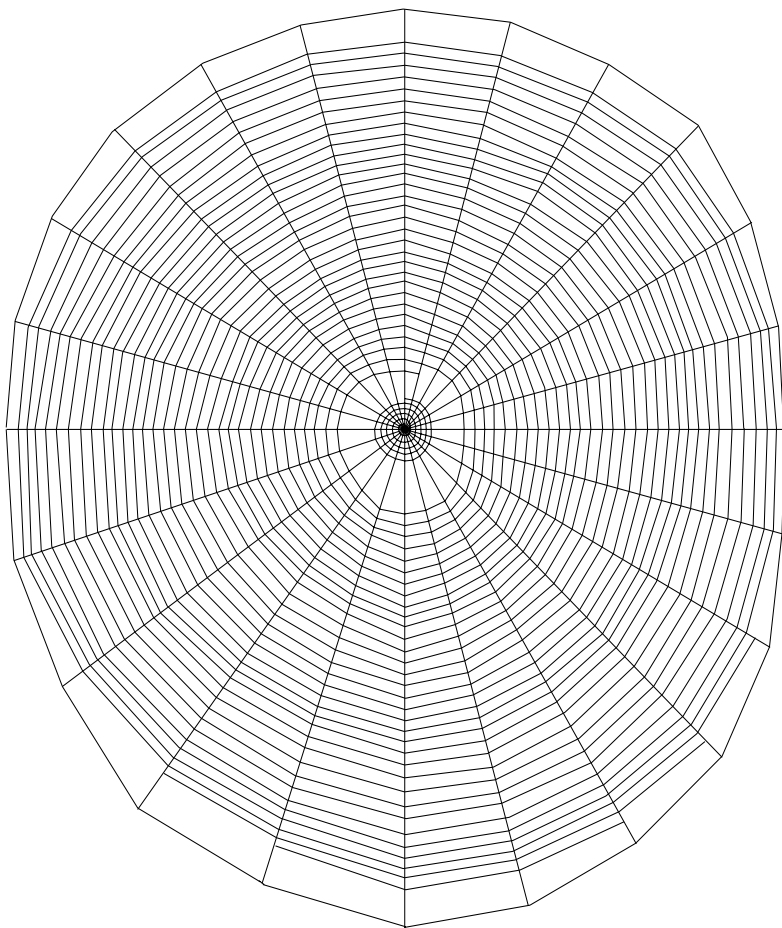


Рис. 9. Ловчая сеть *L. patagiatus*

Таблица 10

Средние значения показателей ловчих сетей *L. patagiatus*

Показатели структуры ловчей сети		Размеры показателей (см).
Число витков в центральной зоне		$5 \pm 0,30$
Размер центральной зоны	вверх	$0,90 \pm 0,20$
	вправо	$0,90 \pm 0,10$
	вниз	$1,10 \pm 0,30$
	влево	$1,10 \pm 0,20$
Размер свободной зоны	вверх	$1,00 \pm 0,10$
	вправо	$1,20 \pm 0,20$
	вниз	$1,80 \pm 0,30$
	влево	$1,30 \pm 0,30$
Число радиусов		23 ± 2
Длина радиусов	вверх	$14,50 \pm 2,10$
	вправо	$13,50 \pm 1,50$
	вниз	$17,20 \pm 2,00$
	влево	$14,10 \pm 1,60$
Размер ловчей зоны	вверх	$12,00 \pm 2,20$
	вправо	$10,80 \pm 1,40$
	вниз	$14,00 \pm 1,80$
	влево	$11,20 \pm 1,40$
Количество ловчих нитей	вверх	$31 \pm 3,50$
	вправо	$30 \pm 2,90$
	вниз	$33 \pm 3,30$
	влево	31 ± 3
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,40 \pm 0,04$
	вправо	$0,30 \pm 0,03$
	вниз	$0,30 \pm 0,03$
	влево	$0,30 \pm 0,04$
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		$117 \pm 12,2$
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.		92 ± 11

Анализ главных компонент выявил распределение дисперсии в показателях ловчих сетей пауков вида *L. patagiatus*: 77 % общей дисперсии сосредоточено в первых 4 компонентах, 27 % являются случайными (табл. 11).

Таблица 11

Распределение общей дисперсии по главным компонентам
ловчих сетей *L. patagiatus*

Компоненты	Общая дисперсия (%)
1	36,789
2	22,349
3	11,566
4	6,628

Таблица 12

Структура распределения главных компонент
в ловчих сетях *L. patagiatus*

Показатели		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,132	0,588*	0,069	0,405*
Количество ловчих нитей	вверх	0,527*	0,628*	0,480*	0,038
	вправо	0,425*	0,489*	0,591*	0,136
	вниз	0,426*	0,647*	0,266	0,359
	влево	0,493*	0,592*	0,469*	0,181
Число радиусов		0,196	0,521*	0,402*	0,378
Размер центральной зоны	вверх	0,210	0,795*	0,481*	0,038
	вправо	0,180	0,709*	0,479*	0,169
	вниз	0,119	0,783*	0,564*	0,118
	влево	0,002	0,787*	0,568*	0,008
Размер свободной зоны	вверх	0,119	0,422*	0,307	0,269
	вправо	0,436*	0,547*	0,319	0,366
	вниз	0,645*	0,129	0,449*	0,282
	влево	0,372	0,634*	0,449*	0,345
Размер ловчей зоны	вверх	0,769*	0,409*	0,273	0,149
	вправо	0,809*	0,021	0,126	0,319
	вниз	0,887*	0,122	0,224	0,233
	влево	0,881*	0,187	0,032	0,094
Длина радиусов	вверх	0,789*	0,324	0,267	0,095
	вправо	0,810*	0,079	0,078	0,279
	вниз	0,854*	0,009	0,215	0,390
	влево	0,892*	0,094	0,195	0,126
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,764*	0,153	0,046	0,244
	вправо	0,751*	0,179	0,166	0,431*
	вниз	0,760*	0,455*	0,113	0,040
	влево	0,507*	0,384	0,059	0,395

Примечание. Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Первая компонента, наследственная определяет регулирующее значение в структуре и размерах паутины длин радиусов, которые коррелируют со всеми по-

казателями ловчей зоны: числом ловчих нитей, расстояниями между ловчими нитями, размерами ловчей зоны и определяют размеры и компактность ловчей сети. Вторая компонента, пищевая описывает взаимосвязь между количеством ловчих нитей в секторе числом радиусов, размерами центральных и свободных зон. Определяющим во второй компоненте является количество ловчих нитей, которые формируют ловчую зону независимо от длин радиусов и расстояний между ловчими нитями. Третья и четвёртые биотопические компоненты объединяют показатели размеров центральной, верхних и боковых показателей количества ловчих нитей в секторе, размеров ловчей зоны, свободных зон и числа радиусов. Следовательно, в поведении исследуемого вида пауков совокупность показателей элементов поведения биотопической составляющей наиболее лабильны и зависят от влияния внешних факторов окружающей среды.

1.8. Структура ловчих сетей *Araneus marmoreus*

Пауки вида *A. marmoreus* (Clerck, 1758) относятся к самому обширному роду кругопрядов *Araneus* (Clerck, 1758), насчитывающему 41 вид на территории России (Михайлов, 1997). В Западной Сибири обитает порядка 24 видов. В Томской области обнаружено 7 видов (Лукиянцев, 1999). *A. marmoreus*, как и *A. diadematus* - одни из наиболее хорошо изученных видов в семействе *Araneidae*. Повсеместная распространённость и хорошо заметные сети значительно облегчают изучение данного вида в полевых условиях.

Самки пауков *A. marmoreus* являются классическим объектом исследований ловчих сетей кругопрядов. Первые половозрелые особи появляются со второй половины июля. Плетут сети в ранние утренние часы. Неполовозрелые пауки располагаются в центре сети, в то время как половозрелые самки делают убежища в виде свернутых листьев деревьев, связанных с центром сигнальной нитью. Размеры тела паука составляют в длину 10–15 мм. Самки (12–15 мм) значительно крупнее самцов (6,5–9,5 мм), характеризуются более длинным жизненным циклом и плетением ловчей сети в течение всей жизни. Особенностью пауков вида *A. marmoreus* является цветовой полиморфизм. Выделяют две основные морфы (рис. 10).





a

б

Рис. 10. Цветовой полиморфизм *A. marmoreus*:
a — *var marmoreus*; *б* — *var pyramidatus*

Пауки *A. marmoreus* (*var marmoreus*), обитают преимущественно на лиственных породах деревьев. Окраска брюшка яркая, желтого или оранжевого цвета с крестообразным рисунком и темным коричневым пирамидообразным рисунком. Головогрудь коричнево-желтая с продольной коричневой полосой. Лапки коричневые с поперечными темными полосками на сочленениях.

Пауки *A. marmoreus* (*var pyramidatus*) распространён в глубине смешанных лесах, устраивает ловчие сети, как на лиственных, так и на хвойных породах деревьев. Головогрудь коричнево-желтая с продольной коричневой полосой. Стренум коричневый. Брюшко сверху серого цвета с нерезко выраженным крестообразным рисунком белого цвета, во второй его половине в центре темно-коричневая пирамидка, окаймленная белой полосой.

Для ловчих сетей пауков *A. marmoreus* характерно практически вертикальное расположение их над землей (угол наклона $(88,0 \pm 2^\circ)$), значительная асимметрия сети вниз и относительно крупные размеры (рис. 11). Сети, как правило, располагаются на среднеосвещенных участках в глубине леса на высоте 1–1,5 м от поверхности земли. Ловчая сеть *A. marmoreus* является классической, эталонной: все компоненты сети четко выражены, наблюдается нижняя пространственная асимметрия, сеть предназначена для ловли насекомых средних и мелких размеров (табл. 13).

Центральная зона ловчей сети крупная, симметричной формы, с незначительной асимметрией вниз состоит из 7 витков, что является диагностическим признаком вида. Свободная зона также достаточно большая, правильной овальной формы с незначительной асимметрией вниз и влево. Ловчая зона плотная, большая по размерам, со значительной нижней асимметрией, состоит из большого числа ловчих нитей, располагающихся на расстоянии друг от друга: $(0,30 \pm 0,02)$, $(0,40 \pm 0,03)$ см, что, вероятно, связано с размерами насекомых (комары, насекомые средних размеров), составляющих основу кормовой базы пауков. Разница в размерах верхней и нижней части ловчей зоны связана с наличием убежища в верхней части сети и практически вертикальным расположением сети относительно земли. Характерная асимметрия позволяет пауку эффективно достигать добычу, попавшую в функциональную нижнюю часть ловчей зоны. Радиусы в количестве 26 радиально расходятся из центра и значительно удлинены книзу. В целом можно отметить значительные размеры радиусов, что, вероятно, связано с расположением сетей на древесной растительности.

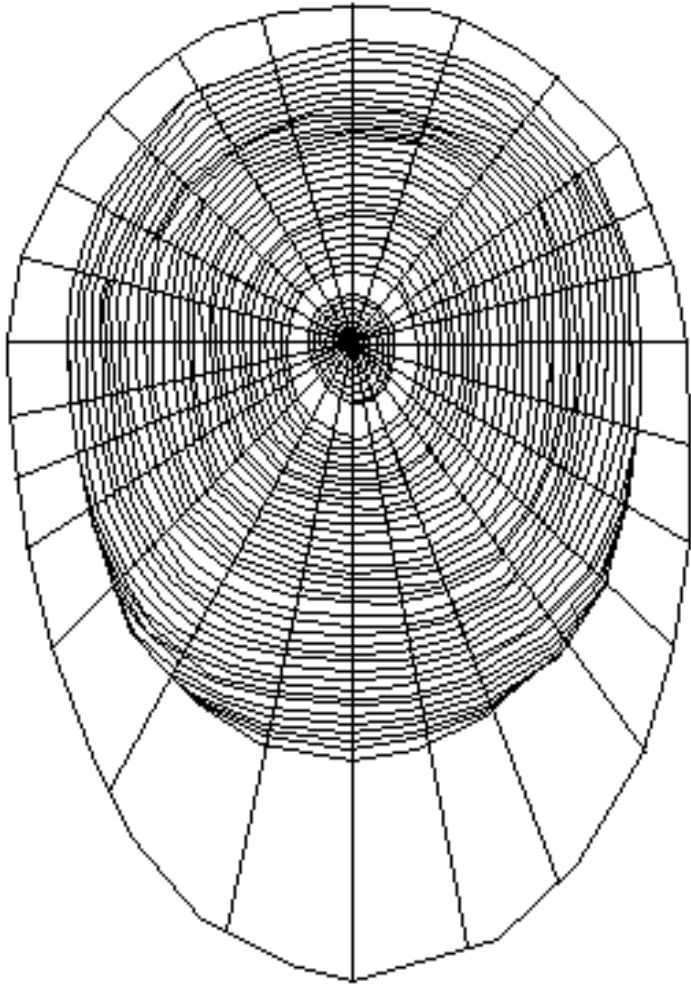


Рис. 11. Ловчая сеть *A. marmoreus*

Таблица 13

Средние значения показателей ловчих сетей *A. marmoreus*

Показатели структуры ловчей сети		Значения показателей (см).
Число витков в центральной зоне		$7 \pm 0,2$
Размер центральной зоны	вверх	$2,10 \pm 0,1$
	вправо	$1,90 \pm 0,1$
	вниз	$2,60 \pm 0,10$
	влево	$1,90 \pm 0,1$
Размер свободной зоны	вверх	$0,90 \pm 0,1$
	вправо	$1,10 \pm 0,2$
	вниз	$1,40 \pm 0,10$
	влево	$0,90 \pm 0,10$
Число радиусов		$26 \pm 0,90$
Длина радиусов	вверх	$14,40 \pm 0,70$
	вправо	$14,80 \pm 0,60$
	вниз	$19,60 \pm 0,70$
	влево	$15 \pm 0,70$
Размер ловчей зоны	вверх	$10,20 \pm 0,60$
	вправо	$9,60 \pm 0,50$
	вниз	$13,80 \pm 0,70$
	влево	$9,60 \pm 0,60$
Количество ловчих нитей	вверх	$27 \pm 1,70$
	вправо	$30 \pm 1,80$
	вниз	$39 \pm 1,90$
	влево	$31 \pm 1,80$
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,40 \pm 0,03$
	вправо	$0,30 \pm 0,02$
	вниз	$0,40 \pm 0,02$
	влево	$0,30 \pm 0,02$
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		$125 \pm 5,9$
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности		$88 \pm 2,3$

Статистический факторный анализ с использованием метода главных компонент позволил выделить четыре компоненты, определяющие структуру ловчих сетей *A. marmoreus* (табл. 14).

Выделенные компоненты ловчих сетей *A. marmoreus* в березовом биотопе включают 73% общей дисперсии, неучтённая дисперсия составляет 27%.

Таблица 14

Распределение общей дисперсии по главным компонентам
в ловчих сетях *A. marmoreus*

Компоненты	Общая дисперсия (73 %)
1	29,5
2	27,2
3	9,8
4	6,4

Результаты статистического анализа полученных результатов представлены в табл. 15. В первой, наследственной компоненте наблюдается взаимосвязь длин радиусов и размеров ловчей зоны с расстоянием между ловчими нитями, что указывает на доминирующую роль ловчей зоны в структуре сети. Вторая компонента, пищевая объединяет число радиусов, количество ловчих нитей и расстояние между ловчими нитями. Данный фактор определяется количеством ловчих нитей в секторе и числом радиусов. Третий фактор включает размеры центральной и свободной зоны.

Таблица 15

Распределение показателей ловчих сетей *A. marmoreus*
по главным компонентам

Показатели		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,098	0,235	0,401*	0,339
Количество ловчих нитей	вверх	0,217	0,889*	0,177	0,201
	вправо	0,131	0,863*	0,189	0,059
	вниз	0,308	0,856*	0,053	0,016
	влево	0,326	0,834*	0,046	0,164
Число радиусов		0,144	0,718*	0,148	0,192
Размер центральной зоны	вверх	0,475*	0,165	0,559*	0,265
	вправо	0,381	0,300	0,664*	0,238
	вниз	0,401*	0,104	0,657*	0,362
	влево	0,371	0,306	0,654*	0,254
Размер свободной зоны	вверх	0,417*	0,441*	0,268	0,459*
	вправо	0,205	0,372	0,247	0,525*
	вниз	0,505*	0,529*	0,244	0,457*
	влево	0,398	0,505*	0,313	0,451*

Переменная		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Размер ловчей зоны	вверх	0,791*	0,234	0,274	0,090
	вправо	0,755*	0,110	0,327	0,079
	вниз	0,898*	0,027	0,207	0,091
	влево	0,877*	0,076	0,200	0,041
Длина радиусов	вверх	0,824*	0,240	0,109	0,103
	вправо	0,643*	0,340	0,139	0,166
	вниз	0,809*	0,062	0,032	0,134
	влево	0,731*	0,278	0,152	0,102
Расстояние	вверх	0,521*	0,704*	0,094	0,194

между ловчими нитями	вправо	0,484*	0,755*	0,067	0,131
	вниз	0,504*	0,742*	0,184	0,133
	влево	0,513*	0,707*	0,157	0,200

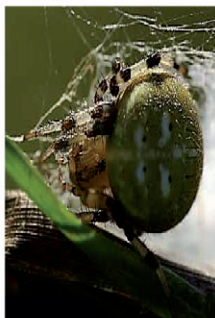
Примечания. Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Первая компонента наследственная, определяющая целостность и пространственную конфигурацию структуры ловчей сети, отражает зависимость размеров ловчей зоны, расстояний между ловчими нитями, верхних и нижних размеров свободной зоны от длин радиусов. Вторая компонента, пищевая, выявляет взаимозависимость между числом радиусов, количеством ловчих нитей в секторе, расстоянием между ловчими нитями и размерами свободной зоны, которые зависят от количества и размеров попадаемых насекомых. В третьей и четвертой компонентах, биотопических локализуются зависимости в центральной и свободной зонах, которые не существенно зависят от внешних условий.

Вероятно, в случае неблагоприятных внешних условий пауки меняют местообитания. Таким образом, ловчие сети *A. Marmogeus* характеризуются повышенной изменчивостью показателей ловчей зоны в зависимости от попадаемости в них насекомых. В меньшей степени изменения зависят от внешних условий.

1.9. Структура ловчих сетей *Araneus quadratus*

Пауки вида *A. quadratus* (Clerck, 1758) относятся к самому обширному роду кругорядов *Araneus*. Половая зрелость у пауков наступает во второй половине лета. *A. Quadratus* строят свои сети в ранние утренние часы. Размеры тела животных колеблются в пределах 8–17 мм. Самки вырастают до 17 мм, в два раза крупнее самцов (до 10 мм). Брюшко округлое, сильно варьирует по цвету, может быть желтое, зеленое, красное или коричневое. Для пауков данного вида характерна определенная мимикрия: они меняют окраску брюшка в зависимости от места обитания и преобладания того или иного цвета в биотопе. На брюшке хорошо заметны четыре крупных белых пятна с черными точками внутри, которые определили видовое название паука - четырехугольный. Кроме основных пятен, по брюшку разбросано несколько более мелких белых пятен и полосок. Самцы обычно коричневые в белых пятнах. Головогрудь с дорзальной стороны светлорыжевато-коричневая с продольной темной полосой посередине, на ходильных ногах отчетливые темные поперечные полосы в местах сочленений (рис. 12).



а



б

Рис. 12. *A. quadratus*: а — общий вид; б — убежище

Пауки рассматриваемого вида широко распространены в умеренных климатических широтах и в Западной Сибири. Обитают на лугах, полях, пустошах. Сети строят на небольшом расстоянии от земли на травянистой растительности. Из травы и паутины пауки вида *A. quadratus* строят специальные убежища, соединенные с центром сигнальной нитью, в которых прячутся в течение всего дня. Ловчие сети *A. quadratus* (рис. 13) крупные, вытянутые вниз, расположены под стандартным для большинства видов рода *Araneus* углом в 20° (угол наклона $(110 \pm 2,5)^\circ$). Сети строятся на небольшом расстоянии от земли и в отличие от сетей *L. cornutus*, обитающих на аналогичных биотопах, более плотные, асимметричные книзу, крупные и жестко структурированные. Характерной особенностью этого вида пауков является строительство сетей, как самками, так и самцами. У самцов сети более мелкие, расположенные непосредственно над землей. Общие размеры сети $32,8 \times 33,7$ см. Сеть *A. quadratus* имеет типичную для всего рода *Araneus* структуру, однако можно выделить явную асимметрию сети вниз и вправо, что выражается в удлинении радиусов, увеличении количества ловчих нитей и размеров ловчей зоны (табл. 16). Центральная зона ловчей сети четко выражена с нижней асимметрией, состоит из 6 витков, что служит диагностическим признаком вида. За центральной областью следует небольшая, по сравнению с общими размерами сети, симметричной овальной формы свободная зона $((1 \pm 0,1) \times (1,2 \pm 0,2)$ см). Ловчая область паутины слегка вытянута вниз и вправо, ловчие нити расположены на значительном расстоянии друг от друга (0,5 мм), что, вероятно, связано как с крупными размерами паука, так и с основой кормовой базы (кузнечики, крупные жесткокрылые). Разница в размерах верхней части ловчей зоны и нижней обычно составляет не более 7–10 ловчих нитей, что не приводит к значительной асимметрией и связано с тем, что убежище, как правило, строится не над ловчей сетью, а сбоку и извлечение добычи удобно в любой части сети.

Радиусы в количестве 23 радиально расходятся из центра и значительно удлиняются вниз и вправо. Для данного вида характерно сравнительно небольшое количество радиусов, например, *A. nordmanni* — 40, *A. quadratus* — 36 радиусов.

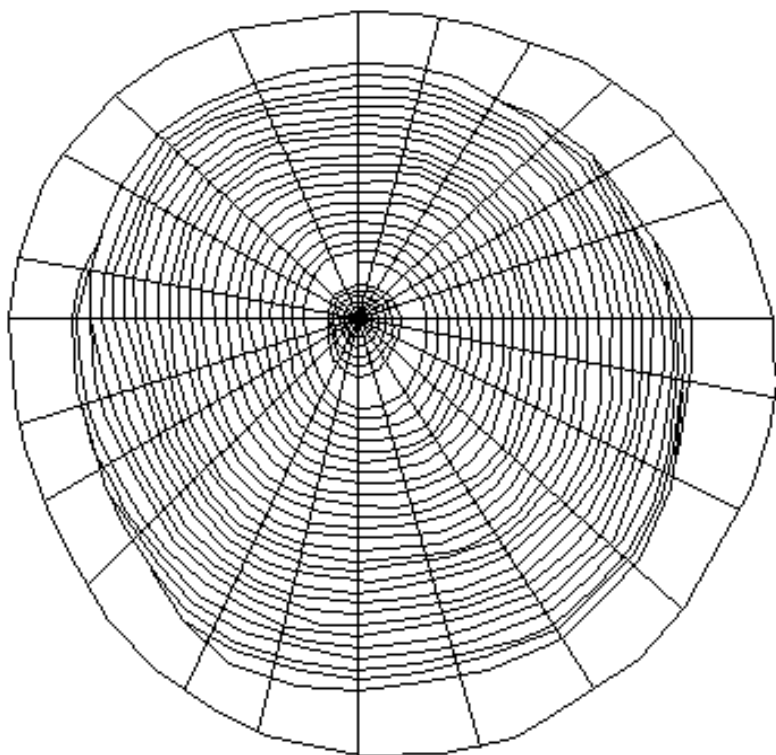


Рис. 13. Ловчая сеть *A. quadratus* (половозрелые самки)

Таблица 16

Средние значения показателей ловчих сетей *A. quadratus*,
половозрелые самки.

Показатели структуры ловчих сетей		Размеры показателей(см).
Число витков в центральной зоне		$6 \pm 0,3$
Размер центральной зоны	вверх	$1,40 \pm 0,1$
	вправо	$1,80 \pm 0,1$
	вниз	$2,60 \pm 0,1$
	влево	$1,30 \pm 0,1$
Размер свободной зоны	вверх	$1 \pm 0,5$
	вправо	$1,20 \pm 0,2$
	вниз	$1,30 \pm 0,2$
	влево	$1,10 \pm 0,1$
Число радиусов		$23,00 \pm 1,3$
Длина радиусов	вверх	$13,40 \pm 1,1$
	вправо	$18,50 \pm 1,6$
	вниз	$19 \pm 1,3$
	влево	$15,20 \pm 1,2$
Размер ловчей зоны	вверх	$8,60 \pm 1,8$
	вправо	$11,40 \pm 1,9$
	вниз	$12,40 \pm 1$
	влево	$10,20 \pm 1$
Количество ловчих нитей	вверх	$19 \pm 1,80$
	вправо	25 ± 2
	вниз	26 ± 2
	влево	$21 \pm 2,10$
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,50 \pm 0,03$
	вправо	$0,50 \pm 0,03$
	вниз	$0,50 \pm 0,03$
	влево	$0,50 \pm 0,03$
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		$75 \pm 5,7$
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.		$110 \pm 2,5$

На основании проведённого статистического анализа методом главных компонент показателей ловчих сетей пауков вида *A. Quadratu* показано, что 62 % общей дисперсии, находится в первых 4 компонентах (табл. 17) и 38% относятся к случайным взаимодействиям.

Таблица 17

Распределения общей дисперсии по главным компонентам
ловчей сети *A. Quadrates*

Компоненты	Общая дисперсия (%)
1	35,10
2	10,94
3	9,26
4	7,17

Результаты статистического анализа представлены в табл. 18. Первая компонента, наследственная указывает на взаимосвязь радиусов и ловчей зон. Объединяет такие диагностически важные показатели, как число витков и размеры центральной зоны, с основными структурообразующими показателями сети: длины и число радиусов, размеры ловчей зоны, количество ловчих нитей, что указывает на высокую структурированность ловчей сети. Вторая компонента, пищевая автономно определяет расстояния между ловчими нитями и коррелирует с боковыми показателями ассиметрии ловчей и свободной зоны. Третья и четвёртая компоненты биотопические зависят от внешних условий: ветренности, влажности среды. Определяют взаимосвязь вертикальных размеров ловчих сеток: верхних и нижних показателей центральной, ловчих зон, расстояниями между ловчими нитями и составляют 16% общей дисперсии.

Таблица 18

Распределение показателей ловчих сетей *A. quadratus*
по главным компонентам

Показатели		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,751*	0,085	0,095	0,288
Количество ловчих нитей	вверх	0,863*	0,233	0,037	0,162
	вправо	0,836*	0,131	0,098	0,268
	вниз	0,808*	0,243	0,103	0,192
	влево	0,853*	0,270	0,053	0,104
Число радиусов		0,819*	0,219	0,106	0,102
Размер центральной зоны	вверх	0,575*	0,125	0,423*	0,208
	вправо	0,696*	0,103	0,032	0,155
	вниз	0,606*	0,134	0,430*	0,198
	влево	0,692*	0,104	0,038	0,165

Показатели		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Размер свободной зоны	вверх	0,075	0,656*	0,119	0,286
	вправо	0,117	0,369	0,395	0,466*
	вниз	0,381	0,396	0,188	0,559*
	влево	0,044	0,602*	0,224	0,258
Размер ловчей зоны	вверх	0,642*	0,207	0,549*	0,008
	вправо	0,738*	0,256	0,382	0,250
	вниз	0,615*	0,159	0,518*	0,114
	влево	0,632*	0,419*	0,290	0,230

Длина радиусов	вверх	0,710*	0,377	0,101	0,055
	вправо	0,742*	0,169	0,188	0,194
	вниз	0,767*	0,127	0,228	0,229
	влево	0,589*	0,098	0,179	0,166
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,226	0,454*	0,544*	0,154
	вправо	0,032	0,394*	0,361	0,645*
	вниз	0,204	0,395*	0,651*	0,285
	влево	0,277	0,677*	0,285	0,130

Примечания: Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Ловчая сеть *A. quadratus* структурирована в меньшей степени по сравнению с другими видами пауков — 62 % общей дисперсии показателей. В то же время в первой, наследственной компоненте включаются практически все показатели — 35 % общей дисперсии, кроме размеров свободной зоны и расстояния между ловчими нитями. К особенностям построения ловчих сетей исследуемых пауков относится автономность алгоритмов поведения при определении расстояний между ловчими нитями, которые устанавливаются пауками в зависимости от доминирующих размеров насекомых конкретного местообитания.

1.10. Структура ловчих сетей *Araneus nordmanni*

Пауки вида *A. nordmanni* (Thorell, 1870) относятся к обширному роду кругопрядов *Araneus* (Clerck, 1758).

Половая зрелость у особей наступает в июле-августе. *A. nordmanni* плетут сети в ранние утренние часы. Размеры тела паука колеблются в пределах 5–11 мм. Самки незначительно крупнее самцов. Брюшко с двумя явственными бугорками, коричнево-серое, с волнистым рисунком из более светлых пятен. Головогрудь с дорзальной стороны коричнево-серая, без продольной темной полосы посередине, ходильные ноги темные с отчетливыми светлыми поперечными полосами (рис. 14). Вид широко распространен в Западной Сибири, обитают в травостое смешанного леса (Рябикова, 1990). Сети строят на кустарниковой и травянистой растительности. Характерно наличие убежища, но паук может находиться в течение дня и в центре сети.

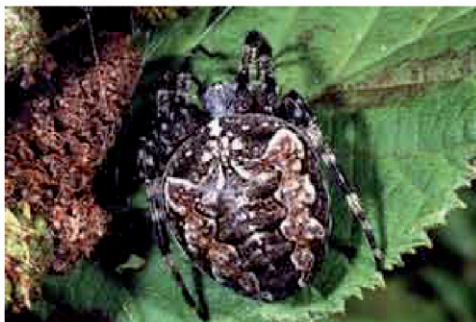


Рис. 14. Общий вид *A. nordmanni*

Ловчие сети *A. nordmanni* (рис. 15) крупные, плотно заплетенные, вытянутые вниз и влево, расположены под стандартным для большинства видов рода *Araneus* углом в 20° (угол наклона $(82 \pm 6,1)^\circ$). Общие размеры сети $32,5 \times 25$ см. Характерной особенностью ловчих сетей пауков вида *A. nordmanni* является асимметрия вниз и влево, что выражается в удлинении радиусов, увеличении количества ловчих нитей и размеров ловчей зоны по данным направлениям. Высокая плотность заплетения ловчей зоны, вероятно, связана с небольшими размерами пойманных насекомых: мошка, мелкие насекомые.

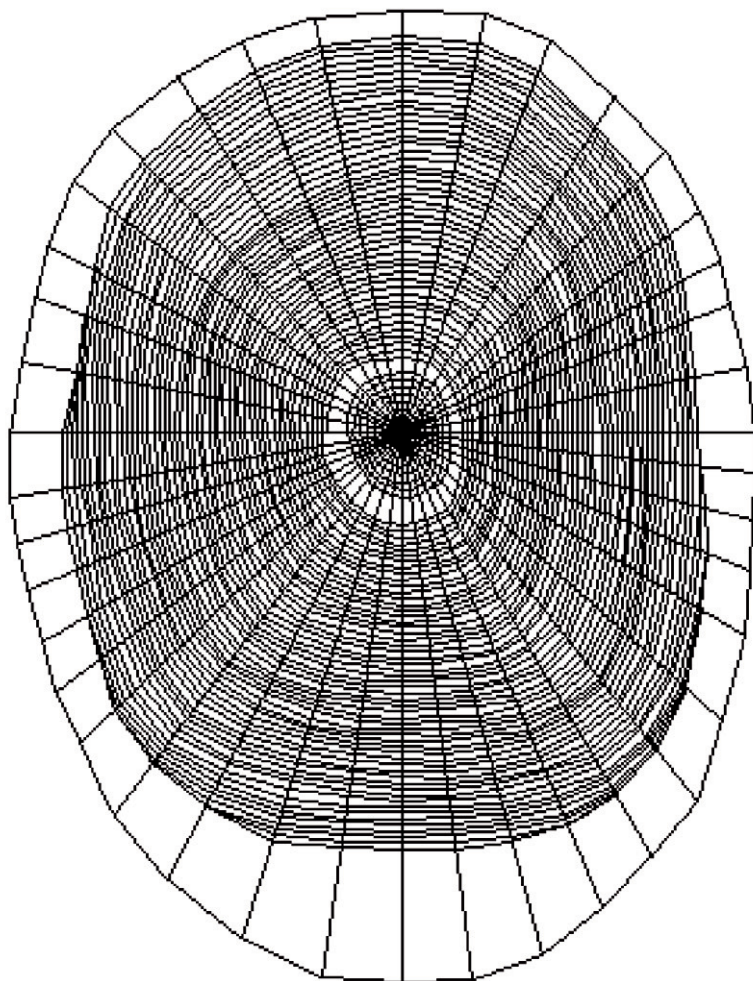


Рис. 15. Ловчая сеть *A. nordmanni* (половозрелые самки)

Центральная зона ловчей сети четко выражена, с небольшой асимметрией вниз, состоит из 8 витков, что является диагностическим признаком вида. За центральной областью располагается свободная зона, которая отсутствует практически у половины описанных пауков данного вида. Свободная зона небольшая по размерам: $(05 \pm 001) \square \square (04 \pm 002)$ см, в верхней и правой частях сети практически отсутствует и центральная плавно переходит в ловчую зону.

Ловчая область незначительно вытянута вниз и влево, ловчие нити расположены плотно и в большом количестве до 57. Ловчая зона занимает основной объем сети, хорошо структурирована, очень плотно заплетена с минимальным расстоянием между ловчими нитями, большим количеством ловчих нитей и радиусов. Следует отметить, что пауки данного вида сравнительно небольшие по размерам, вероятно, поэтому они чаще находятся в центре сети, чем в убежище. Радиусы в количестве 40 радиально расходятся из центра и значительно удлинены вниз и влево (табл. 16).

Таблица 16
Средние значения показателей ловчих сетей *A. nordmanni*
(половозрелые самки)

Показатели структуры ловчей сети		Размеры показателей (см).
Число витков в центральной зоне		$8 \pm 0,70$
Размер центральной зоны	вверх	$2 \pm 0,50$
	вправо	$1,60 \pm 0,30$
	вниз	$2,20 \pm 0,50$
	влево	$1,80 \pm 0,40$
Размер свободной зоны	вверх	$0,50 \pm 0,01$
	вправо	$0,40 \pm 0,02$
	вниз	$0,90 \pm 0,03$
	влево	$0,70 \pm 0,05$
Число радиусов		40 ± 6
Длина радиусов	вверх	$14,20 \pm 2,90$
	вправо	$11,90 \pm 1,20$
	вниз	$18,30 \pm 2,10$
	влево	$13,10 \pm 0,90$
Размер ловчей зоны	вверх	$10,70 \pm 2,40$
	вправо	$7,70 \pm 1,00$
	вниз	$13,80 \pm 0,90$
	влево	$8,90 \pm 0,90$
Показатели структуры ловчих сетей		
Количество ловчих нитей	вверх	$46 \pm 11,10$
	вправо	$46 \pm 9,40$
	вниз	$57 \pm 9,80$
	влево	$51 \pm 9,10$
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,20 \pm 0,02$
	вправо	$0,20 \pm 0,02$
	вниз	$0,20 \pm 0,04$
	влево	$0,20 \pm 0,03$

Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли	162± 16,10
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.	82 ± 16

Проведённый статистический факторный анализ выявил следующие зависимости в структуре ловчих сетей пауков вида *A. nordmanni*: 91 % общей дисперсии сосредоточены в первых 4 компонентах и только 9 % являются случайными (табл. 17).

Таблица 17
Распределение общей дисперсии по главным компонентам ловчей сети *A. Nordmanni*

Компоненты	Общая дисперсия (%)
1	57,07
2	17,49
3	13,86
4	4,98

Результаты статистического факторного анализа структуры ловчих сетей *A. nordmanni* представлены в табл. 18 и позволяют заметить, что наследственно детерминированными являются практически все показатели, сосредоточенные в первой компоненте, включая расстояния между ловчими нитями.

Вторая компонента, пищевая описывает взаимосвязь свободной, центральной зоны и количества радиусов. Изменчивость ловчей зоны ограничивается варьированием верхних и боковых показателей, что указывает на специализацию ловчей сети к охоте на мелких насекомых.

Таблица 18
Распределение показателей ловчих сетей *A. nordmanni* по главным компонентам.

Показатели		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,397	0,779*	0,055	0,189
Количество ловчих нитей	вверх	0,930*	0,274	0,231	0,021
	вправо	0,904*	0,400*	0,027	0,126
	вниз	0,964*	0,047	0,107	0,113
	влево	0,965*	0,174	0,113	0,088
Число радиусов		0,606*	0,695*	0,244	0,125
Размер центральной зоны	вверх	0,458*	0,792*	0,071	0,330
	вправо	0,819*	0,436*	0,030	0,165
	вниз	0,399*	0,868*	0,076	0,244
	влево	0,729*	0,566*	0,054	0,219
Размер свободной зоны	вверх	0,225	0,782*	0,058	0,357
	вправо	0,521*	0,680*	0,278	0,024
	вниз	0,059	0,911*	0,226	0,023
	влево	0,209	0,805*	0,546*	0,059
Размер ловчей зоны	вверх	0,760*	0,475*	0,316	0,240
	вправо	0,776*	0,554*	0,025	0,269

	вниз	0,572*	0,215	0,754*	0,018
	влево	0,453*	0,659*	0,567*	0,122
Длина радиусов	вверх	0,967*	0,075	0,045	0,192
	вправо	0,764*	0,228	0,001	0,368
	вниз	0,596*	0,696*	0,358	0,093
	влево	0,595*	0,436*	0,455*	0,481*
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,702*	0,525*	0,190	0,314
	вправо	0,848*	0,050	0,198	0,472*
	вниз	0,752*	0,254	0,596*	0,047
	влево	0,820*	0,134	0,540*	0,044

Примечания: Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

В третьей и четвёртой биотопических компонентах находятся нижние и левосторонние показатели ловчей зоны, определяющие зависимый от внешней среды уровень асимметрии ловчих сетей. Следовательно, асимметричность ловчей сети *A. nordmanni* можно рассматривать в качестве наиболее мобильной составляющей поведения пауков, зависящей от влияния экологических факторов. Высокая генетическая детерминированность практически всех показателей ловчих сетей у пауков рассматриваемого вида приводит к необходимости миграции животных в случае неудачного выбора местообитаний.

1.11. Структура ловчих сетей *Araneus diadematus*

Пауки вида *A. diadematus* (Clerck, 1758) относятся к самому обширному роду кругопрядов *Araneus*. *A. diadematus* один из наиболее хорошо изученных и типичных видов в семействе *Araneidae*. Большие заметные сети и характерный белый крест на брюшке паука значительно облегчают изучение и определение вида в полевых условиях. Первые сети появляются в мае и строятся неполовозрелыми особями. Для крестовиков характерны две стратегии размножения: летнее поколение перезимовавших неполовозрелых пауков и новая популяция из сохранившихся яиц. Первые половозрелые пауки появляются летом в начале июля.

Размеры тела паука колеблются в пределах 10–25 мм. Самки (20–25 мм) значительно крупнее самцов (10–11 мм), характеризуются более длинным жизненным циклом и плетением ловчих сетей в течение всей жизни. Окраска паука может сильно варьировать, но обычно темно или серо-бурая. Головогрудь светло-коричневая с тёмной продольной полосой. Лапки с поперечными темными и светлыми полосами. Брюшко темно-бурое с характерным дорзальным рисунком в виде ряда крестообразно расположенных белых пятен (рис. 16). Кругопряды строят сети ранним утром. Неполовозрелые пауки располагаются в центре сети, половозрелые самки находятся в убежищах, расположенных в растительности и связанных с центром сигнальной нитью. Общие размеры сети: 32,3 × 31,7 см. Характерно размещение сетей на хвойных и лиственных породах деревьев (ель, береза) на среднеосвещенных участках, лесных опушках. Сети расположены под небольшим углом — 10° (угол наклона 80°).



Рис. 16. Ловчая сеть *A. diadematus*
(половозрелые самки)

В целом ловчие сети *A. diadematus* (рис. 17) достаточно крупные, симметричные, незначительно вытянутые вниз, с округлой, четко выраженной, большой, плотно зашплетенной центральной зоной (8 витков); размеры центральной зоны: $(2,3 \pm 0,2)$ \square \square $(2,5 \pm 0,9)$ см. Размеры свободной зоны сравнительно невелики $(0,8 \pm 0,1)$ см по сравнению с общими размерами сети, имеют правильную округлую форму, асимметрия вниз незначительна (2–4 мм). Основную часть сети занимает достаточно плотная ловчая зона (11,5–11,7 см), включающая в себя большое количество радиусов (до 36) и расположенных на небольшом расстоянии друг от друга ловчих нитей (табл. 19).

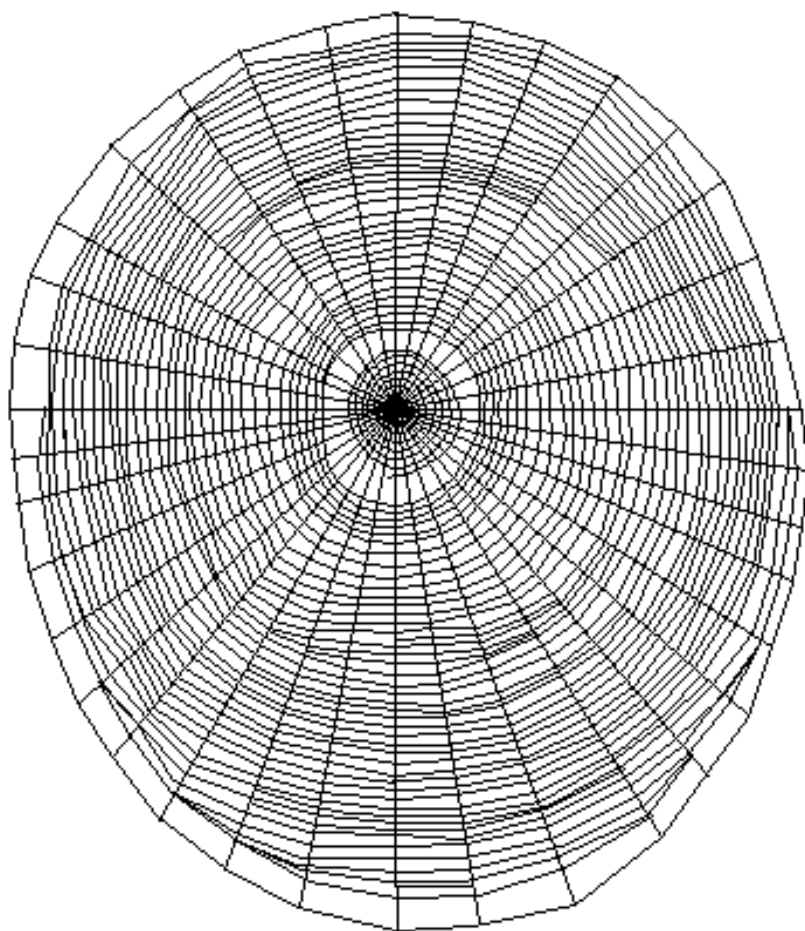


Рис. 17. Ловчая сеть *A. diadematus*

Таблица 19

Средние значения параметров ловчих сетей *A. diadematus*,
половозрелые самки (Томская область)

Показатели структуры ловчей сети		Значения показателей.
Число витков в центральной зоне		$8 \pm 0,4$
Размер центральной зоны	вверх	$2,30 \pm 0,2$
	вправо	$2,50 \pm 0,9$
	вниз	$2,60 \pm 0,2$
	влево	$1,90 \pm 0,2$
Размер свободной зоны	вверх	$0,80 \pm 0,1$
	вправо	$0,80 \pm 0,1$
	вниз	$1,20 \pm 0,2$
	влево	$1 \pm 0,3$
Число радиусов		$36 \pm 2,6$
Длина радиусов	вверх	$15,50 \pm 1,8$
	вправо	$16,50 \pm 1,3$
	вниз	$16,80 \pm 1,2$
	влево	$15,20 \pm 1,2$
Размер ловчей зоны	вверх	$11,50 \pm 1,3$
	вправо	$11,70 \pm 1$
	вниз	$14,90 \pm 1$
	влево	$10,20 \pm 1,4$
Количество ловчих нитей	вверх	$44 \pm 4,7$
	вправо	$50 \pm 4,5$
	вниз	$54 \pm 4,2$
	влево	$47 \pm 4,8$
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,30 \pm 0,03$
	вправо	$0,20 \pm 0,02$
	вниз	$0,30 \pm 0,03$
	влево	$0,20 \pm 0,02$
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		$102 \pm 6,80$
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.		$110 \pm 8,9$

Примечание. Размеры, длины и расстояния приведены в сантиметрах.

С использованием метода главных компонент проведён анализ взаимосвязей показателей ловчих сетей *A. diadematus*. Показано, что 54 % общей дисперсии сосредоточено в первых двух компонентах (табл. 20).

Таблица 20

Распределение общей дисперсии показателей
по главным компонентам ловчей сети *A. Diadematus*

Факторы	Общая дисперсия (%)
1	30,747
2	24,810
3	10,454
4	5,523

Представленные в табл. 20 значения взаимосвязанной дисперсии составляют 71.5%, из которых более пятидесяти приходится на первые две компоненты. Первая компонента, наследственная включает 31% общей дисперсии (Таб. 21) и представлена взаимосвязанными показателями всех составляющих ловчих сетей *A. diadematus*

Таблица 21

Распределение показателей ловчих сетей *A. diadematus*
по главным компонентам

Переменная		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,444*	0,311	0,339	0,381
Количество ловчих нитей	вверх	0,882*	0,052	0,002	0,214
	вправо	0,857*	0,092	0,389	0,033
	вниз	0,894*	0,023	0,293	0,075
	влево	0,898*	0,065	0,226	0,214
Число радиусов		0,919*	0,144	0,048	0,005
Размер центральной зоны	вверх	0,589*	0,359	0,371	0,268
	вправо	0,236	0,083	0,290	0,008
	вниз	0,578*	0,458*	0,342	0,178
	влево	0,382	0,283	0,453*	0,005
Размер свободной зоны	вверх	0,358	0,684*	0,152	0,032
	вправо	0,543*	0,599*	0,197	0,088
	вниз	0,485*	0,710*	0,005	0,043
	влево	0,234	0,393	0,132	0,695*
Размер ловчей зоны	вверх	0,437*	0,618*	0,391	0,120
	вправо	0,233	0,572*	0,693*	0,174
	вниз	0,324	0,795*	0,241	0,002
	влево	0,457*	0,670*	0,335	0,252
Длина радиусов	вверх	0,423*	0,610*	0,516*	0,072
	вправо	0,235	0,466*	0,674*	0,315
	вниз	0,491*	0,601*	0,150	0,003
	влево	0,512*	0,502*	0,183	0,208
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,519*	0,695*	0,295	0,002
	вправо	0,681*	0,567*	0,285	0,117
	вниз	0,515*	0,761*	0,002	0,011
	влево	0,605*	0,704*	0,106	0,084

Примечания. Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Вторая компонента пищевая включает длины радиусов сети, размеры ловчей зоны и расстояний между ловчими нитями, изменения которых пропорциональны размерам насекомых. Характерно для данного вида, что расстояние между ловчими нитями регулируется длинами радиусов сеток, но не количеством ловчих нитей в секторах. Третья и четвертые компоненты, биотопические реагирует на изменения внешних условий вариациями верхних и боковых показателей длин радиусов, размерами ловчей, свободной и центральных зон ловчих сетей.

1.12. Структура ловчих сетей *Tetragnatha extensa*

Пауки вида *T. extensa* (Linnaeus, 1758) плетут структурированные ловчие сети. Исследуемый вид имеет широкий ареал распространения и относится к семейству *Tetragnathidae*, род *Tetragnatha* (Latreille, 1804). На территории Российской Федерации представлено более 16 видов данного рода, из которых около 6 видов описаны в Томской области (Лукиянцев, 1999). Пауки вида *T. extensa* широко распространены, встречаются повсеместно в период с мая по сентябрь, половая зрелость наступает в июле.

Размеры тела паука колеблются в пределах 8–11 мм. Самки (до 11 мм) незначительно крупнее самцов (до 9 мм). Окраска может сильно варьировать от сливочно-желтой до зеленой. Тело удлинненное, ноги тонкие, длинные, вооружены многочисленными шипами, в покое вытянуты вдоль тела. Головогрудь светло-коричневая или желтая, стernalный щит темно-коричневый, посередине с темной продольной полосой. Брюшко длинное, зеленовато-желтое, с хорошо заметным коричневым листовидным рисунком (рис. 18, Измайлова, 1989).

Tetragnatha extensa обитают на травянистой и кустарниковой растительности, около водоемов. Располагают сети почти горизонтально, иногда над водой на прибрежных растениях. Убежище отсутствует, в течение дня сидят в центре ловчей сети. Восстановление сети происходит в ранние утренние часы.



Рис. 18. *Tetragnatha extensa*

Характерной особенностью ловчих сетей *T. extensa* (рис. 19) является их практически горизонтальное расположение над поверхностью земли и наличие незаплетенного участка в середине центральной зоны. Структура ловчей сети в

целом аналогична с сетью пауков рода *Araneus* и наиболее приспособлены для ловли летающих насекомых при минимальной затрате паутины.

Сети расположены под углом наклона ($142 \pm 5,6$)°. Общие размеры сети: $20,9 \times 20,3$ см. Сеть *T. extensa* характеризуется достаточно симметричной шарообразной структурой без резко выраженной асимметрии вниз (табл. 22), что связано со специфичным расположением сети относительно поверхности земли, сети располагаются горизонтально и паук сидит непосредственно в центре в течение всего дня. Центральная зона ловчей сети узкая, в ряде случаев практически отсутствует, состоит из 3–4 витков, очень близко расположенных друг от друга. Незаплетенный участок центральной зоны большой по размерам ($1,1 \pm 0,04$ см), что вероятно, связано с постоянным общим натяжением, которое испытывает сеть при порывах ветра, и выполняет своеобразную роль регулятора растяжимости сети. Что можно рассматривать как диагностический признак данного вида. Свободная зона хорошо выражена и характеризуется незначительной асимметрией вниз и влево. Ловчая зона симметричная, ловчие нити расположены на расстоянии друг от друга (0,02–0,4 мм), что позволяет сети при порывах ветра не подвергаться значительным нарушениям. Радиусы в количестве 16 практически одинакового размера по всем направлениям, что также связано с месторасположением сетей.

Для ловчих сетей *T. extensa* можно отметить определенную рыхлость структуры, характерную для всех видов пауков, располагающих свои сети на открытых продуваемых пространствах и на тонких неустойчивых объектах прикрепления.

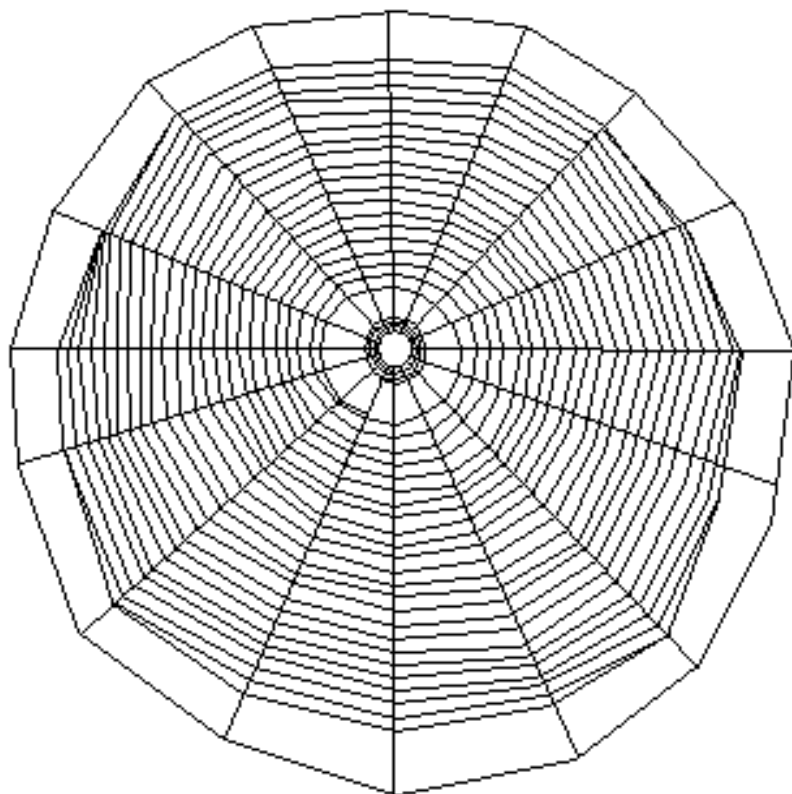


Рис. 19. Ловчая сеть *T. extensa* (половозрелые самки)

Таблица 22

Средние значения показателей ловчих сетей *T. extensa*

Показатели структуры ловчей сети		Значения показателей
Размер незаплетенного участка центральной зоны	по вертикали	$1,10 \pm 0,04$
	по горизонтали	$0,80 \pm 0,03$
Число витков в центральной зоне		$4 \pm 0,10$
Размер центральной зоны	вверх	$0,40 \pm 0,05$
	вправо	$0,40 \pm 0,02$
	вниз	$0,40 \pm 0,03$
	влево	$0,40 \pm 0,04$
Размер свободной зоны	вверх	$0,80 \pm 0,05$
	вправо	$1 \pm 0,05$
	вниз	$1,20 \pm 0,06$
	влево	$1,20 \pm 0,07$
Число радиусов		$16 \pm 0,50$
Длина радиусов	вверх	$9,20 \pm 0,50$
	вправо	$10,30 \pm 0,50$
	вниз	$11,70 \pm 0,50$
	влево	$10 \pm 0,60$
Размер ловчей зоны	вверх	$6,60 \pm 0,40$
	вправо	$7,70 \pm 0,50$
	вниз	$8,60 \pm 0,40$
	влево	$7,50 \pm 0,50$
Количество ловчих нитей	вверх	$19 \pm 0,70$
	вправо	$20 \pm 0,80$
	вниз	$24 \pm 0,90$
	влево	23 ± 1
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,30 \pm 0,02$
	вправо	$0,40 \pm 0,01$
	вниз	$0,40 \pm 0,03$
	влево	$0,30 \pm 0,02$
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		$130 \pm 6,50$
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.		$142 \pm 5,60$

Примечание. Размеры, длин и расстояний приведены в сантиметрах.

С использованием статистических методов факторного анализа проведено изучение взаимосвязи показателей ловчих сетей. Показано, что 77 % общей дисперсии сосредоточено в первых четырех компонентах, а 27 % являются случайными (табл. 23). Характерна доминирующая роль первой компоненты, включающей 46 % общей дисперсии.

Таблица 23

Распределение общей дисперсии показателей по главным компонентам ловчей сети *T. Extensa*

Компоненты	Общая дисперсия (%)
1	46,142
2	15,361
3	9,675
4	6,436

Представленные в табл. 24 корреляционные зависимости позволяют заметить, что первая компонента, наследственно детерминированная, объединяет основные структурообразующие показатели ловчей сети: число витков в центральной зоне, число радиусов, количество ловчих нитей, длина радиусов и размер ловчей зоны. Высокие значения коэффициентов корреляции указывают на высокую структурированность сети.

Второй фактор, пищевой описывает взаимосвязь количества нижних и боковых ловчих нитей с числом радиусов, расстоянием между ловчими нитями, которые коррелируют с числом нижних и боковых ловчих нитей. В большей степени расстояния между ловчими нитями автономны и зависят от размеров насекомых.

Таблица 24

Распределение показателей ловчих сетей *T. extensa* по главным компонентам

Переменная		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне		0,761*	0,096	0,375	0,255
Количество ловчих нитей	вверх	0,643*	0,312	0,144	0,208
	вправо	0,810*	0,315	0,197	0,044
	вниз	0,455*	0,533*	0,429*	0,327
	влево	0,411*	0,634*	0,376	0,018
Число радиусов		0,646*	0,511*	0,225	0,063
Размер центральной зоны	вверх	0,643*	0,220	0,625*	0,062
	вправо	0,723*	0,411*	0,329	0,053
	вниз	0,599*	0,315	0,678*	0,117
	влево	0,712*	0,192	0,579*	0,026

Переменная		Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Размер свободной зоны	вверх	0,655*	0,019	0,182	0,407*
	вправо	0,456*	0,488*	0,558*	0,078
	вниз	0,543*	0,501*	0,250	0,069
	влево	0,351	0,318	0,269	0,470*
Размер ловчей зоны	вверх	0,895*	0,257	0,128	0,085
	вправо	0,850*	0,333	0,030	0,192
	вниз	0,946*	0,015	0,064	0,015
	влево	0,803*	0,100	0,306	0,048

Длина радиусов	вверх	0,923*	0,265	0,029	0,005
	вправо	0,843*	0,282	0,018	0,157
	вниз	0,913*	0,071	0,067	0,089
	влево	0,872*	0,063	0,070	0,119
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,502*	0,717*	0,089	0,052
	вправо	0,306	0,812*	0,083	0,320
	вниз	0,768*	0,449*	0,170	0,154
	влево	0,588*	0,676*	0,207	0,060

Примечания: Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Третья и четвёртые биотопические компоненты включают: боковые размеры свободной и центральных областей и нижнее количество ловчих нитей. Такой характер структурированности ловчей сети позволяет изменять конфигурацию сети под влиянием внешних условий без существенного нарушения составляющих её элементов.

1.13. Стратегия поведения пауков при строительстве ловчих сетей

В течение миллионов лет у пауков-кругопрядов формировались наследственно закреплённые алгоритмы поведения строительства ловчих сетей для охоты на летающих насекомых. На основании статистического анализа поведенческий реакций можно выделить четыре основные составляющие поведения, представленные в виде четырёх компонент. Первая компонента объединяет совокупность генетически детерминированных показателей и формирует структуру ловчих сетей, характерную для каждого вида паукообразных. Анализ статистических данных первой компоненты всех исследуемых видов пауков позволяет считать, что длины и число радиусов является факторами, определяющими эффективность конструкции ловчих сетей. Длина радиусов определяет размер ловчей зоны, количество ловчих нитей и число радиусов, необходимых для устойчивого функционирования.

Вторая компонента определяет элементы поведения пищевой стратегии, ответственной за уловистость ловчей сети, и основывается на взаимосвязи показателей размеров ловчей зоны, расстояний между ловчими нитями в сети, длиной радиусов и количеством ловчих нитей. Пищевая компонента в меньшей степени генетически детерминирована и изменяется в зависимости от размеров насекомых и их попадаемости. Так расстояние между ловчими нитями у *C. conica*, *S. hamata* и *A. quadratus* не коррелирует с размерами ловчей зоны и существенно зависит от вариации размеров летающих насекомых. В комплексе алгоритмов поведения пищевой компоненты наиболее пластичной представляется группа элементов, определяющих расстояние между ловчими нитями. У одних видов расстояние между ловчими нитями закреплено наследственно, не зависит от размеров и попадаемости добычи. Для других пауков расстояния пропорционально длинам радиусов и определяется площадью полотна паутины. Для видов, у которых расстояния между ловчими нитями определяется количеством ловчих нитей в секторе характерно изменение эффективности охоты в зависимости от плотности паутинового полотна. Есть виды паукообразных, у которых расстояния между ловчими нитями автономны и выстраиваются животным в зависимости от доминирующих размеров насекомых.

Следовательно, в зависимости от особенностей поведенческой стратегии строительства паутины изменяется и общий характер поведения животных. Для первой группы пауков с высокой степенью наследственной закреплённости характерна пространственная перемещаемость и поиск оптимальных условий охоты. Для второй группы повышение уловистости достигается изменением размеров площади паутинового полотна. В зависимости от сезона и местообитаний животные данной группы охотятся как на крупных, так и на мелких насекомых. Для третьей группы пауков характерны изменения плотности ловчих сетей при одних и тех же размерах. Происходит варьирование показателей ловчей зоны в зависимости от попадаемости средних или мелких насекомых и продуваемости

Виды пауков	Общая выявленная структурированная дисперсия.	Значения дисперсии первой компоненты (генетической)	Значения дисперсии второй компоненты (пищевой).	Значения дисперсии третьей и четвёртой компоненты (биотопической)
<i>S. hamata</i>	54%	19%	15%	20%
<i>C. conica</i>	62%	28%	14%	20%
<i>A. quadrates</i>	62%	35%	11%	16%
<i>L. cornutus</i>	70%	27%	21%	22%
<i>A. diadematus</i>	72%	31%	25%	16%
<i>A. marmoreus</i>	73%	30%	27%	16%
<i>L. patagiatus</i>	77%	37%	22%	18%
<i>T. extensa</i>	77%	46%	15%	16%
<i>A. nordmanni</i>	91%	57%	17%	17%

паутин. В процессе автономного регулирования расстояний между ловчими нитями можно достаточно быстро оптимизировать ловчую область и эффективно охотиться на насекомых в широком размерном диапазоне.

Таблица 25. Значения дисперсии в компонентах показателей ловчих сетей исследуемых видов пауков.

В третьей и четвёртых компонентах, биотопических, объединённых в общую третью компоненту находятся взаимозависимые показатели асимметрии, вариации свободных, центральных, боковых и нижних показателей сеток. Биотопическая компонента изменяется в зависимости от влияния окружающей среды, местообитания, климатических и антропогенных воздействий. Анализ общей дисперсии взаимосвязанных показателей структуры ловчих сетей, исследуемых видов пауков позволяет заметить, что степень структурированности ловчих сетей в зависимости от видов животных пропорционально общей дисперсии и значений дисперсий первой главной компоненты.

Значения дисперсий первой компоненты является определяющим в степени структурированности ловчих сетей, зависят от вида животных и колеблются от 19% до 57%. (Таб.25) Значения дисперсий пищевой компоненты варьирует в пределах 11%-27% в зависимости от вида паукообразных для *A. diadematus*, *A. Marmoreus* составляют: 25% и 27%. Значения дисперсии биотопической компоненты располагаются в пределах 16%-22% и максимальны у *C. conica*, *S. Namata*, *L. cornutus* для которых не наблюдается высокой степени структурированности в

первой, генетически детерминированной компоненте. Следовательно, изменения в стереотипе поведения строительства ловчих сетей первой наследуемой компоненте пауков-кругопрядов лежат в основе их видообразования.

Процесс видообразования у исследуемой группы пауков вероятнее всего происходил по дивергентной схеме от одного общего предка, осуществившего построение круговой ловчей сети. Видообразование происходило при освоении новых местообитаний, адаптивном поведении при строительстве ловчих сетей, закреплении новых алгоритмов поведения на генетическом уровне и изменении морфологических признаков животных.

Следовательно, изменение поведения пауков при строительстве ловчих сетей под влиянием постоянно действующих хронических факторов: изменённых мест обитания, климатических условиях, конкуренция и т.д. приводит к образованию новых видов паукообразных с характерной структурой ловчих сетей. Изменения внешней окраски сформировавшихся видов носит мимикрический характер в соответствии со спецификой окружающей среды. Естественно, что вариабильность биотопической изменчивости можно рассматривать в качестве необходимого условия адаптивного поведения и видообразования пауков.

1.14. Биотопическая изменчивость структуры ловчих сетей пауков.

С целью изучения биотопической изменчивости ловчих сетей проводились наблюдения за поведением наиболее распространённых видов пауков в Западной Сибири в двух биотопах: берёзовом и сосново-осиновом. В каждом из биотопов находились семейные домики пауков, поэтому с определённой степенью вероятности можно было рассматривать группы пауков как изолированные популяции. Сети пауков вида *A. marmoreus* как типичных представителей рода *Araneus* характеризуются чёткой колесовидной структурой, сравнительно большими размерами и наличием убежищ. Пауки данного вида распространены повсеместно и предпочитают кустарниково-древесный ярус. Сети пауков *A. marmoreus*, как правило, крупные, незначительно вытянуты вниз. Средние значения показателей ловчих сетей пауков, обитающих в разных биотопах, приведены в табл. 26 и 27. Анализ средних значений показателей ловчих сетей *A. marmoreus* берёзового биотопа (рис. 20, табл. 26) позволяет заметить, что число витков, число радиусов, расстояние между ловчими нитями и угол наклона ловчей сети характеризуются относительно небольшой вариабильностью значений и практически не изменяются в течение двух лет наблюдений. Для ловчих сетей *A. marmoreus* в берёзовом биотопе характерно число витков в центральной зоне, равное 8, число радиусов, равное 26, расстояние между ловчими нитями, равное 0,3 мм, сеть висит почти вертикально, угол наклона равен 87° .

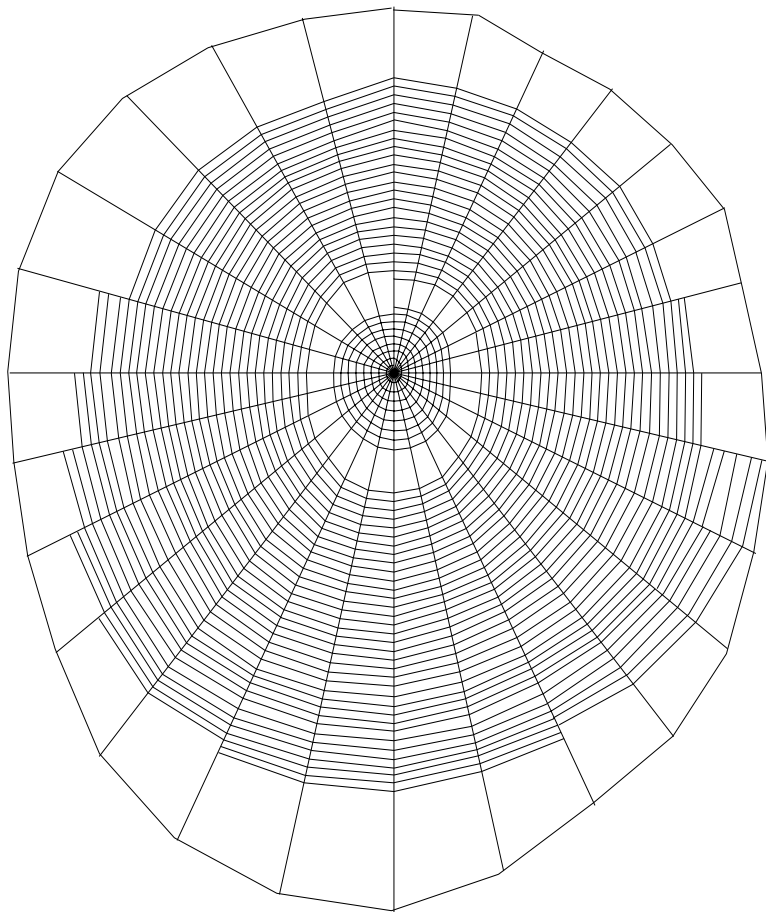


Рис. 20. Ловчая сеть *A. marmoreus* (березовый биотоп)

Таблица 26

Средние значения показателей ловчих сетей *A. marmoreus*
в березовом биотопе

Показатели структуры ловчей се- ти	Значения показателей	
	2002 г.	2003 г.
Число витков в центральной зоне	7 ± 0,3	7 ± 0,3
Размер центральной зоны	вверх	2 ± 0,3
	вправо	1,70 ± 0,2
	вниз	2,80 ± 0,3
	влево	1,80 ± 0,2
Размер свободной зоны	вверх	0,80 ± 0,1
	вправо	0,90 ± 0,1
	вниз	1,50 ± 0,3
	влево	0,90 ± 0,1
Число радиусов	26 ± 0,1	26 ± 1,3
Длина радиусов	вверх	15,30 ± 1,7
	вправо	14,70 ± 1,1
	вниз	20,60 ± 1,4
	влево	15,30 ± 1,3
Размер ловчей зоны	вверх	11,50 ± 1,5
	вправо	10,20 ± 1
	вниз	15,20 ± 1,4
	влево	10,20 ± 1,3
Число ловчих нитей	вверх	28 ± 3,7
	вправо	31 ± 3,8
	вниз	39 ± 4
	влево	32 ± 4,2
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,30 ± 0,03
	вправо	0,30 ± 0,03
	вниз	0,30 ± 0,04
	влево	0,30 ± 0,03
Расстояние от середины цен- тральной зоны ловчей сети до земли	125 ± 10,6	123 ± 12
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности .	87 ± 5,2	87, ± 5,7

Примечание. Размеры, длины и расстояния приведены в сантиметрах.

В сосново-осиновом биотопе показатели ловчих сетей исследуемого вида пауков изменяются незначительно: количество витков в центральной зоне, радиусов, расстояний между ловчими нитями и углы наклона ловчих сетей (рис.21, табл. 27). Размеры центральной и свободной зон, число ловчих нитей незначительно увеличились в 2003 г. по сравнению с 2002 г. Длина радиусов и размеры ловчей зоны в 2003 г. уменьшились.

Таким образом, анализ среднестатистических значений показателей ловчих сетей *A. marmoreus* березового и сосново-осинового биотопов выявил ряд общих зависимостей. Для ловчих сетей *A. marmoreus* характерно постоянное число витков в центральной зоне, равное 8, число радиусов (26–27) и расстояние между ловчими нитями, равное 0,3 мм. Размеры центральной зоны ловчих сетей в березовом биотопе больше на 1–2 мм чем в сосново-осиновом. Длина и количество радиусов, размеры ловчей зоны, число ловчих нитей также больше в березовом

биоценозе. Ловчие сети *A. marmoreus* в сосново-осиновом биотопе расположены вертикально (угол наклона 89°), в березовом биотопе (угол наклона 87°). В сосново осиновом биотопе ловчие сети вытянуты вниз, коэффициент асимметрии сеток равен 80 %. В березовом биотопе коэффициент асимметрии ловчих сетей составляет 76 %. В ловчих сетях пауков в березовом биотопе паутинное полотно превышает по размерам аналогичные сети в сосново осиновом за счет увеличения длин, числа радиусов и количества ловчих нитей в секторе, что связано с более разреженным пространством.

Статистический факторный анализ с использованием метода главных компонент позволил выделить четыре основные, независимые компоненты, определяющие структуру ловчих сетей в березовом и сосново-осиновом биотопах (табл. 28).

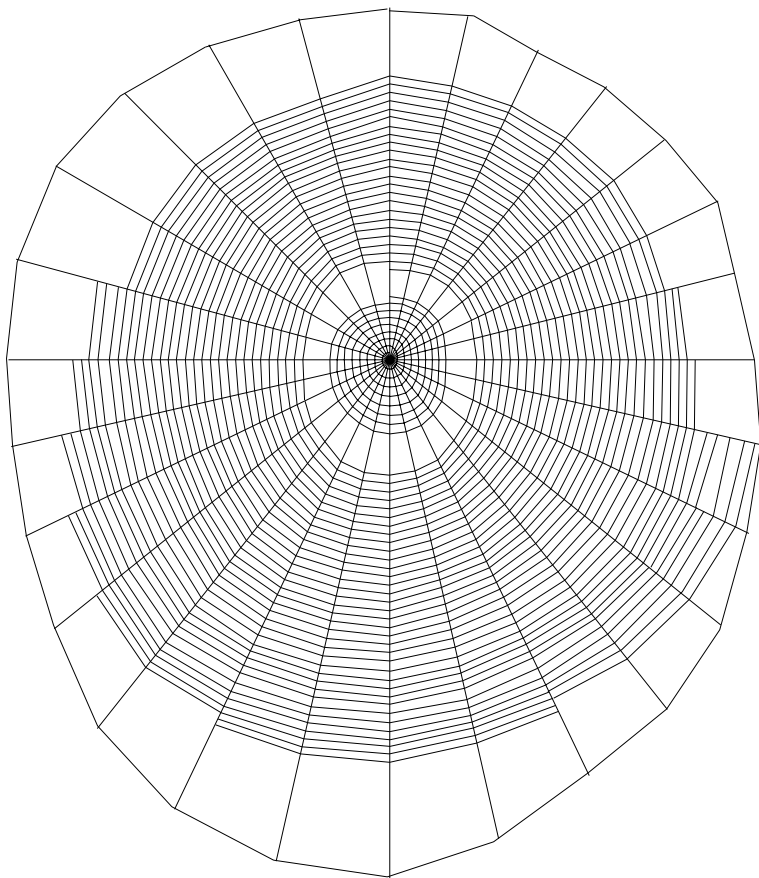


Рис. 21. Ловчая сеть *A. marmoreus* (сосново-осиновый биотоп)

Таблица 27

Средние значения показателей ловчих сетей *A. marmoreus*
в сосново-осиновом биотопе

Показатели структуры ловчей сети		Значения показателей	
		2002 г.	2003 г.
Число витков в центральной зоне		$7 \pm 0,20$	$7 \pm 0,30$
Размер центральной зоны	вверх	$2 \pm 0,20$	$2 \pm 0,20$
	вправо	$1,90 \pm 0,20$	$1,8 \pm 0,10$
	вниз	$1,90 \pm 0,20$	$2,60 \pm 0,30^*$
	влево	$2 \pm 0,20$	$2,10 \pm 0,10$
Размер свободной зоны	вверх	$0,90 \pm 0,10$	$0,90 \pm 0,20$
	вправо	$1 \pm 0,10$	$1,10 \pm 0,20$
	вниз	$1,30 \pm 0,20$	$1,50 \pm 0,30$
	влево	$0,90 \pm 0,20$	$1 \pm 0,20$
Число радиусов		27 ± 2	$27,00 \pm 1,80$
Длина радиусов	вверх	$14,60 \pm 1,20$	$12,50 \pm 0,70$
	вправо	$15,80 \pm 1,10$	$13 \pm 0,90$
	вниз	$19,30 \pm 1,10$	$18,50 \pm 1,10$
	влево	$15,40 \pm 1,20$	$13,60 \pm 1,30$
Размер ловчей зоны	вверх	$10,40 \pm 1$	$8,30 \pm 0,70^*$
	вправо	$10,70 \pm 0,90$	$7,70 \pm 0,60^*$
	вниз	$14,40 \pm 1$	$11,20 \pm 1,10^*$
	влево	$10,10 \pm 1,80$	$7,70 \pm 0,80^*$
Число ловчих нитей	вверх	$29 \pm 3,60$	$24 \pm 2,80$
	вправо	$33 \pm 3,80$	$27 \pm 2,80^*$
	вниз	$41 \pm 3,70$	$35 \pm 3,30^*$
	влево	$33 \pm 3,20$	28 ± 3
Расстояние между ловчими нитями	вверх	$0,30 \pm 0,03$	$0,30 \pm 0,03$
	вправо	$0,30 \pm 0,03$	$0,30 \pm 0,03$
	вниз	$0,30 \pm 0,03$	$0,30 \pm 0,02$
	влево	$0,30 \pm 0,02$	$0,30 \pm 0,03$
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли		$133 \pm 8,40$	$115 \pm 13,30^*$
Угол наклона сети по отношению к горизонтальной поверхности.		$89 \pm 3,6$	$89 \pm 4,2$

Примечание. Размеры, длины и расстояния приведены в сантиметрах.

Таблица 28

Распределение общей дисперсии показателей по главным компонентам
в ловчих сетях *A. marmoreus* в березовом
и сосново-осиновом биотопах

Компоненты	Общая дисперсия (70%) (68%)	
	Березовый биотоп	Сосново-осиновый биотоп
1	34,126	27,805
2	23,734	22,525
3	6,581	9,926
4	5,676	7,882

Сравнительный анализ значений общей дисперсии между двумя типами биотопов не выявил существенных изменений (табл. 29,30). Необходимо отметить

снижение величины дисперсии первой, наследственной компоненты в сосново-осиновом биотопе, которое происходит в связи с уменьшением взаимосвязей в центральной зоне. Вторая, пищевая компонента остается без изменений. В третьей и четвертой биотопических компонентах наблюдается увеличение коррелятивных зависимостей между центральной и свободной зоной.

Таблица 29
Структура главных компонент показателей ловчих сетей *A. marmoreus* березового биотопа.

Показатели	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне	0,105	0,238	0,105	0,418*
Размер центральной зоны (вверх)	0,570*	0,216	0,469*	0,095
Размер центральной зоны (вправо)	0,513*	0,524*	0,483*	0,068
Размер центральной зоны (вниз)	0,466*	0,402*	0,501*	0,161
Размер центральной зоны (влево)	0,453*	0,492*	0,585*	0,031
Размер свободной зоны (вверх)	0,503*	0,492*	0,167	0,120
Размер свободной зоны (вправо)	0,225	0,366	0,079	0,542*
Размер свободной зоны (вниз)	0,682*	0,511*	0,108	0,326
Размер свободной зоны (влево)	0,485*	0,482*	0,159	0,420*
Число радиусов	0,341	0,736*	0,072	0,123
Длина радиусов (вверх)	0,852*	0,091	0,269	0,034
Длина радиусов (вправо)	0,635*	0,304	0,018	0,503*
Длина радиусов (вниз)	0,848*	0,109	0,006	0,084
Длина радиусов (влево)	0,834*	0,229	0,107	0,012
Размер ловчей зоны (вверх)	0,819*	0,056	0,386	0,051
Размер ловчей зоны (вправо)	0,794*	0,013	0,151	0,356
Размер ловчей зоны (вниз)	0,928*	0,154	0,031	0,035
Размер ловчей зоны (влево)	0,893*	0,028	0,204	0,165
Число ловчих нитей (вверх)	0,334	0,835*	0,292	0,006
Число ловчих нитей (вправо)	0,182	0,811*	0,231	0,237
Число ловчих нитей (вниз)	0,417*	0,822*	0,049	0,070
Число ловчих нитей (влево)	0,438*	0,721*	0,179	0,197

Показатели	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Расстояние между ловчими нитями (вверх)	0,653*	0,592*	0,179	0,259
Расстояние между ловчими нитями (вправо)	0,545*	0,633*	0,152	0,238
Расстояние между ловчими нитями (вниз)	0,513*	0,707*	0,173	0,222
Расстояние между ловчими нитями (влево)	0,619*	0,609*	0,029	0,118
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли	0,027	0,273	0,312	0,201

Угол наклона ловчей сети по отношению к горизонтальной поверхности	0,169	0,118	0,235	0,144
--	-------	-------	-------	-------

Примечания: Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей)

Изменения в первой, наследственной компоненте показателей ловчих сетей пауков в сосново-осиновом биотопе можно рассматривать в качестве элементов поведения, разных популяций. Во второй, пищевой компоненте в берёзовом биотопе расстояние между ловчими нитями зависит от количества ловчих нитей в секторе. В сосново-осиновом биотопе расстояние между ловчими нитями определяются длинами радиусов. Следовательно, наблюдается перераспределение управляющих функций при оценке размеров летающих насекомых, что характерно для разных видов паукообразных. Необходимо отметить, что годовые вариации структуры ловчих сетей пауков более выражены в сосново-осиновом биотопе.

Таблица 30

Структура главных компонент показателей сетей *A. marmoreus*
сосново-осинового биотопа.

Показатели	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне	0,099	0,024	0,181	0,601*
Размер центральной зоны (вверх)	0,053	0,469*	0,677*	0,122
Размер центральной зоны (вправо)	0,086	0,389	0,707*	0,025
Размер центральной зоны (вниз)	0,334	0,433*	0,674*	0,226
Размер центральной зоны (влево)	0,051	0,463*	0,615*	0,090
Размер свободной зоны (вверх)	0,512*	0,402*	0,026	0,585*
Размер свободной зоны (вправо)	0,621*	0,212	0,096	0,566*
Размер свободной зоны (вниз)	0,645*	0,289	0,054	0,528*
Размер свободной зоны (влево)	0,634*	0,425*	0,006	0,408*
Число радиусов	0,625*	0,035	0,366	0,387*
Длина радиусов (вверх)	0,403*	0,743*	0,029	0,085
Длина радиусов (вправо)	0,388	0,675*	0,206	0,003

Окончание табл. 30

Показатели	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Длина радиусов (вниз)	0,086	0,684*	0,158	0,345
Длина радиусов (влево)	0,357	0,606*	0,292	0,129
Размер ловчей зоны (вверх)	0,461*	0,687*	0,095	0,052
Размер ловчей зоны (вправо)	0,291	0,689*	0,385*	0,016
Размер ловчей зоны (вниз)	0,259	0,759*	0,348	0,236
Размер ловчей зоны (влево)	0,315	0,748*	0,298	0,039
Число ловчих нитей (вверх)	0,873*	0,130	0,130	0,251
Число ловчих нитей (вправо)	0,851*	0,114	0,098	0,174

Число ловчих нитей (вниз)	0,868*	0,198	0,145	0,066
Число ловчих нитей (влево)	0,863*	0,195	0,209	0,217
Расстояние между ловчими нитями (вверх)	0,601*	0,606*	0,009	0,151
Расстояние между ловчими нитями (вправо)	0,718*	0,471*	0,027	0,115
Расстояние между ловчими нитями (вниз)	0,681*	0,465*	0,087	0,162
Расстояние между ловчими нитями (влево)	0,726*	0,456*	0,027	0,182
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли	0,176	0,076	0,122	0,168
Угол наклона ловчей сети по отношению к горизонтальной поверхности	0,064	0,081	0,413*	0,205

Примечания: Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Таким образом, биотопическая изменчивость поведения паукообразных при строительстве ловчих сетей в течение длительного времени может изменять первоначальные стереотипы поведения. Снижается наследственная детерминированность показателей ловчих сетей, происходит перераспределение в иерархии поведенческих алгоритмов и увеличивается вариабильность элементов поведения. Значительное изменение алгоритмов поведения пауков и строительство нового типа ловчих сетей рассматривается нами в качестве одного из механизмов изоляции, способствующего образованию новых популяций и видов паукообразных.

1.15. Возрастная структура ловчих сетей пауков рода *Araneus*

Исследования структуры сетей в онтогенезе пауков проводились в летние сезоны. Отлавливались самые мелкие особи *A. marmoreus*, плетущие сети (на 3-й стадии развития). В каждой очередной стадии развития пауки проходят линьку. По числу линек определялся первоначальный возраст паука. Всего было отмечено пять личиночных и одна взрослая стадия развития животных. Проводился количественный анализ сетей самок, так как самцы в половозрелом возрасте сетей не плетут. Отловленные паучки поодиночке сажались в садки размером 50 × 50 × 50 см, в которых они и плели сети.

Садки находились на открытом воздухе под навесом в естественных условиях. Промеры сетей проводились по 20 показателям: число витков в центральной зоне, вертикальный и горизонтальный диаметры центральной зоны, верхний, правый, нижний и левый размеры свободной зоны, аналогичные размеры ловчей зоны, длины радиусов, число ловчих нитей и число радиусов. Просмотрено 270 сетей на примере 50 пауков.

В табл. 31 для каждой возрастной стадии развития пауков приведены средние значения показателей со стандартными отклонениями. Сравнительный анализ статистических данных ловчих сетей показал, что ни по одному показателю не наблюдается достоверных изменений между третьей и четвертой стадиями развития пауков. Между 3-й и 5-й личиночными стадиями отмечаются изменения по следующим показателям: количеству витков в центральной зоне; вертикальному и

горизонтальному диаметру центральной зоны; правому размеру свободной зоны; верхнему и правому размеру ловчей зоны и длинами радиусов. Между 3-й и 6-й возрастными стадиями пауков различия достоверны по тем же показателям и по верхнему размеру свободной зоны, всем размерам ловчей зоны, по числу ловчих нитей справа и снизу. Сети пауков на 4-й и 5-й стадиях достоверно различаются по следующим показателям: верхний, правый и нижний размеры ловчей зоны и все длины радиусов. Между 4-й и 6-й стадиями развития пауков различия достоверны по аналогичным показателям, по нижнему размеру свободной зоны, левому размеру ловчей зоны и по числу ловчих нитей с каждой стороны. Между сетями пауков на 5-й и 6-й возрастных стадиях выявляются достоверные различия по таким показателям, как вертикальный и горизонтальный диаметры центральной зоны, все размеры ловчей зоны и все длины радиусов, а также число ловчих нитей в каждом секторе. Таким образом, можно считать, что минимальные изменения в структуре сетей *A. marmoreus* происходят при переходе от 3-й к 4-й личиночной стадии развития, а наибольшие — при переходе от последней личиночной стадии развития к половозрелой особи.

Таблица 31

Средние значения показателей ловчих сетей пауков *A. marmoreus* в онтогенезе.

Показатели	Стадии развития			
	3-я	4-я	5-я	половозре- лая
Число витков центр. Зоны.	9 ± 2	8 ± 2	6 ± 1	6 ± 1
Верг. диам.ц.з.	13,3 ± 2,3	16,2 ± 4,2	34 ± 10,8*	52,6 ± 11,6*
Гориз. диам.ц.з.	11,4 ± 1,5	13,4 ± 3,1	26 ± 7,4*	38,7 ± 10,0*
Вер. размер св.з.	5,7 ± 1,5	6,8 ± 1,9	8,5 ± 2,4	8,9 ± 3,9
Правый раз. свобод.з.	6,8 ± 1,7	8,9 ± 2,3	10,4 ± 3,1	10,4 ± 3,9
Нижний размер свободной зоны.	14,2 ± 2,6	14,6 ± 3,6	17,5 ± 4,1	18,7 ± 5,8
Левый размер свободн.зоны.	8,4 ± 4,0	8,4 ± 2,2	10,4 ± 2,6	10,5 ± 4,3
Верх. размер ловчей зоны.	39 ± 13,3	37 ± 11,3	60,3 ± 18*	78,8 ± 20,5
Правый размер ловч. зоны.	29 ± 11,3	32,0 ± 7,4	48 ± 13,3*	82,6 ± 22,8*
Нижний размер ловчей зоны.	53 ± 12,9	54 ± 15,5	77 ± 19,5*	128,5 ± 30,4*
Левый размер ловч.зоны.	40,8 ± 9,8	37,8 ± 8,2	54,9 ± 13,6	84,8 ± 25,3*
Верх. длина ра- диусов.	56 ± 14,2	61 ± 18,1	97 ± 27,4*	119,5 ± 26,0
Правая. длина радиусов.	46 ± 14,2	52,6 ± 9,1	90 ± 22,8*	129,7 ± 24,8*
Нижн. длина радиусов.	89 ± 15,9	96 ± 23,5	143 ± 27,*	204,6 ± 26,1*
Левая длина ра- диусов	60,9 ± 9,4	53 ± 13,4	94 ± 21,*	132,5 ± 33,*
Число ловчих	16 ± 4	13 ± 4	15 ± 4	23 ± 9*

нитей верх.				
Число ловч. нитей вправо	16 ± 4	13 ± 4	16 ± 4	26 ± 10
Число ловч. нитей, вниз.	24 ± 3	19 ± 6	25 ± 8	38 ± 15*
Число ловч. нитей влево.	19 ± 4	14 ± 4	17 ± 4	26 ± 12*
Число радиусов.	26 ± 6	24 ± 6	23 ± 3	24 ± 3

Примечание: Все размеры приведены в миллиметрах, (*)-статистически достоверные изменения показателей по отношению к предыдущей возрастной стадии.

Среди всех исследуемых показателей ловчих сетей пауков в процессе онтогенеза только два изменяются в сторону уменьшения: число витков в центральной зоне и число радиусов. Причем по второму показателю достоверных различий не выявлено. Следовательно, число радиусов является переменным показателем сети, но не достоверно изменяется в индивидуальном развитии пауков. Наиболее последовательно изменения элементов поведения, ответственных за размеры центральной зоны, ловчей зоны и длин радиусов. Заметное увеличение числа ловчих нитей происходит во взрослой стадии. Наиболее переменными являются показатели свободной зоны. Во взрослой стадии этот показатель изменялся от 2 до 31 мм, встречались сети, в которых свободная зона отсутствовала.

Таким образом, на основании проведенных исследований возрастной структуры ловчих сетей пауков-кругопрядов *A. marmoreus* можно считать, что основной алгоритм поведения построения ловчих сетей формируется на третьей личиночной стадии и не претерпевает существенных изменений в динамике их возрастного развития. Во взрослых стадиях паукообразных происходят адаптивные изменения ловчих сетей в зависимости от размеров, количества летающих насекомых и внешних условий местообитаний.

1.16. Влияние хронических антропогенных факторов на структуру ловчих сетей *Larinioides patagiatus*

В качестве ответной реакцией пауков на воздействие хронических, антропогенных факторов рассматривалось изменения в поведении при строительстве ловчих сетей. Автотранспорт — наиболее распространенный вид антропогенного загрязнения современной урбанизированной среды. Пауки активно используют бордюры автодорожных мостов в качестве опоры для плетения своих ловчих сетей, поэтому структура последних может использоваться для оценки степени влияния выхлопных газов, вибрации и шума автомобилей на поведение пауков. Для оценки влияния автотранспорта на пауков-кругопрядов использовались два участка: контрольный- недействующий мостовой переезд и опытный - действующий мостовой переезд, на которых описывались ловчие сети пауков. В качестве объектов исследований использовались пауки вида *Larinioides patagiatus*. Ловчая сеть *L. patagiatus* имеет характерную структуру, типичную для данного вида пауков (рис. 20).

Для центральной зоны ловчих сетей пауков вида *L. patagiatus* характерны небольшие размеры (0,9–1,1 см) и количество витков, равное 5. Размеры свободной зоны варьируют в пределах 1–1,8 см. Ловчая зона, состоящая из клейких ловчих нитей и радиально расположенных радиусов, незначительно вытянута вниз. Расстояние между ловчими нитями 0,3–0,4 см, число радиусов равно 23 и

количество ловчих нитей равно 30–33. В целом ловчая зона пауков вида *L. patagiatus* *L. patagiatus* достаточно большая и хорошо заметная. Необходимо отметить, что представители рассматриваемого вида охотятся на насекомых в речных протоках и реках.

Сравнительный анализ седнестатистических показателей ловчих сетей *L. patagiatus* (табл. 32) позволил заметить, что по всем показателям размеры ловчих сетей *L. patagiatus* в контроле превышают аналогичные показатели на опытном участке.

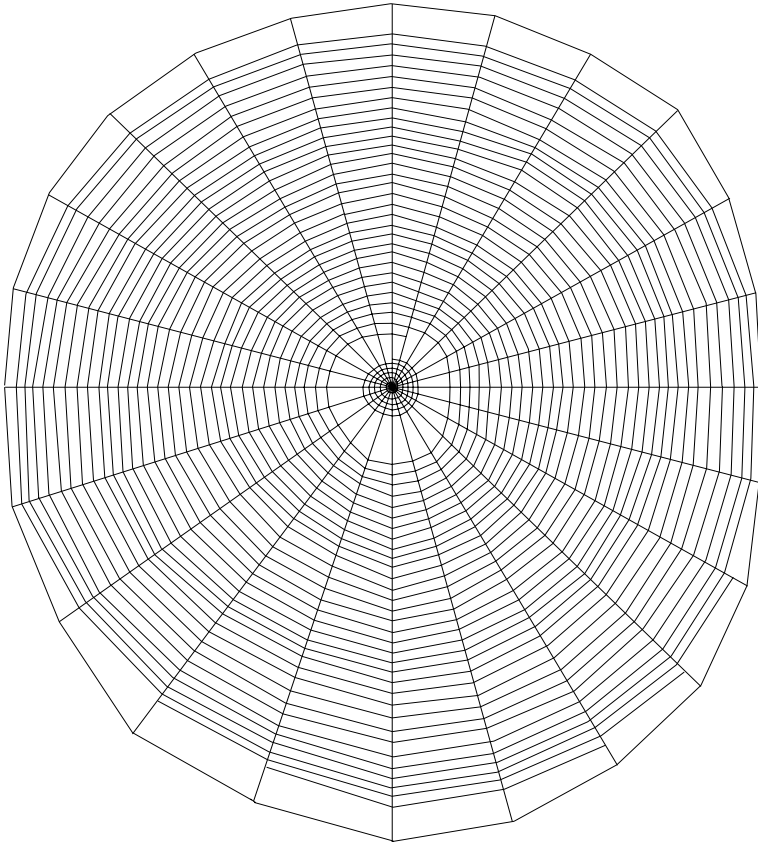


Рис. 22. Ловчая сеть *L. Patagiatus*-контрольный участок

Для опытного и контрольного участков характерно разное число витков в центральной зоне (4 и 5 соответственно), что указывает на существенное влияние автотранспорта на алгоритм инстинктивного поведения пауков. Число витков у многих видов является видовым признаком структуры ловчих сетей. Ловчие сети *L. patagiatus*, находящиеся на контрольном участке, отличаются большими разме-

рами ловчей и свободной зон, длиной и числом радиусов, количеством ловчих нитей, размерами центральной зоны (Рис. 22). Ловчие сети на опытном участке меньше по размерам в среднем на 2–3 см, более компактные (Рис. 23). Ловчая сеть находится ближе к твердой поверхности. Расстояния между ловчими нитями в сетках пауков на опытных и контрольных участках не изменяются и равны: 0,3–0,4 сантиметрам. Анализ основных показателей структуры ловчих сетей: длин радиусов, размеров ловчей зоны, размеров свободной зоны показал, что сети и на опытном и контрольном участках вытянуты вниз. Коэффициент асимметрии для ловчих сетей *L. patagiatus*, расположенных на контрольном участке, равен 86 %, для ловчих сетей на опытном участке — 60 %.

Таблица 32

Средние значения показателей ловчих сетей *L. patagiatus*
на контрольном и опытном участках

Показатели структуры ловчей сети		Значения показателей.	
		контроль	опыт
Число витков в центральной зоне		5 ± 0,3	4 ± 0,17*
Размер центральной зоны	вверх	0,90 ± 0,2	0,70 ± 0,07
	вправо	0,90 ± 0,1	0,80 ± 0,08
	вниз	1,10 ± 0,3	0,90 ± 0,09
	влево	1,10 ± 0,2	0,80 ± 0,09*
Размер свободной зоны	вверх	1 ± 0,1	0,70 ± 0,07*
	вправо	1,20 ± 0,2	0,80 ± 0,08*
	вниз	1,80 ± 0,3	0,90 ± 0,09*
	влево	1,30 ± 0,3	0,80 ± 0,09*
Число радиусов		23,00 ± 2	19 ± 1*
Длина радиусов	вверх	14,50 ± 2,1	8,60 ± 0,70*
	вправо	13,50 ± 1,5	10,80 ± 1*
	вниз	17,20 ± 2	13,90 ± 0,80*
	влево	14,10 ± 1,6	11 ± 1,10*

Окончание табл. 32

Показатели структуры ловчей сети		Значения показателей.	
		контроль	опыт
Размер ловчей зоны	вверх	12 ± 2,20	6,30 ± 0,50*
	вправо	10,80 ± 1,40	8,60 ± 1*
	вниз	14 ± 1,80	10,50 ± 0,9*
	влево	11,20 ± 1,40	8,60 ± 0,9*
Число ловчих нитей	вверх	31 ± 3	19 ± 2*
	вправо	30 ± 3	23 ± 2*
	вниз	33 ± 3	26 ± 2*
	влево	31 ± 3	22 ± 2*
Расстояние между ловчими нитями	вверх	0,40 ± 0,04	0,30 ± 0,02*
	вправо	0,30 ± 0,03	0,40 ± 0,02*
	вниз	0,30 ± 0,03	0,40 ± 0,02*
	влево	0,30 ± 0,04	0,30 ± 0,02
Расстояние от середины центральной зо-		117 ± 12,2	90 ± 2,8*

ны ловчей сети до земли		
-------------------------	--	--

Примечание. Размеры, длины и расстояния приведены в сантиметрах.

Пауки питаются насекомыми и способны накапливать в своем теле токсические вещества, которые изменяют их поведение, что отражается в структуре ловчих сетей. Изменения в поведении животных фиксируются в структуре ловчих сетей. В ловчих сетях *L. patagiatus* на опытном участке отмечено 5 типов нарушений структуры или аномальных отклонений: сближение радиусов, расщепление радиусов, перекрест радиусов (ножницы), искривление радиусов, наличие лишней ловчей нити в секторе (табл. 33), которые не встречаются в контрольных группах за исключением аномалии типа «расщепление радиусов». Наиболее частыми отклонениями в опыте являются наличие лишней ловчей нити в секторе и сближение радиусов. Последнее, как правило, нарушает общую структуру ловчей сети.

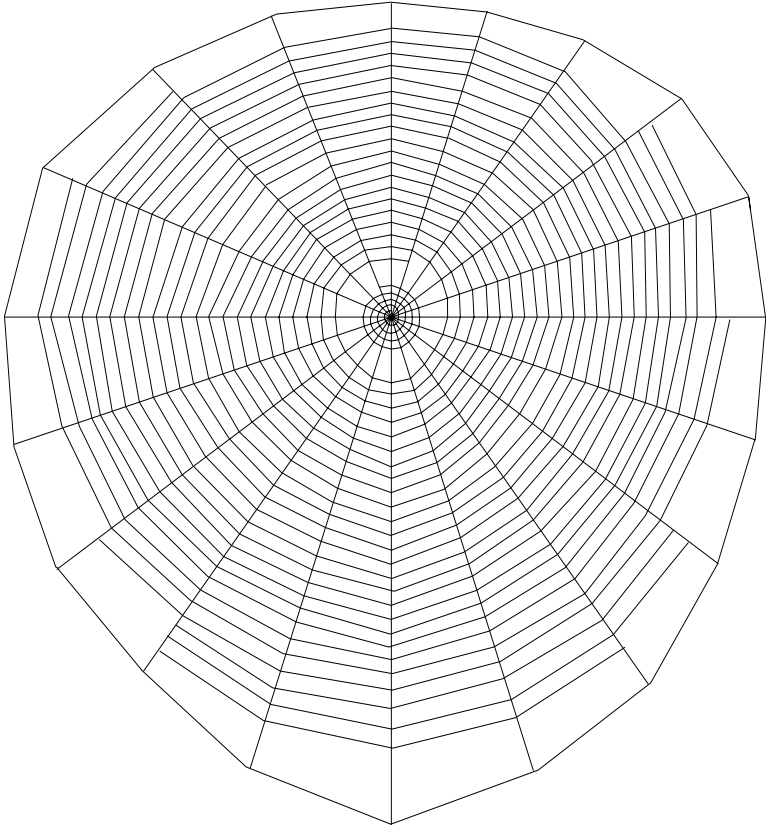


Рис. 23. Ловчая сеть *L. patagiatus*, опытный участок

Таблица 33

Аномалии в сетях половозрелых самок *L. patagiatus*
на контрольном и опытном участках

Показатели структуры ловчей сети	Опыт	Контроль
	Сближение радиусов	4 ± 1
Расщепление радиусов	2 ± 1	2 ± 1
«Ножницы»	3 ± 1	0
Искривление радиусов	3 ± 1	0
Лишняя нить в секторе	4 ± 1	0

Следовательно, на первых стадиях хронически действующего негативного фактора увеличивается количество нарушений в поведенческих алгоритмах пауков, которые могут приводить к структурным изменениям в их ловчих зонах.

Статистический факторный анализ с использованием метода главных компонент позволил выделить 4 основных независимых фактора, определяющих структуру ловчих сетей. В контрольной группе показателей ловчих сетей выявлено 77 % общей дисперсии, в опытной группе - 72 %, что указывает на меньшую структурированность ловчих сетей пауков в опыте (табл.34).

Таблица 34

Распределение общей дисперсии показателей по главным компонентам ловчих сетей *L. patagiatus* на опытном и контрольном участках

Компоненты	Общая дисперсия (77%) (72%)	
	Контрольный участок	Опытный участок
1	36,789	22,092
2	22,349	14,534
3	11,566	13,237
4	6,628	8,849

Сравнительный анализ дисперсий главных компонент в контрольных и опытных выборках выявил снижение количества взаимосвязанных показателей в первой-видовой и второй, пищевой компоненте при действии антропогенных факторов. В третьей и четвёртой биотопических компонентах происходит увеличение количества корреляционных взаимодействий (табл.35,36). Интерпретируя выделенные компоненты контрольных сетей *L. patagiatus*, следует отметить, что в первой видовой, наследственной компоненте, включающей структуру ловчей сети, сосредоточено 37 % общей дисперсии. Первая компонента объединяет показатели ловчей зоны, длины радиусов, размеры ловчей зоны. Вторая компонента, пищевая описывает взаимосвязь между количеством ловчих нитей в секторе с числом радиусов, размерами центральной и свободной зон. Определяющим во второй компоненте является количество ловчих нитей, которые формируют ловчую зону независимо от длин радиусов и расстояний между ловчими нитями и хорошо коррелирует с показателями центральной и свободной зоны. Третья и четвёртая биотопические компоненты объединяют нижние и боковые показатели ассиметрии размеров центральной, свободной зон, количество радиусов, боковые и верхние показатели количества ловчих нитей.

Таблица 35

Структура главных компонент
в ловчих сетях *L. patagiatus* контрольной выборки.

Показатели.	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне	0,132	0,588*	0,069	0,405*
Размер центральной зоны (вверх)	0,210	0,795*	0,481*	0,038
Размер центральной зоны (вправо)	0,180	0,709*	0,479*	0,169
Размер центральной зоны (вниз)	0,119	0,783*	0,564*	0,118
Размер центральной зоны (влево)	0,002	0,787*	0,568*	0,008
Размер свободной зоны (вверх)	0,119	0,422*	0,307	0,269
Размер свободной зоны (вправо)	0,436*	0,547*	0,319	0,366
Размер свободной зоны (вниз)	0,645*	0,129	0,449*	0,282
Размер свободной зоны (влево)	0,372	0,634*	0,449*	0,345
Число радиусов	0,196	0,521*	0,402*	0,378
Длина радиусов (вверх)	0,789*	0,324	0,267	0,095
Длина радиусов (вправо)	0,810*	0,079	0,078	0,279
Длина радиусов (вниз)	0,854*	0,009	0,215	0,390
Длина радиусов (влево)	0,892*	0,094	0,195	0,126
Размер ловчей зоны (вверх)	0,769*	0,409*	0,273	0,149
Размер ловчей зоны (вправо)	0,809*	0,021	0,126	0,319
Размер ловчей зоны (вниз)	0,887*	0,122	0,224	0,233
Размер ловчей зоны (влево)	0,881*	0,187	0,032	0,094
Число ловчих нитей (вверх)	0,527*	0,628*	0,480*	0,038
Число ловчих нитей (вправо)	0,425*	0,489*	0,591*	0,136
Число ловчих нитей (вниз)	0,426*	0,647*	0,266	0,359
Число ловчих нитей (влево)	0,493*	0,592*	0,469*	0,181
Расстояние между ловчими нитями (вверх)	0,764*	0,153	0,046	0,244

Показатели.	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Расстояние между ловчими нитями (вправо)	0,751*	0,179	0,166	0,431*
Расстояние между ловчими нитями (вниз)	0,760*	0,455*	0,113	0,040
Расстояние между ловчими нитями (влево)	0,507*	0,384	0,059	0,395
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли	0,743*	0,047	0,189	0,083

Примечания: Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Анализ структуры компонент опытной выборки показателей ловчих сетей выявил снижение дисперсии в первом, видовом факторе, обусловленном снижением корреляционных зависимостей между ловчими нитями. В опытных сетях наблюдается изменение структуры первой компоненты, доминирующей становится взаимосвязь между размерами центральной зоны. Во второй, пищевой компоненте проходят структурные перестройки поведения: распадается комплекс количества ловчих нитей в секторе и появляется комплекс взаимозависимых показателей расстояний между ловчими нитями в секторе. Усиливается взаимосвязь расстояний между ловчими нитями с асимметричными показателями, длин радиусов и показателями свободной зоны. Снижается регулирующее влияние показателей центральной зоны, что приводит к большей автономии ловчей зоны. Аналогичная ситуация наблюдается в третьей и четвертой биотопических компонентах, в которых усиливаются процессы асимметрии ловчих сетей пауков.

Таблица 36

Структура главных компонент в ловчих сетях
L. patagialis опытной выборки.

Показатели.	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Число витков в центральной зоне	0,396	0,006	0,179	0,599*
Размер центральной зоны (вверх)	0,713*	0,062	0,051	0,344
Размер центральной зоны (вправо)	0,389	0,354	0,129	0,058
Размер центральной зоны (вниз)	0,736*	0,097	0,170	0,381

Показатели.	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
Размер центральной зоны (влево)	0,692*	0,020	0,112	0,465*
Размер свободной зоны (вверх)	0,539*	0,089	0,292	0,482*
Размер свободной зоны (вправо)	0,412*	0,195	0,317	0,077
Размер свободной зоны (вниз)	0,178	0,577*	0,114	0,359
Размер свободной зоны (влево)	0,269	0,417*	0,260	0,683*
Число радиусов	0,384	0,395*	0,126	0,162
Длина радиусов (вверх)	0,520*	0,297	0,602*	0,081
Длина радиусов (вправо)	0,419*	0,162	0,698*	0,035
Длина радиусов (вниз)	0,489*	0,401*	0,305	0,301
Длина радиусов (влево)	0,521*	0,482*	0,215	0,216
Размер ловчей зоны (вверх)	0,525*	0,306	0,589*	0,001
Размер ловчей зоны (вправо)	0,397*	0,062	0,730*	0,042
Размер ловчей зоны (вниз)	0,363	0,421*	0,414*	0,057
Размер ловчей зоны (влево)	0,552*	0,351	0,394	0,134
Число ловчих нитей (вверх)	0,471*	0,553*	0,322	0,222
Число ловчих нитей (вправо)	0,564*	0,225	0,644*	0,059
Число ловчих нитей (вниз)	0,623*	0,213	0,371	0,224
Число ловчих нитей (влево)	0,792*	0,182	0,197	0,103

Расстояние между ловчими нитями (вверх)	0,006	0,758*	0,272	0,297
Расстояние между ловчими нитями (вправо)	0,046	0,635*	0,085	0,409
Расстояние между ловчими нитями (вниз)	0,064	0,667*	0,075	0,307
Расстояние между ловчими нитями (влево)	0,135	0,527*	0,363	0,209
Расстояние от середины центральной зоны ловчей сети до земли	0,089	0,187	0,299	0,112

Примечания: Приведены коэффициенты корреляции исследуемых показателей с главными компонентами. (*-статистически достоверные значения корреляционных зависимостей, при $P \leq 0,05$)

Таким образом, хроническое влияние автотранспортных загрязнений атмосферы изменяет строительные алгоритмы поведения пауков. Для части ловчих сетей характерны на первых этапах существенные нарушения, аномалии в структуре сетей. Пауки с аналогичными отклонениями по нашим наблюдениям погибают или меняют места обитания. Ловчие сети выживших животных характеризуются снижением структурированности, повышением автономности различных поведенческих комплексов и асимметричностью. Происходит распад поведенческих комплексов, связанных с количеством ловчих нитей в секторе, и появление новых поведенческих комплексов, автономных зависимостей расстояний между ловчими нитями в секторе. Аналогичные изменения поведенческих алгоритмов пауков наблюдались и при хроническом влиянии биотопических факторов. Наблюдается дезинтеграция крупных поведенческих стереотипов на составляющие более мелкие комплексы.

Новые поведенческие комплексы характеризуются повышенной лабильностью в зависимости от внешних условий и распадаются на отдельные элементы при усилении неблагоприятных воздействий. Следовательно, деградация поведенческих стереотипов пауков при действии негативных хронических факторов выражается в построении незаконченных или полностью неструктурированных ловчих сетей. Вероятно, полный алгоритм поведения строительства ловчих сетей пауков представлен в виде отдельных устойчивых модулей. В качестве модулей можно рассматривать: построение центральной области, число радиусов, заплетение ловчими нитями отдельных секторов, строительство убежищ и т.д. Поведенческие модули характеризуются различной степенью устойчивости и при действии негативных хронических факторов изменяются или разрушаются. Остаются наиболее древние, архетипные элементы построения ловчих сетей пауков.

1.17 Влияние радиоактивных загрязнений на структуру ловчих сетей пауков-кругопрядов

Строя свои сети на относительно открытых пространствах, пауки подвергаются влиянию антропогенных факторов, распространённых в данной местности: радиации, электромагнитных полей, химических веществ. Пауки в загрязнённых районах аккумулируют токсические вещества, изменяющие их поведение при строительстве ловчих сетей. Хроническое влияние радиации оказывает существенное влияние на животных. Ежедневное возобновление строительства ловчих

сетей позволяет проследить динамику влияния одного или нескольких антропогенных факторов.

Анализ тысячи ловчих сетей пауков-кругопрядов (*A. marmoreus*) позволил нам выделить типичные отклонения, аномалии в структуре ловчих сетей (рис. 24, 25), соответствующие различным физиологическим состояниям беспозвоночных. Полностью аномальная сеть *A*, сектор которой представлен на рис. 24, характерна для больного паука, на которого экологическая среда, токсические вещества или радиация повлияли в такой степени, что животное не способно плести нормальную сеть и умрет. Нарушения в ловчих сетях типа: *B*, *C*, *D*, *F* и *H* являются адаптивными. Появление различного типа отклонений в ловчих сетях пауков определяются типом и интенсивностью воздействий.

В экспериментальных условиях при искусственном облучении пауков в дозе от 10 до 100 Р/час нами получены нарушения типа *F*, проявляющие себя в незаплетении одного или нескольких секторов ловчей зоны сети. Необходимо отметить, что пауки устойчивы к действию радиации.

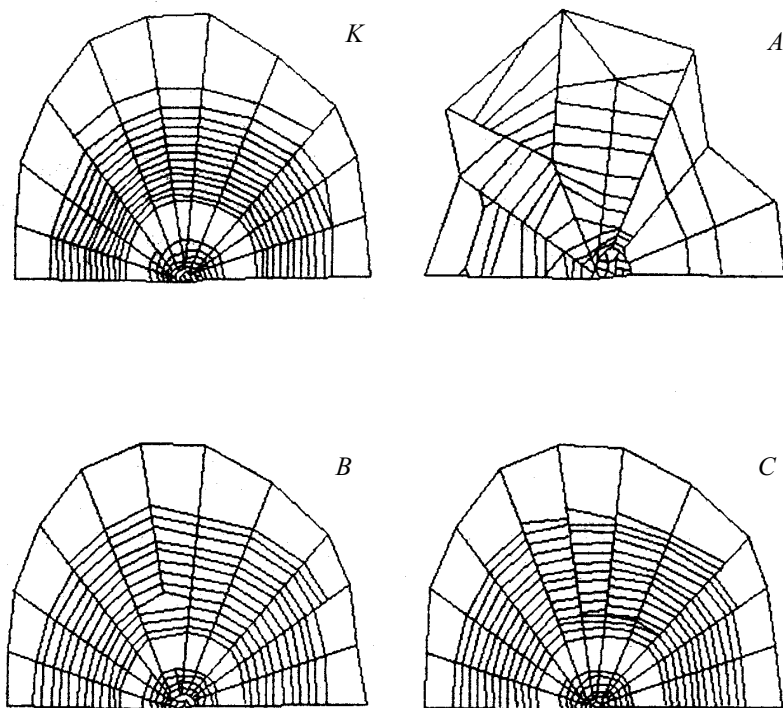


Рис. 24. Типы аномалий в ловчих сетях пауков-кругопрядов:
K — фрагмент эталонной ловчей сети; *A* — абсолютно аномальная сеть; *B* — укороченный радиус; *C* — ступенчатость ловчей спирали

В наших экспериментах пауки в 100 % случаев погибали только при дозе облучения, равной 1500 Р/час, при фоновом уровне равном 12-20 мкР/час. При искусственном облучении пауков возрастало количество различного типа аномалий: *F*, *H*, *D*, *C* и *A* — в зависимости от интенсивности облучения. Экологические

наблюдения структуры ловчих сегментов пауков проводились в г.Северске и окрестностях г.Томска. Выявлена повышенная частота встречаемости аномалий всех типов в сетях пауков: аномалии F-типа — до 70 %, и аномалии A-типа — до 20 %, в районе остановленных, отработавших тридцатилетний срок, атомных реакторов. Аналогичные нарушения в ловчих сетях пауков-кругопрядов наблюдались вдоль действующего стока слабо радиоактивных жидких отходов.

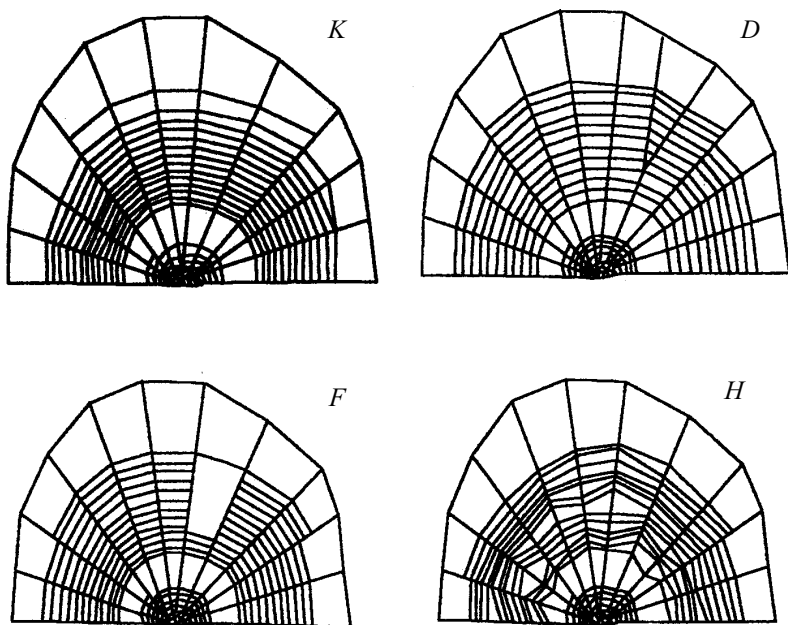


Рис. 25. Типы аномалий в ловчих сетях пауков-кругопрядов:
 K — фрагмент эталонной ловчей сети; D — раздвоение радиуса;
 F — отсутствие ловчих нитей в секторе;
 H — ломаная ловчая спираль

Сравнение с калибровочной кривой, полученной при экспериментальном облучении пауков фиксированными дозами рентгеновского излучения, позволяет считать, что аналогичные нарушения в структуре ловчих сетей пауков-кругопрядов возникают при искусственной дозе облучения эквивалентной 1–10 Р/час. Следовательно, наблюдаемые поведенческие реакции пауков при действии радиации можно рассматривать в качестве адаптаций на интегральное влияние радиоактивного состояния окружающей среды. Последующие нарушения поведенческих алгоритмов при строительстве ловчих сетей негативно сказывается и на физиологическом состоянии животных.

С целью выяснения особенностей в поведенческой реакции пауков при действии химических веществ использовалась аминная соль, раствором которой из пульверизатора опрыскивались сети пауков-кругопрядов. В результате проведенных исследований выяснилось, что в зависимости от концентрации раствора аминной соли происходит увеличение общего количества нарушений структуры

ловчих сетей с преобладанием аномалий С-типа. Аномалии С-типа выражаются в нарушении параллельности по секторам при заплетении клейкими ловчими нитями ловчей зоны паутины. При увеличении концентрации аминной соли количество «непараллельных» секторов увеличивается, растет количество и других видов аномалий, возникает асимметричность всей сети и, наконец, сеть становится полностью видоизменённой. В период летних полевых исследований обследовались ловчие сети пауков-кругопрядов, живущих в сосняке вокруг очистных сооружений Томского нефтеперерабатывающего комбината. Доминирующим типом нарушений в структуре ловчих сетей оказались аномалии С-типа, которые наблюдались ранее в экспериментальных условиях под влиянием аминной соли. Вероятно, можно дифференцировать радиоэкологические и химические влияния, используя в качестве биоиндикатора структуру ловчей сети пауков-кругопрядов.

Результаты исследований по влиянию хронических факторов на структуру ловчих сетей пауков-кругопрядов позволяют считать, что различные виды воздействий изменяют алгоритмы поведения пауков, что отражается в изменении структуры и конфигурации ловчих сетей. В зависимости от степени воздействий и их длительности нарушения в поведении пауков, оцениваемые по изменениям в структуре ловчих сетей, носят адаптивный или необратимый характер. Адаптивные изменения поведения разнообразны, локализуются в ловчих и свободных областях сетей пауков, существенно зависят от вида воздействий и их интенсивности. Так на автодорогах изменяются размеры ловчих сетей, снижается уровень их структурированности. При действии химических веществ увеличивается количество нарушений в структуре ловчей зоны. Радиоактивное влияние приводит к появлению значительного количества отклонений в структуре ловчей зоны, искривлению или перекрыванию радиусов, а также отклонений в других областях ловчих сетей пауков-кругопрядов.

Вероятно, полный алгоритм поведения строительства ловчих сетей пауков представлен в виде отдельных генетически детерминированных поведенческих модулей. В качестве модулей можно рассматривать: построение центральной области, число радиусов, заплетение ловчими нитями отдельных секторов, строительство убежищ и т.д. Поведенческие модули характеризуются различной степенью устойчивости и при действии негативных хронических факторов изменяются или разрушаются. Остаются наиболее древние, археотипные элементы построения ловчих сетей пауков, выполняющих функцию ловли летающих насекомых.

При действии внешних факторов, превышающих адаптивный уровень, независимо от вида воздействия ловчие сети становятся деструктивными, нарушаются их геометрические пропорции и, как правило, пауки прекращают плести сети, мигрируют в другие биотопы или погибают. Хронические влияния, не превышающие пределов адаптивного поведения, изменяют наиболее вариабильные поведенческие элементы пауков, которые способны сохраняться в ряду поколений. Изменённые и закреплённые естественным отбором поведенческие алгоритмы встраиваются в структуру общего стереотипа поведения и стимулируют процессы видообразования животных. Следует заметить, что самцы в поисках самок при оплодотворении ориентируются на сети, характерные для своего вида. Отсутствие видовых ловчих сеток в характерном для вида биотопе приводит к сексуальным притязаниям к самкам близкородственных подвидов и видов. Следовательно, в качестве эволюционного материала целесообразно рассматривать наиболее лабильные элементы поведения, которые способны видоизменяться под влиянием внешних хронически действующих факторов, сохраняться и адаптироваться к новым условиям внешней среды.

Глава 2. Хроническое влияние нефти и нефтепродуктов на поведение дождевых червей

Дождевые черви являются естественными обитателями почвенного слоя, широко распространены и успешность выживания существенно зависит от эффективности поведения. Активный, подвижный образ жизни в почвенном слое развил специальные органы чувств: виброрецепторы и запаховые рецепторы. Выживаемость дождевых червей во многом зависит от эффективности их поведенческих реакций. В слое почвы черви прокладывают сложные системы ходов под всей поверхностью. Запаховая и вибро-рецепции позволяют им оценивать негативные воздействия и перемещаться на безопасные территории. Нефть и нефтепродукты относятся к распространённым загрязнителям почв Западной Сибири, которые негативно влияют на численность популяций дождевых червей (Карташев, 2007).

Хроническое влияние нефтезагрязнений на дождевых червей изучалось нами совместно с К. С. Козловым в лабораторных и природных условиях.

2.1. Влияние нефтезагрязнений на поведение дождевых червей в лабораторных условиях.

В лабораторных условиях исследовались поведенческих реакций и изменения численности дождевых червей *Lumbricus rubellus* H. под влиянием различных концентраций товарной нефти и нефтепродуктов: бензина А-80, дизельного топлива.

Для оценки влияния нефти, бензина и дизельного топлива на поведенческие реакции и выживаемость дождевых червей использовались специально изготовленные лабораторные кюветы из оргстекла с размерами: длина - 0,4 м; высота - 0,15 м; ширина - 0,02 м. Размеры лабораторных кювет позволяли наблюдать за характером распределения дождевых червей по профилю почвы. Основное количество животных находилось в поверхностном 10-ти - 20-ти сантиметровом слое почвы. В лабораторные кюветы помещался слой серых лесных почв, зернисто-комковатой структуры, влажность 30%, по одному килограмму почвы в каждой кювете. Аналогичный тип почв широко распространен в Западной Сибири. В каждую кювету помещалось по 10 дождевых червей (*Lumbricus rubellus* K). Опыты проводились при комнатной температуре +20° на 850 половозрелых особях дождевых червей. Эксперименты с каждым видом загрязнений проводились в двух модификациях. В первом варианте проводились опыты с полным поверхностным загрязнением почвенного субстрата нефтепродуктами. Во второй серии использовалось частичное загрязнение почвенного субстрата нефтепродуктами. Опыты с полным загрязнение почвенного профиля нефтью проводились следующим образом: в лабораторные кюветы с почвой и червями вносился загрязнитель, который полностью покрывал поверхность и равномерно просачивался по субстрату. Каждая серия состояла из восьми опытов, с одноразовыми дозами внесения загрязнителей: 5, 10, 20, 30, 40, 50, 100 г/кг почвы, при параллельном контроле без нефтезагрязнений. Товарную нефть вносили в кюветы через одни сутки после помещения в нее червей. Эксперименты проводились в течение 7-ми суток для каждой концентрации нефти. Использовалась товарная нефть Урманского месторождения

Опыты с загрязнением образцов почвы бензином проводились по аналогичной методике: в лабораторные кюветы с почвой и дождевыми червями вносился бензин А-80. Исследования проводились с концентрацией бензина: 2,5, 5,

7.5, 10, 20 г/кг почвы, при параллельном контроле в течение 7-ми суток с каждой из концентраций. В лабораторных и полевых исследованиях использовался бензин автомобильный А - 80 неэтилированный, ТУ 38.001165-97. Эксперименты с полным загрязнением почв дизельным топливом летнего типа состоял из шести серий, при концентрациях: 2.5, 5, 7.5, 10, 20 г/кг почвы. Дизельное топливо вносилось сверху из мерного стакана, так чтобы оно просачивалось по почвенному профилю равномерно, на одинаковую глубину. Опыты проводились в течение 7-ми суток для каждой исследуемой концентрации.

Использовалось дизельное топливо летнего типа, ГОСТ 305-82. Опыты с частичным загрязнением почвы нефтепродуктами проводились по следующей схеме: в лабораторные кюветы с почвой и червями вносились нефтепродукты сегментарно по всей глубине почвенного слоя. Эксперимент состоял из восьми вариантов для каждого типа нефтепродуктов, с сегментами загрязнения шириной: 1, 2, 4, 8, 16, 32, 40 см. при параллельном контроле.

Поведенческие реакции опытной группы червей наблюдались визуально. Прозрачные пластиковые кюветы шириной 2 см позволяли наблюдать за поведением каждого экземпляра. При внесении товарной нефти в концентрации: 100, 50, 40, 30, 20, 10 и 5 г/кг почвы при сплошном загрязнении почвенного профиля, дождевые черви начинали реагировать в течение первых 10 - 15-ти минут. Конструкция лабораторных кювет позволяла оценить глубину проникновения нефти в сосудах.

Таблица 2.1

Средняя глубина просачиваемости нефти в лабораторных кюветках в зависимости от концентрации.

	Концентрация нефти, вносимой в лабораторные кюветы (г/кг почвы).						
	5	10	20	30	40	50	100
Средняя глубина просачиваемости нефти в сосудах х ± mт (см).	0.5 ± 0.1	0.9 ± 0.1	2.7 ± 0.1	3.3 ± 0.1	3.8 ± 0.03	4.0 ± 0.03	7.9 ± 0.3

При действии нефтезагрязнений в зависимости от типа поведения дождевые черви дифференцировались на три группы. Поведение животных не изменяется при нефтезагрязнениях. Количество червей, отнесенных к данной группе, составило в среднем 15%. В основном это черви, которые находились на дне экспериментальных садков или в придонной части и не подвергались влиянию нефти. Вторая группа - дождевые черви поднимаются до границы просачивания нефти, начинают двигаться вдоль нее, огибая загрязненные участки, в поисках чистой почвы. Количество червей, отнесенных к аналогичной группе, составило 60%. В третьей группе черви проходят слой почвы, загрязненный сырой нефтью, перпендикулярно границе просачивания и выходят на поверхность (25%). Наиболее оптимальной поведенческой реакцией выживания червей при нефтезагрязнениях является второй тип, горизонтальной миграции. При вертикальной миграции животных происходит их гибель. При контакте с нефтью развиваются рефлекторные реакции у дождевых червей

3-й группы, заключающихся в сокращение кожно-мышечного мешка и асинхронных движениях переднего и заднего отделов туловища.

Таблица 2.2.Смертность дождевых червей в зависимости от концентрации нефтезагрязнений.

Концентрация нефти г/кг	1 сутки	2 сутки	3 сутки	4 сутки	5 сутки	6 сутки	7 сутки
Контроль(0 грамм)	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0
20	0.4 ±0.48	0.6 ± 0.48	1.2 ±0.39	1.2 ±0.39	1.2 ±0.39	1.2 ±0.39	1.2 ±0.39
30	2.4 ±0.48	2.4 ±0.48	5.4 ±0.48	5.4 ±0.48	5.4 ±0.48	5.4 ±0.48	5.4 ±0.48
40	5.0 ±0.62	6.0 ± 0.62	7.0 ±0.6	7.4 ± 0.48	7.4 ±0.48	7.4 ±0.48	7.4 ±0.48
50	7.8 ±0.73	8.6 ±0.48	9.4 ±0.48	9.6 ± 0.48	9.6 ±0.48	9.6 ±0.48	9.6 ± 0.48
100	9.8 ±0.39	9.8 ±0.39	9.8 ±0.39	9.8 ±0.39	9.8 ±0.39	9.8 ±0.39	9.8 ±0.39

Анализ среднестатистических данных выживаемости червей, представленных в Таблице 2.2 при полном покрытии почвы нефтью, свидетельствует об увеличении смертности животных при концентрации нефти 20 г/кг-50г/кг в первые двое суток с последующим нарастанием к третьим суткам последствия. Наблюдается пропорциональная зависимость увеличения летальности червей пропорционально концентрации нефтезагрязнений. Летальная доза нефти формируется при концентрации 100 г/кг. В контрольных условиях численность дождевых червей не изменялась в течение 7-ми дней. Черви вели себя спокойно, о чем свидетельствуют ежедневные визуальные наблюдения. Ходы дождевых червей были как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. Выхода дождевых червей на поверхность почвы в течение всего опыта не наблюдалось.

Эксперименты с локальными нефтезагрязнениями проводились при внесении нефти в лабораторные кюветы фрагментарно:1,2,4,8,16, 32 и 40 см длины и 2 см ширины. При частичном загрязнении почвенного профиля нефтью в течение первых 5 - 10-ти минут после внесения нефти по характеру поведенческих реакций животные разделились на три группы. Поведенческие реакции дождевых червей не изменялись. К данной группе были отнесены черви, которые не попали под непосредственное воздействие нефти. Реакция ухода дождевых червей на некоторое расстояние от загрязнения, свойственная беспозвоночным животным, находившимся на границе с загрязнением, или в непосредственной близости от неё. Черви не пытались выйти наружу, они уходили в сторону от загрязнения на определенное расстояние (Таб.2.3) и проходили слой почвы, загрязненный сы-

рой нефтью. Как показали наблюдения, при 64 % нефтезагрязнении животным удаётся избежать действия нефти, при 80% наблюдается их гибель.

Таблица 2.3. Среднее минимальное расстояние миграции дождевых червей от нефтезагрязнений.

	Уровень нефтезагрязнений.						
	2%	4%	8%	16%	32%	64%	80%
Среднее минимальное расстояние миграции червей (см).	2 + ₀ 6	2.3±0 1	2.4±0 1	2.7±01	3.1±01	3.3±0.2	0

	Смертность червей (<i>Lumbricus rubellus</i> Н.)		
	1 сутки	2 сутки	3, 4, 5, 6, 7 сутки
1 см (2%0)	0	0	0
2 см (4%)	0	0	0
4 см (8%)	0.2 ± 0.4	1.4 ±0.5	3.4 ±0.5
8 см (16%)	2.2 ±0.4	3.4 ±0.5	5.4 ±0.5
16 см (32%)	7.0 ±0.9	8.0 ±0.6	9.2 ± 0.4
32 см (65%)	9.8 ±0.4	9.8 ± 0.4	9.8 ± 0.4
40 см (80%)	9.8 ±0.4	9.8 ± 0.4	9.8 ±0.4

Таб.2.4 Выживаемость червей (*Lumbricus rubellus* Н.) в зависимости от размеров локальных нефтезагрязнений почвы.

Смертность дождевых червей (*Lumbricus rubellus* Н.) в зависимости от размеров локальных загрязнений нефтью почвы приведена в таблице 2.4, и позволяет заме-

Таблица 2.5

Средняя глубина просачивания бензина А-80 и дизельного топлива в кюветах в зависимости от концентрации.

	Концентрация загрязнителей в лабораторные кюветы (г/кг почвы).				
	2.5	5	7.5	10	20
Средняя глубина просачиваемости бензина А-80 (см.).	1.6 ± 0.07	2.8 ± 0.07	3.2 ± 0.07	4.1 ± 0.1	6.7 ± 0.07
Средняя глубина просачиваемости дизельного топлива	1.6 ± 0.07	2.8 ± 0.07	3.2 ± 0.07	4.1 ± 0.1	6.7 ± 0.07

тить, что максимальная летальность животных характерна при 80% загрязнённости поверхности почвы. При внесении бензина А-80 и дизельного топлива в концентрации: 2.5, 5, 7.5, 10, 20 г/кг почвы, при равномерном загрязнении *почвенного профиля, дождевые черви (Lumbricus rubellus* Н.) *начинали* реагировать в течение первых 15-ти минут. Данные приведены в таблице 2.5 и позволяют заметить, что глубина загрязнений пропорциональна концентрации нефтепродуктов. Все животные по характеру ответных поведенческих реакций разделяются на три группы. Поведенческие реакции не изменялись и животные погибали. Количество червей отнесенных к данной реакции составило 89%. Дождевые черви двигаются в горизонтальном направлении, проявляя ответную реакцию на загрязнение в поисках чистой почвы. Количество червей отнесенных к данной реакции составило 10%. Дождевые черви проходят слой почвы, загрязненный бензином и дизельным топливом, перпендикулярно границе просачивания и выходят на поверхность. Количество червей отнесенных к данной реакции не превышало 2%. Описанные поведенческие реакции характерны для дождевых червей (*Lumbricus rubellus* Н.), которые находились в верхнем слое почвы до 3-х сантиметров и реагировали на внесенные нефтепродукты. Вредное экологическое влияние бензина и дизельного топлива заключается в их химической токсичности. Ароматические углеводороды, находясь в почвах, оказывают наркотическое и токсическое действие на живые организмы. Что подтверждается первым типом поведенческих реакций дождевых червей (*Lumbricus rubellus* Н.). В течение короткого периода острого токсичного действия благодаря высокой летучести ароматических углеводородов бензин и дизельное топливо негативно влияют на численность

дождевых червей. Проведенные лабораторные исследования показали, что 10% дождевых червей избегают загрязнения и горизонтально мигрируют в чистую почву. Стабилизация численности дождевых червей (*Lumbricus rubellus*) на третьи сутки опытов обусловлена тем, что значительная часть бензина и дизельного топлива разлагается и улетучивается. Необходимо отметить особенности поведения дождевых червей 3-й группы, которые выходят непосредственно на поверхность: животные не передвигаются по загрязненной нефтепродуктами поверхности, у них отсутствует сокращений кожно-мускульного мешка и они погибают.

Среднестатистические данные по смертности дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от концентрации бензина А-80 и дизельного топлива приведены в таблицах 2.6 и 2.7, и свидетельствуют о негативном влиянии нефтепродуктов на выживаемость червей. Токсичность нефтепродуктов в 8-10 раз превышает токсичность нефти, отличается быстродействием и приводит к диссинхронизации поведенческих реакций животных.

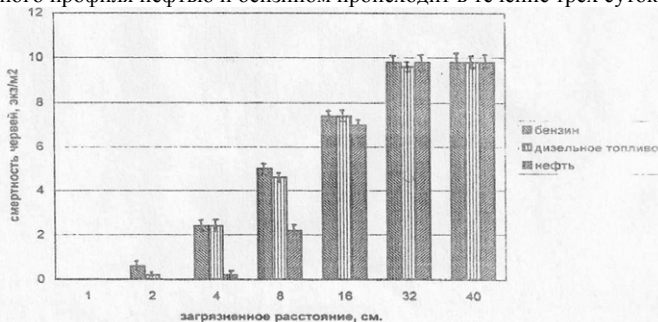
Концентрация бензина (г/кг)	Смертность червей (<i>Lumbricus rubellus</i> H.).		
	1 сутки	2 сутки	3 - 7 сутки
Контроль.	0	0	0
2.5	1.4 ± 0.5	2.2 ± 0.4	3.0 ± 0.6(30%)
5	3.0 ± 0.6	4.4 ± 0.5	5.6 ± 0.5(56%)
7.5	6.2 ± 0.7	7.4 ± 0.5	7.8 ± 0.7(78%)
10	9.2 ± 0.7	9.6 ± 0.5	9.8 ± 0.4(98%)
20	9.8 ± 0.4	9.8 ± 0.4	9.8 ± 0.4 (98%)

При локальном загрязнение почвенного профиля бензином А-80 и дизельным топливом реакция дождевых червей в течение первых 5 - 10-ти минут после внесения нефтепродуктов существенно зависит от местоположения животных. Все животные по характеру поведенческих реакций были условно разделены на две группы.

Поведенческие реакции остались без изменения. К данной группе были отнесены черви, которые непосредственно попали под воздействие загрязнителей и погибли или находились на значительном удалении от них. Для второй группы характерны реакции ухода на некоторое расстояние от загрязнений. Аналогичная реакция свойственна червям, находившимся на границе с загрязнением или в непосредственной близости. Животные не пытались выйти наружу, они уходили в сторону от загрязнений на определенное расстояние (Таб.2.7) Изменения численности дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в лабораторных кюветах под влиянием бензина А-80 происходят в течение четырёх суток, под влиянием дизельного топлива в течение трёх суток. Смертность дождевых червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от расстояний до загрязнений бензином и дизельным топливом по почвенному профилю в течение суток и приведена в таблицах 2.8 и 2.9. Анализ, представленных данных, свидетельствует об увеличении смертности червей в зависимости от длительности и степени покрытия почвенного профиля нефтепродуктами. При 64% процентном покрытии почвенного профиля бензином и дизельным топливом гибель всех дождевых червей происходит в первые сутки (Козлов, Карташев, 2004).

Бензин и дизельное топливо хорошо растворимы в почвенной воде. Мигрируя по почвенному профилю, нефтепродукты расширяют область первоначального загрязнения, проникают в клетки через мембраны при дыхании дождевых червей (Артемьева, 1989). Дождевые черви дышат кожей. Транспорту кислорода к органам и тканям у дождевых червей способствует кровеносная система. Интенсивность дыхания поддерживается на одном уровне при значительных колебаниях содержания кислорода в воздухе. При низком содержании кислорода дыхание происходит за счет кислорода, растворенного в жидкостях тела. Благодаря двойному механизму дыхания: наличию циркуляторной системы и дыхательного пигмента, дождевые черви заселяют субстраты с разнообразным режимом аэрации и парциального давления кислорода. Несмотря на относительно короткий период острого токсического действия нефтепродуктов и высокой летучести ароматических углеводородов, бензин и дизельное топливо способны оказать значительное влияние на численность дождевых червей. Пятидесяти процентная летальная доза (LD_{50}) в условиях сплошного загрязнения почвы достигается при 4 граммах бензина на 1 кг почвы. В условиях сплошного загрязнения почвенного профиля гибель червей на уровне LD_{50} происходит при 4.9 граммах дизельного топлива на 1 кг почвы. Ароматические углеводороды с почвенным воздухом через кожные покровы попадают в организм животных, вызывая отравление и обездвижение червей, которые не способны мигрировать с загрязненной местности. В экспериментах на открытых песчаных пляжах приливно-отливной зоны показано, что свежая сырая нефть более токсична, чем нефть после выветривания, наименее чувствительными были нематоды.

Стабилизация численности дождевых червей на 4-е сутки в лабораторных условиях обусловлена тем, что значительная часть легкой фракции нефти разлагается и улетучивается еще на поверхности. В условиях сплошного загрязнения почвенного профиля LD_{50} достигается при 29.8 граммах товарной нефти на 1 кг почвы. Анализируя данные, представленные на рисунке 2.1, можно заметить, что при частичном загрязнении почвенного профиля (40%) в лабораторных кюветах нефть оказывает менее выраженное влияние на смертность дождевых червей, чем бензин и дизельное топливо. Лабораторные опыты по частичному загрязнению почвенного профиля подтверждают представления о негативном влиянии нефти и нефтепродуктов на поведение и численность дождевых червей. Изменения численности дождевых червей в лабораторных кюветах при частичном загрязнении почвенного профиля нефтью и бензином происходит в течение трёх суток.

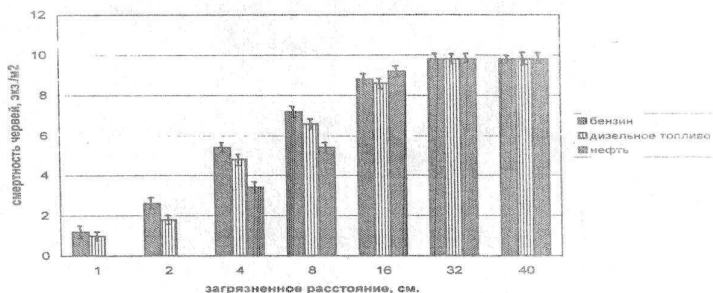


1 - доверительный интервал

Рис.2.1. Смертность червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от дозы внесения бензина, дизельного топлива, нефти. Частичное загрязнение почвенного профиля, через один день после внесения загрязнений

Результаты исследований показали, что при увеличении степени загрязненности почвенного профиля нефтью и повышении концентрации в почве легких фракций нефтепродуктов, дождевые черви уходят от загрязнений на безопасное расстояние, на котором токсичное действие легкой фракции для них менее выражено. Реакция свойственна червям, находившимся на границе с загрязнением, либо в непосредственной близости. Черви не пытались выйти наружу, они уходили в сторону от загрязнений на определенное расстояние. В течение двухсуточного периода действия нефти происходит повышение смертности животных. Рис.2.2.

Таким образом, в результате проведенных лабораторных исследованиях установлено, что нефть и нефтепродукты оказывают отрицательное действие на дождевых червей, вызывая их массовую миграцию и гибель в интенсивной зоне загрязнений.



I - доверительный интервал

Рис .2.2.Смертность червей (*Lumbricus rubellus* H.) в зависимости от дозы внесения бензина, дизельного топлива, нефти. Частичное загрязнение почвенного профиля в течение 7-й день после внесения загрязнений

2.2. Влияние нефти и нефтепродуктов на поведение и численность дождевых червей в природных условиях.

В естественных условиях изучались поведение и изменение численности дождевых червей при хроническом влиянии различных концентраций нефти и нефтепродуктов. Исследования проводились в Томской области. В природных условиях рассматривалось влияние искусственного загрязнения почвы на поведение и состояние популяции дождевых червей. Параллельно оценивалась скорость деградации нефти и нефтепродуктов в почве. Для оценки влияния острой токсичности различных концентраций нефтепродуктов: бензина, дизельного топлива и нефти на миграционное поведение и выживаемость дождевых червей в естественном биоценозе созданы модельные площадки 1 м^2 с дозированным внесением нефти в концентрации: 2, 5, 10, 15 $\text{кг}/\text{м}^2$, бензина А-80: 0,5, 1, 2, 4 $\text{кг}/\text{м}^2$ и дизельного топлива: 0,5, 1, 2, 4 $\text{кг}/\text{м}^2$. Рассмотрено 39 модельных площадок, в том числе 36 с внесением загрязнителей и 3 - контрольных участка. Учеты численности дождевых червей на площадках проводились в 3, 10, 30, 90 и 450 суток хронического влияния нефтезагрязнений. Количественный учет дождевых червей проводился методом раскопок с применением ручной разборки почвы. Отбор проб

для анализа проводился на загрязненных участках, на границе загрязнений, на удалении 1-го метра от загрязнений и контрольных участках. Параллельно проводился количественный учет коконов червей.

Через трое суток после внесения нефти и нефтепродуктов: бензина А-80 и дизельного топлива в почву, на участках, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, не наблюдалось живых дождевых червей. На участках, загрязненных бензином А-80 и дизельным топливом, обнаружены разлагающиеся черви.

Таблица 2.10.

Количество разлагающихся червей на участках с внесением нефти и нефтепродуктов различной концентрации через 3-е суток.

Вид загрязнения.	Исходная концентрация. (кг/м ²)	Местотбитание.	Количество разлагающихся червей (экз/м ²)	Общее количество живых червей (экз/м ²)
		контроль	0	203±13.1
бензин	4	загрязнение	198±17.8	0
	2	загрязнение	187±14	0
	1	загрязнение	138±13	0
	0.5	загрязнение	118±13	0
Дизельное топливо	4	загрязнение	153±9.7	0
	2	загрязнение	137±11	0
	1	загрязнение	103±8.3	0
	0.5	загрязнение	90±10.1	0
Нефть	15	загрязнение	0	0
	10	загрязнение	0	0
	5	загрязнение	0	0
	2.5	загрязнение	0	0

При загрязнение бензином количество разлагающихся червей было максимальным при внесении 4 кг/м² и составило 198 экземпляров (97.5% от количества живых дождевых червей на контрольном участке), минимальным при внесении 0.5 кг/м и составило 118 экземпляров (58.1%) При загрязнении почвы дизельным топливом количество разлагающихся червей при внесении 4 кг/м² и составило 153 экземпляров (75.4 % от количества живых дождевых червей на контрольном участке), при концентрации 0.5 кг/м - 90 экземпляров (44.3 %). На участках, загрязненных нефтью разлагающихся дождевых червей не обнаружено, что свидетельствует об успешной миграции их из зон загрязнения. Наблюдается пропорциональная зависимость между концентрацией вносимых нефтепродуктов и смертностью дождевых червей на загрязненных участках после внесения нефтепродуктов.

Количество коконов дождевых червей подсчитывалось на загрязненном участке, на границе загрязнений, на удалении 1-го метра от загрязнений и контрольном участке. Данные, полученные при учете коконов на 3-й день после внесения загрязнений, представлены в таблице 2.11. Максимальное количество коконов обнаружено на границе с участком загрязнения бензином 2 кг/м и составило 475 экземпляров, минимальное на границе с участком загрязнения бензином 4 кг/м и составило 173 экземпляров (44 %). На границах с участками, загрязненными бензином с концентрацией: 2, 1, 05 кг/м, дизельным топливом: 4, 2 кг/м² и нефтью 5 кг/м² наблюдается увеличение количества коконов по сравнению с загрязненным и участком находящемся на удалении 1 метр. При сравнении участков, загрязненных бензином и дизельным топливом, с участками, находящимися на удалении 1 метр существенных изменений в количестве коконов не наблюдается.

Таблица 2.11. Количество коконов дождевых червей в почве через трое суток после загрязнений нефтепродуктами.

Вид загрязнения.	Концентрация кг/м ²	Тип участка.	Кол-во коконов экз/м ²	Общее кол-во живых червей экз/м ²
		контроль	392 ± 16	203 ± 13
Бензин	4	загрязнение	427 ± 17	0
		граница	373 ± 12	272 ± 9
		1м от загр-я	428 ± 13	200 ± 11
	2	загрязнение	437 ± 11	0
		граница	475 ± 16	262 ± 6
		1м от загр-я	428 ± 6	210 ± 16
	1	загрязнение	353 ± 9	0
		граница	430 ± 14	283 ± 13
		1м от загр-я	360 ± 18	200 ± 11
	0.5	загрязнение	345 ± 8	0
		граница	430 ± 14	293 ± 6
		1м от загр-я	360 ± 18	207 ± 14
Дизельное топливо летнего типа.	4	загрязнение	348 ± 7	0
		граница	380 ± 18	313 ± 9
		1м от загр-я	340 ± 7	200 ± 11
	2	загрязнение	345 ± 14	0
		граница	367 ± 9	273 ± 9
		1м от загр-я	323 ± 6	207 ± 16

	1	загрязнение	345 ± 11	0
		граница	327 ± 14	330 ± 14
		1м от загр-я	322 ± 15	200 ± 11
	0.5	загрязнение	350 ± 10	0
		граница	303 ± 13	342 ± 10
		1м от загр-я	333 ± 6	203 ± 13
Нефть	15	загрязнение	333 ± 6	0
		граница	352 ± 10	338 ± 6
		1м от загр-я	353 ± 9	200 ± 11
	10	загрязнение	283 ± 16	0
		граница	327 ± 10	320 ± 11
		1м от загр-я	328 ± 9	203 ± 13
	5	загрязнение	258 ± 9	0
		граница	338 ± 6	303 ± 13
		1м от загр-я	320 ± 11	203 ± 13
	2.5	загрязнение	337 ± 8	0
		граница	290 ± 20	327 ± 14
		1м от загр-я	322 ± 6	215 ± 8

Представленные среднестатистические результаты исследований свидетельствуют о недостоверном изменении численности коконов вне зоны нефтезагрязнений. При сравнении контрольных участков и участков, находящихся на удалении 1 метр от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в общем количестве живых червей не выявлено. На границе с участком загрязненным бензином общее количество живых червей при внесении 05 кг/м бензина составило 293 экзemplяра, минимальное при внесении 2 кг/м и составило 262 экзemplяра. Аналогичные результаты получены на границе с участком, загрязненным дизельным топливом: общее количество живых червей при внесении 0.5 кг/м дизельного топлива составило 342 экзemplяра, минимальное при внесении 2 кг/м и составило 273 экзemplяра. На границе с участком, загрязненным нефтью, общее количество живых червей при внесении 15 кг/м² нефти составило 338 экзemplяра, минимальное при внесении 5 кг/м² - 303 экзemplяра. Представленные данные позволяют заметить, что дождевые черви, подвергшиеся влиянию бензина и дизельного топлива, в течение первых трёх дней

мигрируют из загрязнённых участков и погибают. Численность погибших червей пропорциональна концентрации загрязнений. При нефтезагрязнениях дождевые черви мигрируют в чистые участки активно и разлагающих червей на загрязнённых участках практически не обнаруживается. Вероятно, бензин и дизельное топливо характеризуются более выраженным наркотическим и токсическим действием по сравнению с нефтью, что приводит к нарушению миграционного поведения беспозвоночных в течение первых дней влияния нефтепродуктов.

Таблица 2.12. Распределение дождевых червей на опытных участках в зависимости от типа загрязнений через 3-е суток.

Вид загрязнений.	Концентрация, кг/м ²	Местообитание.	Общее кол-во живых червей экз/м ²	Кол-во половозрелых червей экз/м ²	Кол-во неполовозрелых червей экз/м ²	Кол-во червей, Lumbricus rubellus H, экз/м ²	Кол-во червей, Octolasion lacteum O, экз/м ²
		контроль	203 ± 13	147 ± 13	57 ± 6.	118 ± 11	85 ± 8.
Бен- зин	4	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	272 ± 9	203 ± 10	68 ± 9	163 ± 13	105 ± 16.
		1 м от загр-я	200 ± 11	147 ± 9	53 ± 12	115 ± 8.	85 ± 12.
	2	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	262 ± 6	198 ± 9	63 ± 8	153 ± 14.	108 ± 13.
		1 м от загрязнений	210 ± 16	153 ± 6	57 ± 11	115 ± 8.	95 ± 18.
1.		загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	283 ± 13	222 ± 18	62 ± 6	158 ± 6.	125 ± 16.
		1 м от загр-я	200 ± 13	147 ± 9	53 ± 12.	115 ± 8.	85 ± 12.
0.5		загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	293 ± 6	228 ± 13	65 ± 11	158 ± 6.	135 ± 11.
		1 м от загр-я	207 ± 14	150 ± 10	57 ± 13.	118 ± 9.	88 ± 13.
Ди- зель- ное	4	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	313 ± 9	250 ± 7	63 ± 9	180 ± 8.	133 ± 6.
		1 м от загр-	200 ± 11	147 ± 9	53 ± 12	115 ± 8.	85 ± 8.

		я					12.
топли-	2	загрязне-	0	0	0	0	0
во		граница	273 ± 9	208 ± 13	65 ± 8	157 ± 8.	117 ± 11.
(лет-		1 м от	207 ± 16	153 ± 6	53 ± 9.	117 ± 6.	90 ± 15.
него	1	загрязне-	0	0	0	0	0
1 ти-		граница	330 ± 14	250 ± 17	77 ± 12.	193 ± 23.	133 ± 15.
па).		1 м от	200 ± 11	147 ± 9	53 ± 12.	115 ± 8.	85 ± 12.
	0.5	загрязне-	0	0	0	0	0
		граница	342 ± 10	255 ± 11.	83 ± 17.	195 ± 11.	143 ± 9.
		1 м от	203 ± 13	148 ± 11	57 ± 11	117 ± 10.	87 ± 12.
Нефт	15	загрязне-	0	0	0	0	0
ь		граница	338 ± 6	243 ± 6	95 ± 4	208 ± 6.	130 ± 8.
		1 м от	200 ± 11	145 ± 11	55 ± 6	117 ± 11.	83 ± 7.
	10	загрязне-	0	0	0	0	0
		граница	320 ± 11	238 ± 9	82 ± 11	207 ± 4.	113 ± 10.
		1 м от загр-	203 ± 13	138 ± 14	65 ± 8	115 ± 13.	88 ± 3.
	5	загрязне-	0	0	0	0	0
		граница	303 ± 13	225 ± 19	78 ± 14	195 ± 13.	108 ± 6.
		1 м от загр-	203 ± 13	140 ± 13	63 ± 8	113 ± 12.	90 ± 5.
	2.5	загрязне-	0	0	0	0	0
		граница	327 ± 14	238 ± 9	88 ± 12	200 ± 13.	127 ± 17.
		1 м от	215 ± 8	152 ± 8	65 ± 8	127 ± 4.	88 ± 8.

При сравнении контрольных участков и участков, находящихся на удалении 1 одного метра от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных изменений в количестве половозрелых и неполовозрелых червей не обнаружено. В приграничном районе с загрязненными участками значительно увеличивается общее количество червей. Данные по максимальному и минималь-

ному количеству половозрелых дождевых червей на границе с загрязненными участками соответствуют общему количеству живых червей и составляют 228 и 198 на границе с участком, загрязненным бензином. На границе с участком, загрязненным дизельным топливом количество живых червей варьируют в пределах: 255 и 208. На границе с участком, загрязненным нефтью с концентрацией 15 и 5 кг/м, численность червей составляет 243 и 225.

При проведении полевых работ через десять суток после внесения нефти и нефтепродуктов: бензина А-80 и дизельного топлива в почве, на всех участках, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, живых дождевых червей не обнаружено. На участках, загрязненных нефтепродуктами бензином А-80 и дизельным топливом, находятся разлагающиеся черви. При загрязнении бензином количество разлагающихся червей при внесении 4 кг/м² и составило 143 экземпляра. При загрязнении почвы дизельным топливом количество разлагающихся червей максимально при внесении 4 кг/м² и составило 152 экземпляра, при внесении 0.5 кг/м² - 103 экземпляра (34.0 % от количества живых дождевых червей на контрольном участке). Как показали лабораторные исследования, в течение 4 суток дождевые черви разлагаются полностью. Наличие разлагающихся дождевых червей на 10-й день свидетельствует о том, что черви мигрировали на площадки загрязненные бензином и дизельным топливом. Вероятно, токсическое и наркотическое влияние нефтепродуктов приводит к нарушениям запаховой ориентации животных, что негативно сказывается на их миграции в загрязнённые участки. Во всех случаях нефтезагрязнений не отмечалось аналогичных эффектов. Дождевые черви частично заселяют площадки, загрязненные бензином и дизельным топливом. На площадках, загрязненных нефтью, разлагающихся червей не обнаружено. Количественный учет коконов дождевых червей проводился на загрязненном участке, на границе загрязнения, на удалении 1-го метра от загрязнения и контрольном участке. Среднестатистические значения численности коконов на границах с загрязнениями через 10-й день после внесения загрязнений представлены в таблице 13. Максимальное количество коконов червей обнаружено на границе с загрязнённым нефтью участком при концентрации 2.5 кг/м². Минимальное количество коконов встречается на границе с участком, загрязнённым дизельным топливом 05 кг/м². На участках, загрязненных бензином, дизельным топливом и нефтью наблюдается значительное снижение численности коконов.

При сравнении с контролем можно отметить уменьшение общего количества живых червей на границе с загрязнением бензином при концентрациях: 4 и 2кг/м², дизельного топлива: 4, 2., 1, 0.5 кг/м² и нефтью 15, 10 кг/м². На границе с участком, загрязненным бензином, общее количество живых червей максимально при внесении в почву 1 и 0.5 кг/м и минимально при внесении 2. кг/м и составило 240 экземпляров. На границе с участком, загрязненным дизельным топливом, общее количество живых червей максимально при концентрациях: 2 кг/м и минимально при внесении 0.5 кг/м и составило 240 экземпляров -79 % от количества живых дождевых червей на контрольном участке. На границе с участком, загрязненным нефтью, общее количество живых червей максимально при внесении в почву 2.5 кг/м². Представленные результаты свидетельствуют о снижении численности животных на границе с участками, загрязненными нефтепродуктами.

Таблица 2.14.

Распределение дождевых червей в зависимости от загрязнений на 10-й день после внесения нефтепродуктов.

Вид загрязнений.	Концентрация	Местообитание.	Общее	Кол-во	Кол-во	Кол-во	Кол-во
.			кол-во живых	половозрелых	неполовозрелых	червей, <i>Lumbricus</i>	червей, <i>Octolasmus</i>
	кг/м ²		Червей.	Червей.	Червей.	<i>rubellus H.</i>	<i>lacteum O.</i>
			, экз/м ²	экз/м ²	экз/м ²	экз/м ²	экз/м ²
		контроль	303 ± 8.	207 ± 11	97 ± 12	182 ± 9	122 ± 10
Бензин	4.	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	247 ± 10	195 ± 6	52 ± 9.	150 ± 14	93 ± 8
		1 м от загр-я	287 ± 10	195 ± 15	92 ± 12	177 ± 9	110 ± 11
	2	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	240 ± 11	190 ± 9	50 ± 10	147 ± 15	93 ± 8
		1 м от загр-я	303 ± 8	212 ± 12	92 ± 10	183 ± 6	120 ± 7
	1.	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	292 ± 9	215 ± 6	76 ± 6	168 ± 6	123 ± 6
		1 м от загр-я	308 ± 9	217 ± 16	92 ± 11	188 ± 6	120 ± 7
	05	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	292 ± 9	215 ± 6	77 ± 6	168 ± 6	123 ± 6
		1 м от загр-я	308 ± 9	217 ± 16	92 ± 10	188 ± 6	120 ± 7
Ди-зельное	4.	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	258 ± 6	188 ± 8	70 ± 5	158 ± 8	100 ± 5
		1 м от загр-я	303 ± 15	205 ± 16	98 ± 6	182 ± 9.4	122 ± 12
топливо	2.	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	263 ± 8	200 ± 7	63 ± 8	157 ± 8	107 ± 6
		1 м от	292 ± 9	202 ± 6	90 ± 10	177 ± 13	113 ± 4

		загр-я					
	1.	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	248 ± 9	193 ± 4.	55 ± 6	152 ± 6	97 ± 6
		1 м от загр-я	302 ± 12	207 ± 10	95 ± 8	182 ± 11	120 ± 10
	0.5	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	240 ± 7	185 ± 6	55 ± 6	148 ± 6	92 ± 3
		1 м от загр-я	312 ± 9	213 ± 11	98 ± 6	185 ± 6	127 ± 13
Нефть	15	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	190 ± 12.	128 ± 9	62 ± 6	112 ± 9.	78 ± 9
		1 м от загр-я	312 ± 9.	213 ± 11	98 ± 12	183 ± 9.	128 ± 9.
	10	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	170 ± 7	113 ± 9	57 ± 4	100 ± 5	70 ± 5
		1 м от загр-я	325 ± 11	223 ± 15	102 ± 6	192 ± 6	133 ± 12
	5	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	310 ± 7	232 ± 9	78 ± 10	197 ± 11	113 ± 9
		1 м от загр-я	325 ± 11	223 ± 16	102 ± 6	192 ± 6	133 ± 12
	2.5	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	325 ± 11	223 ± 15	102 ± 6	192 ± 6	133 ± 12
		1 м от загр-я	318 ± 12	220 ± 14	98 ± 9	190 ± 7	128 ± 10

При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 метр от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных изменений в количестве половозрелых и неполовозрелых червей не наблюдалось. Данные по максимальному и минимальному количеству половозрелых дождевых червей на границе с загрязненными участками соответствуют общему количеству живых червей и составляют 215 и 190 на границе с участком, загрязненным бензином, при дозах внесения 0.5 и 2 кг/м. Количество червей составляло: 200 и 185 на границе с участком, загрязненным дизельным топливом при дозах внесения 2 и 0.5 кг/м², 223 и 113 на границе с участком, загрязненным нефтью при внесении 2.5 и 10 кг/м². Следовательно, в течение первых десяти дней действия нефтезагрязнений происходит активная миграция дождевых червей с загрязнённых участков на сопредельные территории. На участках, загрязнённых бензином и дизельным топливом, происходит частичное возвращение червей и их гибель при токсическом действии нефтепродуктов.

Результаты полевых исследований изменений численности дождевых червей в течение тридцати суток после внесения нефтезагрязнений представлены в таб.2.15 и 2.16.

Таблица 2.15. Количество коконов и дождевых червей через 30 суток после внесения нефтезагрязнений.

Вид загрязне-ний.	Концентра-ция (кг/м ² .	Местообитание.	Кол-во ко-конов экз/м ²	Общее кол-во живых червей экз/м ²
		контроль	468±11	370±11
бензин	4	загрязнение	0	0
		граница	463 ± 6	213 ± 9
		1м от загр-я	472 ± 9	373 ± 8
	2	загрязнение	0	0
		граница	458 ± 9	202 ± 6.
		1м от загр-я	473 ±8	372 ± 6
	1	загрязнение	0	0
		граница	457 ± 13	198 ± 9
		1м от загр-я	468 ±6	363 ± 9
	0.5	загрязнение	0	168 ±11
		граница	460 ±11	208 ± 9
		1м от загр-я	468 ±6	365 ±8.
Дизельное топливо (лет-него типа)	4	загрязнение	0	0
		граница	450 ±14	203 ±8
		1м от загр-я	472 ± 15	373 ± 8
	2	загрязнение	0	231 ± 10
		граница	450 ± 14	212±9
		1м от загр-я	472 ± 11.	375 ± 8.
	1	загрязнение	0	60 ± 7
		граница	450 ± 14	220 ±11
		1м от загр-я	473 ± 14	382 ± 6
	0.5	загрязнение	0	62 ± 6
		граница	450 ± 14	230 ± 7
		1м от загр-я	473 ±14	382 ±6
нефть	15	загрязнение	0	0
		граница	52 ± 10	73 ± 9
		1м от загр-я	465 ±8	377 ±9
	10	загрязнение	0	0
		граница	55 ± 8	80±8
		1м от загр-я	465 ± 8	368 ± 11
	5.	загрязнение	0	0
		граница	68 ±11	102 ± 9
		1м от загр-я	468 ± 6	365 ± 8
	2.5	загрязнение	0	0
		граница	75 ± 8	133 ± 9
		1м от загр-я	468 ± 6	365 ± 8

Таблица 2.15

Максимальное количество коконов встречалось в приграничной области, загрязнённой бензином в концентрации 4 кг/м^2 , минимальное на границе с участками загрязнения дизельным топливом всех концентраций и равнялось 450 экземпляров. На участках, загрязнённых бензином, дизельным топливом и нефтью, коконов не обнаружено. Вероятно, старые коконы на 30-й день после внесения загрязнителей полностью разложились, в то время как новые коконы не откладывались. При сравнении контрольных участков и находящихся на удалении 1 метр от загрязнённых бензином, дизельным топливом, нефтью, существенных изменений в количестве коконов не отмечено. При сравнении контрольного участка и находящихся на границе с загрязнением нефтью наблюдаются существенные изменения в количестве коконов. Максимальное количество коконов на границе с участком загрязнения нефтью составило 75 экземпляров.

Анализ среднестатистических данных численности червей контрольных участков и участков, находящихся на удалении 1 метр от загрязнённых нефтью, бензином и дизельным топливом не выявил изменений в общем количестве живых червей в течение тридцатисуточного влияния загрязнений. На границе с участком загрязнённым бензином общее количество живых червей максимально при внесении 4 кг/м^2 , минимально при внесении 1 кг/м^2 составило 198 экземпляров (53.5 % от количества живых дождевых червей на контрольном участке). На границе с участком, загрязнённым дизельным топливом, общее количество живых червей максимально при внесении 0.5 кг/м^2 и минимально при внесении 4 кг/м^2 . На границе с участком загрязнённым нефтью общее количество живых червей максимально при внесении 2.5 кг/м^2 и минимально при внесении 15 кг/м^2 . Приведенные в таблице 2.16 данные позволяют заметить снижение численности дождевых червей на площадках, граничащих с участками загрязнений. Наблюдается частичное появление беспозвоночных в загрязнённых бензином и дизельным топливом участках, что свидетельствует о миграции дождевых червей на загрязнённые участки.

Таблица 2.16. Распределение дождевых червей в течение 30-ти суток после внесения нефтезагрязнений.

Тип загрязнений.	Началная концентрация кг/м^2	Местообитание.	Кол-во живых червей экз/м ²	Кол-во половозрелых червей экз/м ²	Кол-во неполовозрелых червей экз/м ²	Кол-во червей, Lumbricus rubellus Н экз/м ² .	Кол-во червей, Ocotolasiu m lacteum О. экз/м ²
		контроль	370 ± 11	262 ± 6	108 ± 8	218 ± 11	152 ± 6
Бензин	4	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница 1м от загр-я	213 ± 9	148 ± 6	65 ± 6	132 ± 9	82 ± 9
	2	загрязнение	0	0	0	0	0

		граница	202 ± 6.	143 ± 4	58 ± 6	128 ± 9	73 ± 4	
		1 м от загр-я	372 ± 6	262 ± 6	110 ± 7	222 ± 8	150 ± 7	
	1	загрязнение	0	0	0	0	0	
		граница	198 ± 9	140 ± 5	58 ± 6.	125 ± 11	73 ± 4	
		1 м от загр-я		363 ± 9.	258 ± 9.	105 ± 10	220 ± 7	143 ± 8.
			0.5	загрязнение	168 ± 11	130 ± 11	38 ± 6	120 ± 7
	1 м от загр-я	граница	208 ± 9.	148 ± 8.	60 ± 5	132 ± 8	75 ± 4	
			365 ± 8	258 ± 6	107 ± 8	222 ± 8	143 ± 8	
Дизельное топливо	4	загрязнение	0	0	0	0	0	
		граница	203 ± 8.	143 ± 4.	60 ± 7	125 ± 6	78 ± 9	
		1 м от загр-я		373 ± 8	265 ± 4	108 ± 8	222 ± 9	152 ± 6
			2	загрязнение	45 ± 8	32 ± 6	13 ± 4.	28 ± 6.
		1 м от загр-я	граница	212 ± 9.	150 ± 7.	62 ± 8.	132 ± 8.	80 ± 10
				375 ± 8	265 ± 4	110 ± 7	223 ± 9	152 ± 6
	1	загрязнение	60 ± 7	43 ± 6.	18 ± 3.	40 ± 5.	20 ± 5	
		граница	220 ± 11	158 ± 10.	62 ± 8.	138 ± 9	82 ± 11	
		1 м от загр-я		382 ± 6	272 ± 7	110 ± 7.	228 ± 9	153 ± 6.
			0.5	загрязнение	62 ± 6.	45 ± 4	18 ± 3	42 ± 3
		1 м от загр-я	граница	230 ± 7	165 ± 6	65 ± 6	142 ± 9	88 ± 9
				382 ± 6	272 ± 9	110 ± 7	228 ± 9	153 ± 6
Нефть	15	загрязнение	0	0	0	0	0	
		граница	73 ± 9.	50 ± 7.	23 ± 4	43 ± 6	30 ± 5	
		1 м от загр-я		377 ± 9	267 ± 9	110 ± 7	225 ± 8	153 ± 9
			10	загрязнение	0	0	0	0
		1 м от загр-я	граница	80 ± 8	53 ± 6	27 ± 4	50 ± 5	30 ± 5
				368 ± 11	260 ± 5	108 ± 8.	222 ± 9	147 ± 9
	5	загрязнение	0	0	0	0	0	
		граница	102 ± 9	73 ± 6.	32 ± 8.	65 ± 4	37 ± 6	
		1 м от загр-я		365 ± 8	260 ± 5	105 ± 6	220 ± 7	145 ± 9
			2.5	загрязнение	0	0	0	0
	граница	133 ± 9	92 ± 6.	42 ± 6.	83 ± 8	50 ± 7.		

		1м от загр-я	365 ±8	260 ± 5	105 ±6	220 ±7	145 ± 9.
--	--	--------------	--------	---------	--------	--------	----------

Максимальное количество червей *Octolasion lacteum* O. обнаружено на границе при внесении дизельного топлива 0.5 кг/м² и составило 88 экземпляров (57.9 %). На 30-й день на площадках, загрязненных бензином, и дизельным топливом: 2, 1, 0.5 кг/м², обнаружены дождевые черви двух видов. Максимальное количество червей *Lumbricus rubellus* H. обнаружено на площадке при внесении бензина 0.5 кг/м² и минимальное на площадке при внесении дизельного топлива. Максимальное количество червей *Octolasion lacteum* O. обнаружено на площадке при внесении бензина 0.5 кг/м² и составило 48 особей (31.5 %), минимальное- на площадках при внесении дизельного топлива 2 кг/м² и составило 17 экземпляров (11.1 %). Следовательно, при относительно невысоких концентрациях бензина и дизельного топлива наблюдается снижение токсичности нефтепродуктов на опытных участках и вторичное их заселение беспозвоночными животными. Площадки с нефтезагрязнениями заселяются беспозвоночными значительно позже.

Вид загрязнений.	Концентрация нефтезагрязнений (кг/м ²)	Местообитание.	Кол-во коконов червей. (экз/м ²)	Общее кол-во живых червей, (экз/м ²)
		контроль	525±8.	408±6.
бензин	4	загрязнение	0	23±4
		граница	473 ± 12	272 ± 9
		1м от загр-я	522 ± 9	407 ± 6
	2	загрязнение	0	35±8
		граница	478 ± 9	278 ± 8
		1м от загр-я	528 ±6	408 ± 6
	1	загрязнение	0	45±8
		граница	483± 8	288 ± 9.
		1м от загр-я	530 ±5	408 ± 6
	0.5	загрязнение	0	107 ±9
		граница	483 ±8	303 ± 12
		1м от загр-я	527 ±4.	407 ±4
Дизельное топливо (летнего типа)	4	загрязнение	0	0
		граница	473 ±12	272 ±9
		1м от загр-я	522 ± 9	402 ± 6
	2	загрязнение	0	65 ± 8
		граница	468± 13	273±9
		1м от загр-я	513 ± 9	400 ± 7.
	1	загрязнение	0	143 ± 11
		граница	483 ± 8.	303 ±12
		1м от загр-я	527 ± 4.	407 ± 4
	0.5	загрязнение	0	153 ± 9.
		граница	483 ± 8.	308 ± 11.
		1м от загр-я	527 ±4.	407 ±4.
нефть	15	загрязнение	0	0
		граница	322 ± 10	338 ± 6
		1м от загр-я	527 ±4.	407 ±4

10	загрязнение	0	0
	граница	327 ± 9.	337±13
	1 м от загр-я	527 ±4.	403 ± 6
5	загрязнение	0	78±9.
	граница	342 ±9	352 ± 6
	1 м от загр-я	527 ± 4.	403 ± 6
2.5	загрязнение	0	145±8.
	граница	347 ± 9	352 ± 6
	1 м от загр-я	527 ± 4	403 ± 6

Таблица 2.17. Результаты полевых исследований численности дождевых червей и их коконов на 90-е сутки после внесения нефтезагрязнений

Результаты наблюдений учета коконов и дождевых червей через 90 суток после внесения загрязнений, представлены в таблице 2.17. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на границе с участком загрязнения бензином и дизельным топливом, отмечаются изменения в количестве коконов. Увеличивается и общее количество живых червей. Максимальное количество коконов на границе с участком загрязнения бензином и дизельным топливом при исходной концентрации: 1 и 0.5 кг/м² составило 483 экземпляра (92 % от количества коконов на контрольном участке). При сравнении численности дождевых червей, находящихся на контрольном участке с приграничными площадками, загрязнёнными нефтью, наблюдаются существенные изменения в количестве коконов дождевых червей. Максимальное количество коконов на границе с участком загрязнения нефтью отмечено при начальной концентрации 2.5 кг/м² и составило 347 экземпляров. Представленные данные свидетельствуют об увеличении числа коконов на границах с участками загрязнений. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 метр от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в общем количестве живых червей не наблюдается (Таб.2.18). Численность червей снижается на приграничных участках, загрязненных бензином, дизельным топливом и нефтью. При сравнении фоновых участков и находящихся на удалении 1 метр от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в количестве половозрелых и неполовозрелых червей не наблюдается.

Таблица 2.18. Распределение дождевых червей в зависимости от степени загрязнений в 90 сутки под влиянием нефти и нефтепродуктов.

Вид загрязнения.	Исходная концентрация кг/м ²	Местообитание.	Общее кол-во живых червей, экз/м ²	Кол-во половозрелых червей экз/м ²	Кол-во неполовозрелых червей экз/м ²	Кол-во червей, <i>Lumbriacus rubellus</i> , экз/м ² .	Кол-во червей, <i>Octolasion lacteum</i> O. экз/м ²
		контроль	408 ± 6	292 ± 10.	117 ± 6.	240 ± 10.	168 ± 9.
бензин	4	загрязнение	23 ± 4.	23 ± 4	0	23 ± 4	0
		граница	272 ± 9.	203 ± 11.	68 ± 9.	167 ± 12.	105 ± 16.
		1 м от загр-я	407 ± 6.	292 ± 10.	115 ± 8.	238 ± 8.	168 ± 9.
	2	загрязнение	35 ± 8.	35 ± 8.	0	30 ± 5	5 ± 6.
		граница	278 ± 8.	210 ± 10.	68 ± 9.	170 ± 12.	108 ± 13.
		1 м от загр-я	408 ± 6.	293 ± 9.	115 ± 8.	240 ± 7.	168 ± 9.
	1	загрязнение	45 ± 8.	37 ± 8.	13 ± 4.	37 ± 4	12.5 ± 7.
		граница	288 ± 9.	217 ± 11.	72 ± 6.	175 ± 6.	113 ± 12.
		1 м от загр-я	408 ± 6.	290 ± 10	118 ± 6.	237 ± 6.	172 ± 6.
	0.5	загрязнение	107 ± 9.	75 ± 8.	32 ± 6.	75 ± 9.	32 ± 6.
		граница	303 ± 12.	225 ± 4.	78 ± 9.	180 ± 11.	123 ± 4.
		1 м от загр-я	407 ± 4.	290 ± 7.	117 ± 4.	240 ± 7.	167 ± 4.
Дизельное топливо	4	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	272 ± 9.	203 ± 11.	68 ± 9.	167 ± 12.	105 ± 16.
		1 м от загр-я	402 ± 6.	288 ± 8.	113 ± 9.	237 ± 8.	165 ± 8.
	2	загрязнение	65 ± 8	53 ± 4	12 ± 6.	42 ± 6.	23 ± 4.
		граница	273 ± 9.	208 ± 13.	65 ± 8.	157 ± 8.	117 ± 11.
		1 м от загр-я	400 ± 7.	287 ± 6.	113 ± 9.	235 ± 6.	165 ± 8.
	1	загрязнение	143 ± 11.	102 ± 6.	42 ± 6.	90 ± 7.	53 ± 6.
		граница	303 ± 12.	225 ± 4.	78 ± 9.	180 ± 11.	123 ± 4.
		1 м от загр-я	407 ± 4.	290 ± 7.	117 ± 4.	240 ± 7.	167 ± 4.

							4.
	0.5	загрязнение	153 ± 9.	110 ± 7.	43 ± 6.	95 ± 6.	58 ± 6
		граница	308 ± 11.	228 ± 6.	80 ± 8.	185 ± 12.	123 ± 4.
		1 м от загр-я	407 ± 4.	290 ± 7.	117 ± 4.	240 ± 7.	167 ± 4.
нефть	15	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	338 ± 6.	243 ± 6.	95 ± 4.	208 ± 6.	130 ± 8.
		1 м от загр-я	407 ± 4.	290 ± 7.	117 ± 4.	240 ± 7.	167 ± 4.
	10	загрязнение	0	0	0	0	0
		граница	337 ± 13.	247 ± 12.	90 ± 8.	215 ± 9.	122 ± 6.
		1 м от загр-я	403 ± 6.	288 ± 8.	115 ± 4.	240 ± 7.	163 ± 4.
	5	загрязнение	78 ± 9.	57 ± 4.	22 ± 6.	55 ± 6.	23 ± 4.
		граница	352 ± 6.	255 ± 4.	97 ± 4.	225 ± 6.	127 ± 4.
		1 м от загр-я	403 ± 6.	288 ± 8.	115 ± 4.	240 ± 7.	163 ± 4.
	2.5	загрязнение	145 ± 8.	103 ± 8.	42 ± 6.	90 ± 5.	55 ± 4.
		граница	352 ± 6.	255 ± 4.	97 ± 4.	225 ± 6.	127 ± 4.
		1 м от загр-я	403 ± 6.	288 ± 8.	115 ± 4.	240 ± 7.	163 ± 4.

В течении 90-х суток наблюдения дождевые черви обнаружены на площадках с внесенными загрязнениями: бензина 4, 2, 1, 0,5 кг/м², дизельного топлива 2,1, 0,5 кг/м и нефти 2,5 и 5. кг/м. Приведенные в таблице 2. 18 данные численности червей на участках с загрязнениями позволяют считать, что дождевые черви начинают заселять участки, загрязненные нефтью, относительно позже загрязненных нефтепродуктами. На всех участках, загрязненных бензином и дизельным топливом, обнаружены дождевые черви. Численность беспозвоночных обратно пропорциональна уровням концентрации. Необходимо отметить, что соотношение между видами дождевых червей *Lumbricus rubellus* Н. и *Octolasion lacteum* О. на протяжении всего весенне-осеннего сезона составляло в среднем 60% и 40%. Количество коконов пропорционально общему количеству дождевых червей и достигает максимальных значений в августе. Соотношение между половозрелыми и неполовозрелыми дождевыми червями в течение весенне-осеннего сезона составило 70%. Результаты исследований просачиваемости нефти и нефтепродуктов в почву. Вертикальное движение нефтепродуктов происходит в течение 30 суток наиболее интенсивно в первые 10 суток. Нефть просачивается глубже нефтепродуктов, меньше испаряется и оказывает более длительное хроническое влияние на почвенные биосистемы. В таблице 2.19 представлены данные по остаточной концентрации нефти и нефтепродуктов, которые свидетельствуют о том, что бензин обладает высоким процентом испаряемости. К 90-м суткам наблюдений при внесении 0.5 и 1 кг/м² остаточная концентрация нефтепродуктов не отличается от контрольной. При внесении бензина 4 кг/м² остаточная концентрация нефтепродуктов умень-

шается в 6 раз. При внесении дизельного топлива 0.5 кг/м^2 в 90-е сутки остаточная концентрация нефтепродуктов снизилась на порядок. Сравнение остаточных концентрации бензина и дизельного топлива позволяет считать, что бензин испаряется быстрее дизельного топлива. В то время как концентрация нефти остаётся на относительно высоком уровне и замедляет процессы естественного восстановления почв.

Таблица 2. 19 Остаточная концентрация нефтепродуктов.

Вид загрязнений	Первоначальная концентрация кг/м^2	Остаточная концентрация нефтепродуктов(мг/кг)			
		3-й день	10-й день	30-й день	90-й день
Контроль		< 50	<50	< 50	< 50
Бензин А-80	0.5	165 ±35.9	135.7 ±25.7	62.7 ± 15.7	<50
	1	220.8 ± 54.2	150.9 ±39.1	71.7 ±19.1	<50
	2	372±102	264 ± 66	80.5 ±20.1	50.4 ± 12.6
	4	415.2 ± 130.4	342 ±98.4	92.2 ±23.1	67.7 ± 16.9
Дизельное топливо.	0.5	2256 ±760	1820 ±350	402±150	218.0 ±54.5
	1	4270±1094	3426 ± 769	875 ± 240	384.3 ±96
	2	9656 ±2414	5736±1434	1725 ±431.5	734.8 ± 167
	4	13777 ± 3444	7891 ±1973	4356 ±989	2120.3 ± 528.3
Нефть	2.5	10787 ±2697	7100±1775	5107±1277	2333 ± 583.3
	5	19427 ±4857	13545 ± 3386	10656 ±2914	4876 ± 1219.2
	10	31640 ±7910	25456 ±6045	20404 ±5101	10175 ±2044
	15	51680±10604	42220±10555	38416±8604	14981.6 ±3745

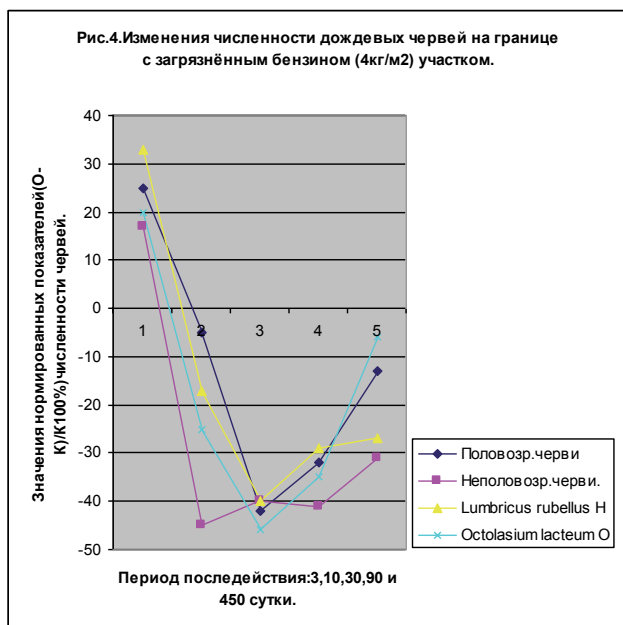
Для сравнительного анализа в таблице 2. 20 представлены данные нефтезагрязнений в районах нефтедобычи, где дождевые черви не были обнаружены.

Таблица 2. 20.Остаточная концентрация нефтепродуктов на площадках Советского и Стрежевского месторождения

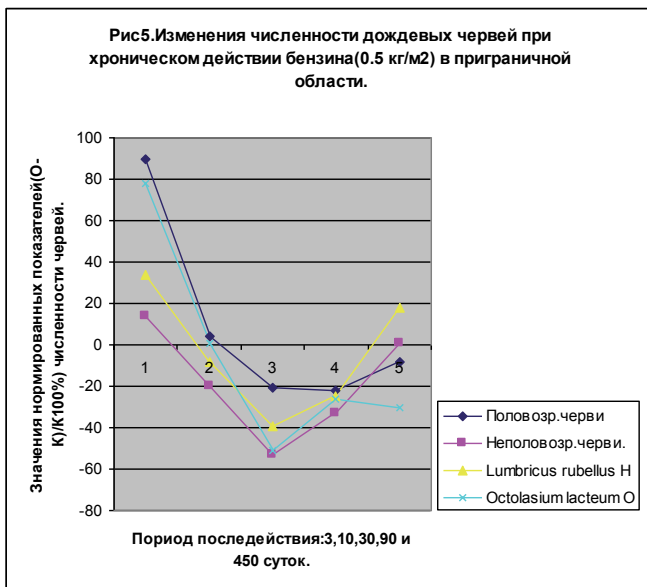
Месторождение	Площадка	Остаточная концентрация нефтепродуктов по дням отбора, мг/м^2
Стрежевское	Рекультивирована в 2003 г.	4800.8 ± 1200.2
	Рекультивирована в 2004 г.	44374.1 ± 11093.5
Советское	Рекультивирована в 1998 г.	60646.9 ± 15161.7
	Рекультивирована в 1999 г.	2680.0 ± 670.0
	Рекультивирована в 1999 г.	25269.4 ± 6317.9

При сравнении численности дождевых червей, находящихся на контрольном участке с приграничными площадками, загрязнёнными нефтью, наблюдаются существенные изменения в количестве коконов дождевых червей. Максимальное количество коконов на границе с участком загрязнения нефтью отмечено при начальной концентрации 2.5 кг/м^2 и составило 347 экземпляров. Представленные данные свидетельствуют об увеличении числа коконов на границах с участками загрязнений. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 метр от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, существенных различий в общем количестве живых червей не наблюдается. При сравнении границ участков, загрязненных бензином, дизельным топливом и нефтью с контролем наблюдается уменьшение общего количества живых червей на границах с загрязнениями. При сравнении контрольного участка и участков, находящихся на удалении 1 метр от загрязненных нефтью, бензином и дизельным топливом, изменений в количестве половозрелых и неполовозрелых червей не отмечается. Исследования популяции дождевых червей, проведенные через год, 450 суток, позволили проследить интенсивность заселения загрязнённых участков.

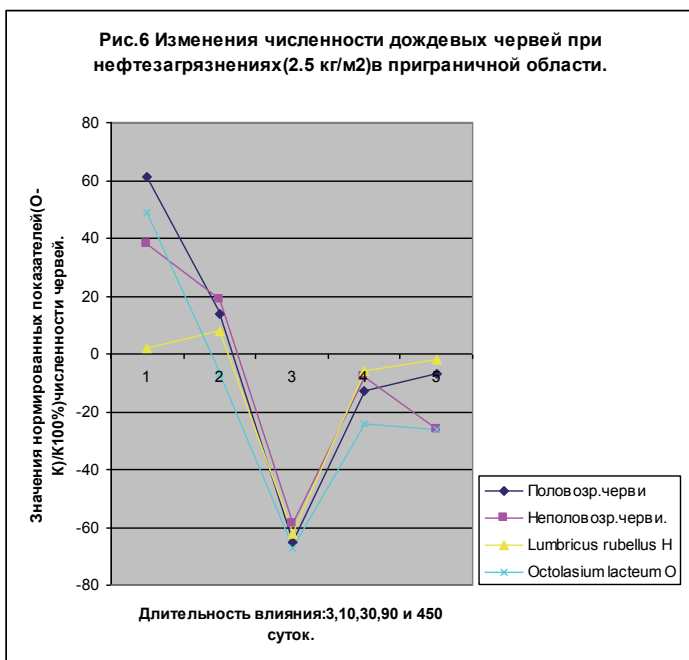
Через 15 месяцев после внесения загрязнений дождевые черви были обнаружены на площадках с загрязнениями бензина (4, 2, 1, 0.5 кг/м^2), дизельного топлива (2, 1, 0.5 кг/м^2) и практически заселили участки, загрязненные нефтью. Следовательно, в течение года происходит естественный процесс восстановления почв от влияния бензина, дизельного топлива и заселение их дождевыми червями. Анализ полученных результатов по хроническому влиянию нефтезагрязнений на популяции дождевых червей в природной среде позволил выявить особенности их миграций в зависимости от вида, концентрации и длительности загрязнений.



В связи с тем, что бензин и дизельное топливо оказывают аналогичное влияние на выживаемость дождевых червей, рассмотрим динамику изменения численности червей в пограничной области при высокой концентрации бензина (Рис.2.4). В первые трое суток после внесения в почву бензина наблюдается активная миграция червей в пограничную область. В 10-30 сутки численность червей снижается в связи с более широким их распределением по местности. В 90-450 сутки происходит заселение загрязнённых участков и нормализация численности половозрелых животных в приграничных областях.



Снижение уровня концентрации бензина и гибели дождевых червей на загрязнённых участках увеличивает период активной миграции до 10 суток (Рис.2.5). Заселение загрязнённой области происходит в 90-450 сутки и сопровождается повышением численности животных в приграничных участках. Следовательно, в исследованном интервале концентраций бензина и дизельного топлива, нормализация почвенных экосистем для дождевых червей происходит в течение одного летнего сезона.



Влияние нефтезагрязнений при относительно невысокой концентрации Рис.2.6. приводит к активной миграции животных в первые десять дней. Последующее повышение численности дождевых червей в приграничных областях в 90-450 сутки связано с заселением загрязнённых участков. Увеличение концентрации нефтезагрязнений Рис.2.7. приводит к сокращению периода активной миграции до трёх суток, что вероятно связано с гибелью части червей при действии нефти. Наблюдается миграция животных с приграничных районов в период 10-30 суток последствия. Повторное заселение участков происходит в течение 90- 450 суток после внесения нефти. Следует отметить, что в зависимости от вида загрязнений и концентраций изменяются периоды активной миграции и численность мигрирующих червей, в то время как временные показатели повторного заселения приграничных участков варьируют незначительно.

Рис7. Изменения численности дождевых червей при нефтезагрязнениях(15кг/м2) в приграничной области.

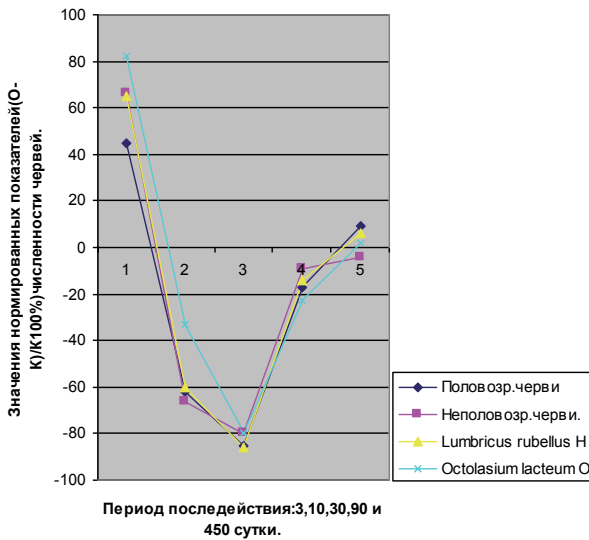
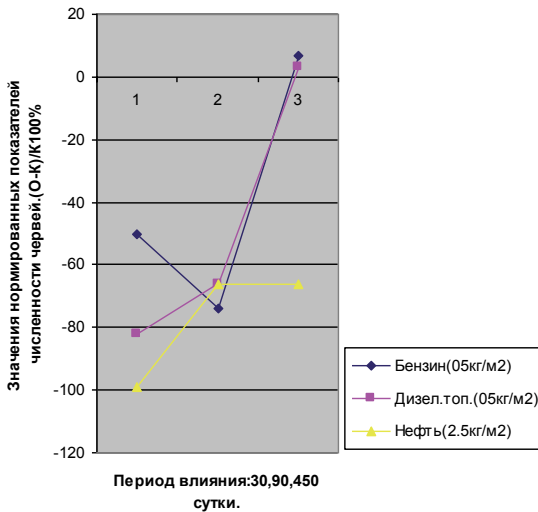
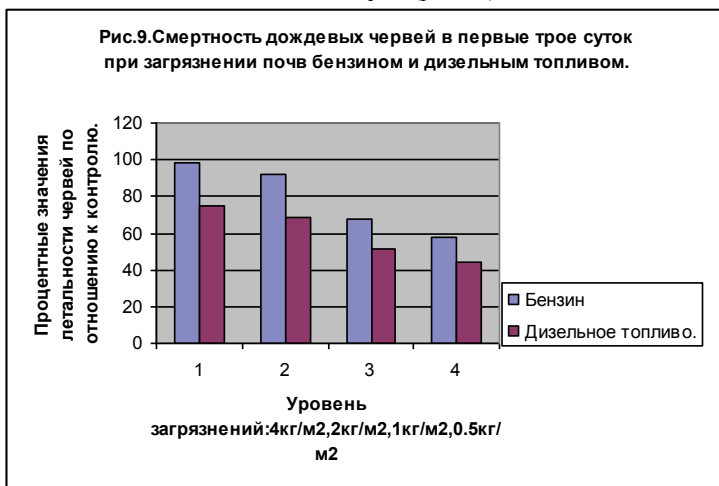


Рис.8. Интенсивность заселения половозрелыми дождевыми червями загрязнённых участков.



Интенсивность заселения дождевыми червями загрязнённых участков нефтью и нефтепродуктами представлена в качестве типичной зависимости на Рис.2.8. Анализ данных свидетельствует о более активном заселении червями через 30 суток последствия площадок с бензиновым загрязнением и дизельным топливом, в которых нормализуется численность животных к 450 суткам наблюдений. Деактивация нефти происходит замедленными темпами: на нефтезагрязнённых площадках животные появляются через 90 суток, численность их невысокая и сохраняется в последующий период наблюдений.

Длительное хроническое загрязнение почв нефтью и нефтепродуктами оказывает негативное влияние на дождевых червей в зависимости от интенсивности загрязнений. Оценить влияние нефти и нефтепродуктов на смертность дождевых червей в первые три дня можно по количеству разлагающихся животных на опытных площадках. При загрязнении бензином количество разлагающихся червей максимально при внесении 4 кг/м^2 и составило 198 экземпляров червей, минимально при внесении 0.5 кг/м^2 и составило 118 экземпляров. При загрязнении почвы дизельным топливом количество разлагающихся червей было максимальным при внесении 4 кг/м^2 и составило 153 экземпляра минимальным при внесении 0.5 кг/м^2 и составило 90 экземпляров (рис.2.9).



На участках, загрязненных нефтью, разлагающихся дождевых червей не обнаружено. Следовательно, бензин и дизельное топливо приводят к более выраженному токсическому влиянию на беспозвоночных животных пропорционально концентрации вносимых веществ. Количество разлагающихся дождевых червей на участках с внесением дизельного топлива различной дозы на 3-и сутки после загрязнений значительно меньше, чем на участках с внесением бензина. Таким образом на основании проведённых исследований можно рассмотреть этапы временной динамики адаптивных реакций популяции дождевых червей при хроническом влиянии нефтезагрязнений и нефтепродуктов: первый этап- частичная гибель и горизонтальная миграция животных из загрязнённой области, второй- миграция из приграничных районов, третий- постепенное заселение червями участков пропорционально почвообразовательным восстановительным процессам.

Данные, полученные группой казанских зоологов в полевом эксперименте с разной нагрузкой товарной нефти (6, 12, 24, 48 л/м²), проведённые на влажном

лугу в лесостепи Заволжья, показали, что даже при минимальной нагрузке 6 и 12 л/м² основная масса крупных беспозвоночных погибает в первые дни после загрязнений (Артемова, 1989). Авторами проводился анализ вертикального размещения дождевых червей на фоновых и загрязненных площадках. Снижение численности беспозвоночных животных происходит в результате гибели педобионтов в верхнем 10-сантиметровом слое почвы при наиболее высокой концентрации нефти. Анализ горизонтального перемещения дождевых червей свидетельствует о частичной гибели животных в первые сутки после загрязнений. Часть животных уходит на границу с загрязнением. На 3-й день после загрязнения нефтью количество червей на границе с загрязненными участками максимальным при внесении 5 кг/м². Наличие разлагающихся дождевых червей на 10-й день свидетельствует о том, что черви повторно мигрировали на площадку, загрязненные бензином и дизельным топливом. Вероятно, нефтепродукты оказывают токсическое дезинтегрирующее влияние на запаховую пространственную ориентацию червей. На площадках, загрязненных нефтью, разлагающихся червей не обнаружено. На 30-й день после внесения загрязнений бензина и дизельного топлива на экспериментальных площадках начинают встречаться дождевые черви.

Восстановление численности дождевых червей происходит за счет горизонтальной миграции с границы загрязнений. Скорость формирования животного населения почв при загрязнении бензином, дизельным топливом и нефтью в значительной степени определяется процессами их деградации в почве. К 90-ым суткам после внесения бензина на загрязненных площадках встречаются дождевые черви. Восстановление численности дождевых червей на площадках, загрязненных бензином, начинается после того как остаточная концентрация нефтепродуктов находится в интервале от 67.7 до 71.7 мг/кг. Аналогичная зависимость характерна для остальных видов остаточной концентрации нефтепродуктов в полевых экспериментах. Дождевые черви на загрязненных нефтью площадках мигрируют через 90 суток после внесения загрязнений. Восстановление численности дождевых червей идет параллельно снижению остаточной концентрации нефтепродуктов. Снижение концентрации нефти в почвах, её деградация происходит под влиянием микробиологических, физических и химических факторов. Физические процессы ведут к испарению легких фракций, вымыванию и рассеиванию за пределы площади загрязнённой части углеводородов, что может приводить к значительному уменьшению концентрации нефти, снижению токсичности, в отдельных случаях возобновления роста травянистой растительности, заселению педобионтами. При равных дозах внесения поллютантов бензин приводит к большей смертности дождевых червей, чем дизельное топливо и нефть.

В зависимости от вида загрязнений изменяется характер поведения дождевых червей. Все животные по характеру поведенческих реакций разделяются на три группы. Поведенческие реакции остаются без изменения, животные перестают двигаться и погибают. Количество червей, отнесенных к первой группе, составляет при нефтезагрязнениях - 15%; для бензина и дизельного топлива - 89%. Дождевые черви поднимаются до границы просачивания нефтепродуктов, начинают двигаться вдоль нее в горизонтальном направлении, проявляя ответную реакцию на загрязнение в поисках чистой почвы. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет 60% - для нефти, 10% - для бензина и дизельного топлива. Дождевые черви проходят слой почвы, загрязненный сырой нефтью, перпендикулярно границе просачивания и выходят на поверхность. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет 25% - для нефти, 1% - для бензина и дизельного топлива. Следовательно, нарушение запаховой чувствительности при

действию бензина и дизельного топлива приводит к 90% процентной гибели червей в начальный период загрязнений с последующей смертностью вновь мигрирующих на загрязнённые территории животных. При хроническом воздействии нефтепродуктов в результате нарушения запаховой ориентации происходит вымирание местных популяций червей с последующим заселением представителями пограничных групп. При нефтезагрязнениях мигрируют и выживают от 60% до 80% местных популяций, которые вероятно и участвуют в повторном заселении загрязнённых участков. Успешность адаптивных поведенческих стратегий дождевых червей при хроническом загрязнении почв определяется функционированием запаховых рецепторов животных. Антропогенные нефтепродукты: бензин, дизельное топливо и т.д. нарушают запаховую ориентацию педобийонтов и приводят к вымиранию беспозвоночных на загрязнённых территориях.

Таким образом, длительные изменения в поведении животных под влиянием хронических факторов приводят к сокращению и пространственному перераспределению популяций животных. Для выживания используются генетически детерминированные и приобретённые в течении жизни алгоритмы поведения. При адаптациях к хроническим факторам в большей степени изменяются вариабильные элементы поведения, формирующие при действии сигнальной информации органов чувств. Неадаптивные формы поведения приводят к гибели особей, снижению количества популяций с неэффективными формами поведения и направленному отбору алгоритмов поведения выживших популяций. Между адаптивными и неадаптивными типами поведения находятся разнообразные переходные формы, которые формируются из элементов при нарушении и распадении алгоритмов, состоящих из совокупной последовательности элементов поведения. Формируются новые, временные или постоянные алгоритмы поведения.

Вероятно, процессы формирования новых алгоритмов поведения лежат в основе эволюции поведения и появления новых видов животных. Необходимо отметить, что появление новых форм поведения в случаях их успешной реализации относительно быстро закрепляется на генетическом уровне: пчёлы, муравьи, пауки и т.д. Паукообразные использовали клейкие паутины в различных целях и до появления насекомых. С появлением насекомых у группы пауков, занимающих верховые ниши деревьев и кустарников, наблюдается эволюция поведения в направлении строительства ловчих сетей. Формируется нейрофизиологический и генетический комплекс, закрепляющий структуры ловчих сетей для каждого вида пауков. Характерно, что в течение последующих 200 миллионов лет распространения насекомых не наблюдается морфологических изменений паукообразных. Аналогичное торможение процессов видообразования и морфофизиологических адаптаций наблюдается и у человекообразных обезьян. Вероятно, появление новых успешных поведенческих стереотипов приводит к активации эволюции системных процессов нервной системы и к торможению эволюционных процессов морфологического уровня.

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ХРОНИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

Основными задачами изучения постнатального развития животных являются исследования адаптаций животных к длительным, хроническим факторам и функционирование различных органов, физиологических систем и организмов в течение жизни. Исследования экзогенных и эндогенных факторов, определяющих особенности функционирования организма в различные возрастные периоды, определение критериев возраста, установление закономерностей индивидуального развития. В качестве основных проблем возрастной физиологии рассматриваются: физиологические механизмы формирования возрастной периодизации; закономерности возрастной адаптации к внешним факторам, критические периоды онтогенеза, гомеостазис и др. (Угрюмов, 1999; Хавинсон, 2003). Факторы, действующие в течение всего индивидуального развития организма животных, приводят в зависимости от их интенсивности к физиологической адаптации, хроническим заболеваниям, изменению нормы физиологических реакций и морфологическим изменениям. Изменения нормы реакции физиологических и морфологических систем, приводящих к приспособляемости животных в новых условиях, лежат в основе появления новых популяций, подвидов и видов (Шварц, 1980). По существу индивидуальное развитие организма животных, приводящее к последовательности возрастных физиологических.

В этом отношении большое значение приобретают исследования по хроническому влиянию антропогенных факторов и пищевых добавок в постнатальном развитии животных и человека. Необходимо отметить, что динамика возрастных показателей системы крови сперматогенеза, надпочечных и щитовидных желёз, широко используемых в научных исследованиях, изучена недостаточно. Целью наших исследований являлось изучение гистоморфологических показателей физиологических систем в постнатальном онтогенезе самцов беспородных белых мышей при действии хронических факторов.

Исследования проводились на беспородных самцах белых мышей. Продолжительность жизни мышей относительно короткая, возрастные периоды жизни изучены хорошо, сравнительно небольшие размеры животных позволяют содержать их в большом количестве. Беременные самки мышей, поступавшие из питомника, рожали в лабораторных условиях. Отбирались самцы и формировались контрольные и опытные группы по 10–15 животных в каждой из групп. Гистологический материал для анализа системы крови, семенников, надпочечных и щитовидной желёз самцов белых мышей брался в следующие возрастные периоды: 2, 3, 4, 5, 6, 15, 20, 25, 30, 35, 55, 95, 175, 335 и 455-е календарные сутки. Для оценки состояния системы крови животных использовались: общее количество эритроцитов, ретикулоцитов, гемоглобина, эритробластов, пронормобластов, нейтрофилов, эозинофилов, базофилов, лимфоцитов и т.д. (Гольдберг, 1989), прочность агрегации и полупериод агрегации эритроцитов.

3.1. Возрастная динамика показателей системы крови белых мышей

Кровь состоит из двух основных компонентов: плазмы и взвешенных в ней форменных элементов. У взрослого человека форменные элементы крови составляют около 40–48%, плазма – 52–60%. Плазма крови содержит воду и растворённые в ней вещества – белки и другие органические и минеральные соединения. Основными белками плазмы являются альбумины, глобулины и фибриноген. Бо-

лее 90% плазмы – вода. Хлористый натрий, углекислый натрий и некоторые другие неорганические соли составляют не более 1%. Количество белков составляет примерно 7%, виноградного сахара 0,1% и других веществ. Содержатся в плазме кислород и углекислый газ, растворены питательные вещества, гормоны, витамины, ферменты, промежуточные и конечные продукты обмена веществ и неорганические ионы. Форменные элементы крови представлены эритроцитами, лейкоцитами и тромбоцитами. Красные кровяные тельца, эритроциты наиболее многочисленны из форменных элементов. Зрелые эритроциты не содержат ядра и имеют форму двояковогнутых дисков. Циркулируют у человека 120 дней и разрушаются в печени и селезенке. В эритроцитах содержится гемоглобин, который обеспечивает главную функцию эритроцитов – транспорт газов, в первую очередь кислорода. Гемоглобин окрашивает кровь в красный цвет. В лёгких гемоглобин связывает кислород, превращаясь в *оксигемоглобин*, который окрашен в светло-красный цвет. В тканях кислород освобождается, образуется гемоглобин, и кровь темнеет. Кроме кислорода, гемоглобин в форме карбогемоглобина переносит из тканей в лёгкие и небольшое количество углекислого газа. Кровяные пластинки-тромбоциты представляют собой ограниченные клеточной мембраной фрагменты цитоплазмы гигантских клеток костного мозга мегакариоцитов. Совместно с белками плазмы крови, фибриногеном, обеспечивают свёртывание крови, вытекающей из повреждённого сосуда, приводят к остановке кровотечения и защищают организм от опасной для жизни кровопотери. Белые клетки – лейкоциты являются частью иммунной системы организма и способны к выходу за пределы кровяного русла в ткани. Главная функция лейкоцитов – иммунорезистентность, вырабатывая антитела, связывают и разрушают чужеродные вещества. В норме лейкоцитов в крови намного меньше, чем других форменных элементов. Кровь относится к быстро обновляющимся тканям. Физиологическая регенерация форменных элементов крови осуществляется за счёт разрушения старых и образования новых клеток в органах кроветворения. Главным из них у человека и других млекопитающих является костный мозг (Гольдберг, 1989).

Состояние системы крови в постнатальном онтогенезе оценивается по трём возрастным периодам: молодые, взрослые и старые животные. В наших исследованиях предложена схема анализа возрастной динамики постнатального развития самцов белых мышей по пятнадцати возрастным точкам: 2, 3, 4, 5, 6, 15, 20, 25, 30, 35, 55, 95, 175, 335 и 455-е сутки календарного возраста животных. Все экспериментальные животные находились в контролируемых лабораторных условиях. Результаты исследований системы крови животных по пятнадцати возрастным точкам после статистической обработки и процедуры процентного нормирования представлены на рис. 3.1–3.3.

Возрастная динамика показателей элементарного состава периферического отдела эритрона белых мышей представлена на рис. 3.1. Анализ среднестатистических данных возрастной динамики показателей состава периферической крови позволяет выделить два основных типа возрастных зависимостей. Для первого типа - 1-компонента характерен рост показателей в процессе развития с последующим снижением к началу инволюционного периода, коррелирующих с массой тела животных (Карташев, 2010). К таким показателям относятся: эритроциты, гемоглобин, лейкоциты, миелокарициты, нейтрофилы, лимфоциты, эозинофилы, непролиферирующие нормациты и прочность агрегатов эритроцитов. Исследуемая совокупность показателей отражает интегральные процессы роста, развития и увеличения массы животных. В возрастной динамике первой компоненты можно выделить линейную пропорциональную зависимость между массой тела, общим количеством эритроцитов и прочностью агрегатов эритроцитов. Наиболее интен-

сивный рост наблюдается в период половой зрелости (55–95-е сутки) животных. Для гемоглобина после снижения в 3-и сутки, обусловленные переходом фетального гемоглобина в зрелости, отмечается повышение содержания гемоглобина в крови

В

25-суточном возрасте и снижение в 175-е сутки.

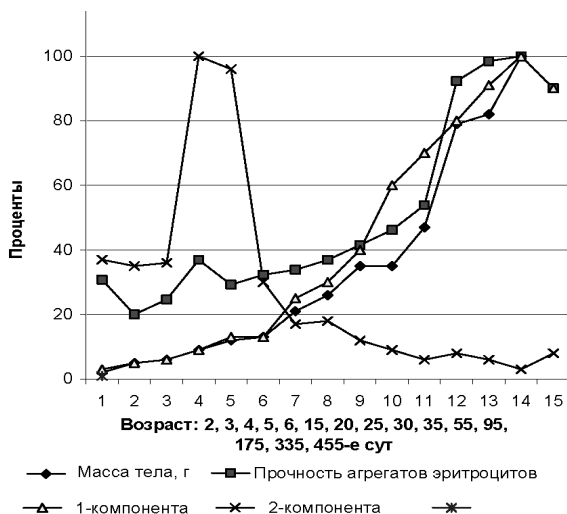


Рис. 3.1. Постнатальное развитие периферической системы красной крови животных

Второй тип возрастных динамик - 2-компонента: ретикулоциты и эритробласты (рис. 3.1) характеризуется высоким уровнем показателей в первые шесть дней постнатального развития с последующим снижением в ювенильном, половозрелом и инволюционном периодах жизни животных (Баскурян, Карташев, 1986).

Аналогичная пролиферирующим клеткам-эритроблестам возрастная динамика с высокими значениями показателей в ювенильном возрасте наблюдается и у пронормобластов. Для дифференцирующихся клеток эритропоэза характерен волнообразный тип возрастной динамики. (Рис.3.2). Так, базофильные и полихроматофильные нормоциты снижаются в 3–4-е сутки, повышаются в 5–15-е, снижаются в 20-е, достигают максимальных значений к 30-м суткам, снижены в 55–95-е и повышаются в 175–455-е сутки календарного возраста белых мышей. Следовательно, дифференцирующие эритроидные клетки характеризуются колебательной возрастной динамикой, выполняют компенсаторную функцию в возрастной адаптации и системного синергизма при взаимодействии делящихся клеток - эритробластов и зрелых - эритроцитов.

Следовательно, снижение темпов пролиферации и дифференцировки клеток крови можно рассматривать в качестве начальных этапов старения организма животных.

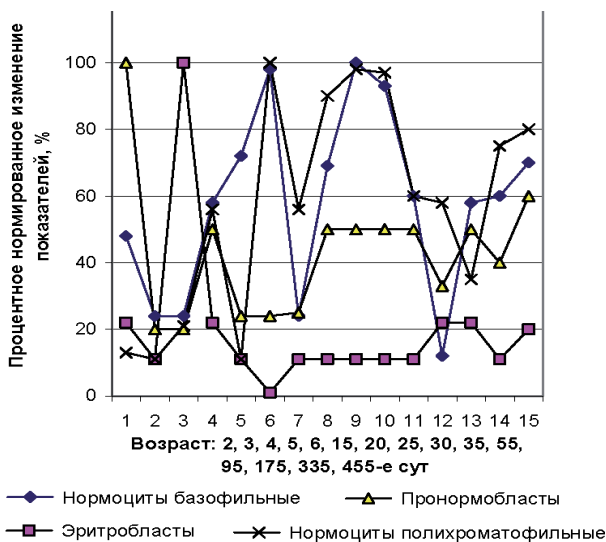


Рис. 3. 2. Возрастная динамика показателей эритроидного роста клеток костного мозга.

Для показателей белой крови (рис. 3.3) характерно повышение в периферической крови лейкоцитов, достигающих предельного значения в половозрелом возрасте мышей с последующим снижением начиная с 175-суточного возраста. Для пролиферирующихся клеток миелокарицитов активация наблюдается с 15-суточного возраста – перехода на самостоятельное питание мышей и продолжается до 55 суток. В 95-суточном возрасте отмечается снижение количества пролиферирующихся клеток с последующим увеличением численности в 335-е и 455-е сутки календарного возраста животных. Необходимо отметить, что возрастная динамика дифференцирующихся миелоидных клеток коррелирует с динамикой миелокарицитов: численность лимфоцитов в костном мозге увеличивается с 15-суточного возраста, стабилизируется в 55–175-е и повышается в начальный период старения животных. Аналогичная возрастная динамика характерна для нейтрофильных и эозинофильных клеток, что не согласуется с наблюдаемым в этот период (175–455-е) сутки снижением общего количества лейкоцитов в периферической крови животных и может рассматриваться в качестве компенсаторной реакции.

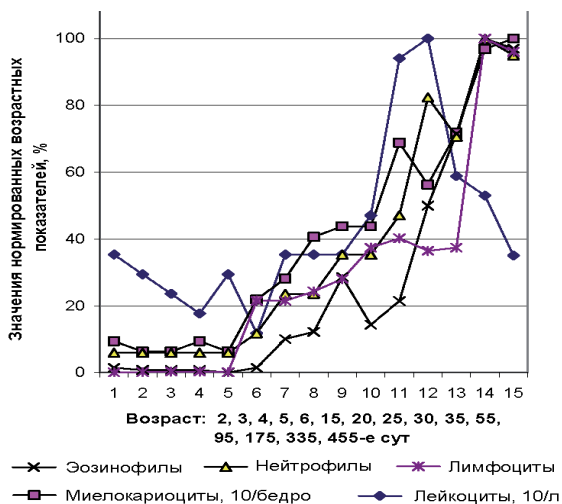


Рис.3.3. Возрастная динамика показателей костного мозга белой крови белых мышей

В современной физиологии развития установлено, что организм в течение жизни проходит возрастные стадии, в пределах которых физиологические показатели являются однородными. Переход с одного возрастного периода на другой рассматривается в качестве критического периода онтогенеза. Каждое возрастное состояние организма различных физиологических систем может быть оценено по состоянию совокупности исследуемых показателей. В процессе индивидуального развития каждому возрастному периоду соответствуют характерные значения показателей. Следовательно, однородными во времени будут последовательные состояния, в которых сохраняются соотношения в наборе величин. В качестве оценки однородности состояния физиологической системы на определенном промежутке времени могут использоваться значения коэффициентов линейной корреляции (Мигалкин, Карташев и др., 1991). С целью стандартизации исследуемых показателей ($x_i(t)$), представленных в различных единицах, и перевода их в безразмерные стандартизированные значения $y_i(t)$ осуществлялся расчет значений нормированных отклонений.

$$y_i(t_k) = \frac{x_i(t_k) - \overline{x_i(t)}}{S_i(t)}$$

где $x_i(t) = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N x_i(t_k)$ и $S_i^2(t) = \frac{1}{N-1} \sum_{k=1}^N [x_i(t_k) - \overline{x_i(t)}]^2$ – средние значения и средне-

квадратичное отклонение i -го показателя за период $t_i - t_n$ этапов исследования, где $i = 1, 2, 3, \dots$ – нумерация показателей, $K = 1, 2, 3, \dots$ – последовательность замеров показателей во времени. Объединенные последовательно для каждого временного этапа совокупности нормированных значений представляют возрастные последовательности состояний физиологических систем. Графически нормированные данные можно представить в виде профилей возрастных состояний, где по оси абсцисс отложена нумерация физиологических показателей, по оси ординат – значения нормированных отклонений исследуемых показателей (рис. 3. 4).

Статистическая оценка меры сходства нормированных возрастных профилей физиологических показателей проводилась с использованием коэффициентов линейной корреляции Пирсона, рассчитываемых для каждой пары последовательных возрастных состояний физиологических систем. В том случае, когда значения коэффициента корреляции между профилями двух последовательных возрастных состояний не являются достоверными, т.е. произошла нелинейная перестройка структурных физиологических показателей системы, возрастной период становится переломным или критическим для анализируемой физиологической системы. Рассматриваемый метод статистической оценки критических периодов может быть использован для различных биосистем, изменяющихся во времени. С целью выявления критических периодов системы крови белых мышей построены профили их возрастных состояний (рис.3. 4) и определены значения коэффициентов линейной корреляции между смежными профилями.

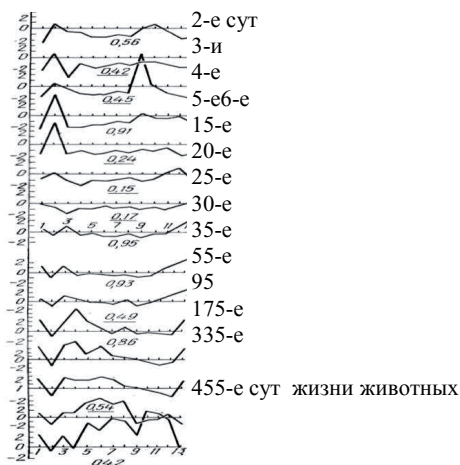


Рис.3. 4. Профили возрастных состояний системы крови белых мышей. Ось абсцисс – показатели системы крови. Ось ординат – значения нормированных отклонений для каждого из показателей в определенном возрастном состоянии. Коэффициенты линейной корреляции, оценивающие меру сходства между смежными профилями, обозначены цифрами

Анализ результатов, представленных на рис.3. 4, позволяет заметить, что критическими периодами для системы крови самцов белых мышей являются 3 - 5, 6 и 25, 35 и 55, 175 и 455-е сутки календарного возраста животных. С физиологической точки зрения в 3-и и 5-е сутки в крови мышей происходит переход фетального гемоглобина в гемоглобин взрослых животных. В 15–25-е сутки наблюдается появление шерсти, прорезание глаз, переход на самостоятельное питание. Для 35–55-х суток календарного возраста животных характерен переход к половой зрелости, в 445-е сутки – изменения, связанные со старением. Необходимо отметить, что в выделенных переходных периодах наблюдается и повышенная смертность животных, что подтверждает их пониженную устойчивость к внешним воздействиям. Последующая статистическая оценка степени влияния каждого из показателей системы крови в формировании критических периодов выявила значительный вклад дифференцирующихся клеток – нормоцитов: базофильных и

полихроматофильных, до 40%. Остальные показатели только в совокупности оказывают влияние на формирование переходных периодов в индивидуальном развитии животных.

Сравнительный анализ профилей возрастного состояния системы крови во 2-е и 335-е сутки жизни животных, представленных на рис.3. 4, позволяет заметить явно выраженную отрицательно направленную корреляционную зависимость. Следовательно, в процессе старения происходит инверсия комплекса физиологических показателей системы крови, что можно рассматривать в качестве одного из механизмов возрастной адаптации млекопитающих и генетической детерминированности процессов старения.

Возрастная динамика системы крови млекопитающих представлена тремя основными компонентами. Первая, аллометрическая динамика количества эритроцитов, характеризующая постепенным нарастанием аналогичным массе животных с выходом на плато и последующим снижением в старости.

Вторая возрастная динамика диаметрально противоположна первой и характеризует количество активно делящихся клеточных элементов. Для второй динамики характерна максимальная активность в младенческом периоде с последующим снижением в половозрелом и инволюционном возрасте. Третий динамический процесс характеризуется волнообразными возрастными изменениями дифференцирующихся клеток крови. Основные области неустойчивых изменений возрастных динамических процессов системы крови млекопитающих локализируются в критических периодах онтогенеза животных. Аналогичная устойчивая система гомеорезиса крови млекопитающих позволяет хорошо адаптироваться к внешним воздействиям.

3.2. Постнатальное развитие системы сперматогенеза белых мышей

Сперматогенез – динамичный процесс развития семенной клетки от сперматогония - стволовой клетки до зрелого сперматозоида. При достижении половой зрелости в извитых канальцах семенников начинается митотическое деление сперматогониев. Сперматогонии растут, проходят стадию мейоза с образованием сперматоцитов 1-го порядка – популяции диплоидных клеток, а затем – сперматоцитов 2-го порядка, гаплоидных клеток. Формируются сперматиды – предшественники зрелых сперматозоидов, не имеющие жгутика. Сперматиды претерпевают ряд изменений: утрату большей части цитоплазмы, появление жгутика, конденсирование хроматина в ядре, образование акросомы и превращаются в сперматозоиды. Зрелые сперматозоиды накапливаются в придатке семенника. Сперматогенез продолжается у животных в течение всей жизни (Хэм, Кормак, 1983). Функция половых желёз регулируется посредством гипоталамо- гипофизарно - гонадной системы. Гипоталамус, первичный интегральный центр, получает сигналы от различных отделов ЦНС, в том числе от миндалевидного тела, гипокампа и среднего мозга, гипофиза и яичек, реагируя на них выработкой рилизинг - гормонов, таких как гонадотропин-рилизинг гормон (ГРГ), который оказывает своё действие на уровне гипофиза. ГРГ выделяется 1 раз в 70–90 мин. Выработка и выделение ГРГ регулируется концентрацией тестостерона и ингибина. Кроме того, секреция ГРГ снижается в результате действия АКТГ и глюкокортикоидов при стрессах, эстрогенах, пролактина и опиатов. При попадании в передний гипофиз ГРГ стимулирует выброс гонадотропинов: лютеинизирующего (ЛГ) и фолликулостимулирующих гормонов. При попадании в системный кровоток ФСГ и ЛГ оказывают своё действие путём взаимодействия с мембранными рецепторами клеток-мишеней. Основным эффектом ЛГ является стимуляция сек-

реции тестостерона клетками Лейдига, а ФСГ – стимуляция клеток Сертоли и усиление процесса сперматогенеза. Яичко является конечным органом, содержащим **клетки** Лейдига и Сертоли. Сперматогенез происходит в извитых канальцах, выстланных клетками Сертоли и герминогенными клетками, окружёнными перитубулярными клетками и миоцитами. Основной функцией, выполняемой клетками Сертоли, является обеспечение развития половых клеток – сперматозоидов и формирование гематотестикулярного барьера за счёт плотных соединений между собой. Клетки Сертоли секретируют ингибин, а также андроген-связывающий белок, модулирующий андрогенную активность в семенных канальцах. Нормальная функция клеток Сертоли обеспечивается за счёт ФСГ и высокой интрацеллюлярной концентрации тестостерона. Клетки Лейдига располагаются в интерстициальной ткани между семенными канальцами и синтезируют тестостерон под воздействием ЛГ. В общем кровотоке лишь 2% тестостерона находятся в свободной форме, ещё 44% связано с гормон - связывающим глобулином и 54% – с альбумином. Высокая внутрияичковая концентрация тестостерона необходима для нормального сперматогенеза.

Таким образом, нормальный сперматогенез происходит при комплексном взаимодействии между клетками Сертоли, Лейдига и герминогенными клетками. Герминогенные клетки, являющиеся предшественниками сперматозитов, располагаются в окружении клеток Сертоли. Они происходят из гонадного гребня и проникают в яички до начала их опускания в мошонку. В период полового созревания, в связи со стимуляцией ФСГ, клетки превращаются в сперматогонии и дифференцируются в сперматозоиды.

В наших исследованиях сперматогенез белых мышей изучался по пятнадцати возрастным периодам с 2-х по 455-е сутки постнатального развития самцов белых мышей. Возрастная динамика нормированных показателей сперматогенеза мышей, представленная на рис.3.5 и 3.6 и позволяет проследить основные этапы развития репродуктивной функции животных. У мышей после рождения активизируются процессы деления клеток Лейдига, ответственных за синтез половых гормонов. Присутствие в семенниках сперматогоний А-типа обнаруживается у новорожденных животных с первых дней жизни, в то время как сперматогонии Б-типа отсутствуют (см. рис.3.5). Значительный рост количества пролиферирующих клеток сперматогенеза-сперматогоний А - и Б-типа наблюдается в 15-суточном возрасте. Количество стволовых клеток остаётся высоким до 55-суточного возраста животных, в то время как численность сперматогоний типа Б уменьшается с 20-суточного возраста. С 55-суточного возраста происходит снижение интенсивности процессов пролиферации до 50-процентного уровня их потенциальной возможности в инволюционный период белых мышей при относительно высоком значении индекса сперматогенеза (Иванова, Карташев, 1991).

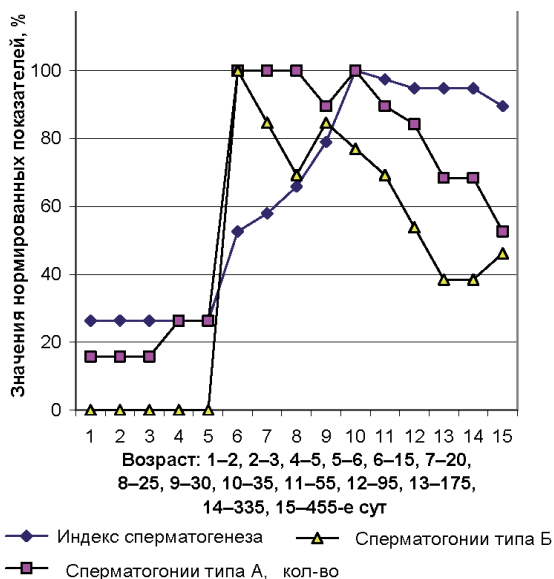


Рис. 3. 5. Возрастная динамика пролиферирующих клеток сперматогенеза мышей

Анализ возрастной динамики показателей дифференцирующего пула клеток сперматогенного эпителия (рис.3.6) позволяет выявить увеличение численности сперматоцитов 1-го порядка с 15-суточного возраста, достигающих своего максимального значения в 335-е сутки. Количество дифференцирующихся клеток сперматид повышается с 25-суточного возраста, достигает высокого уровня в 55–335-е и снижается до уровня 57% к 455-м суткам календарного возраста животных. В период -25 суток наблюдается рост половых желез: увеличиваются диаметр, длина, извитость семенных канальцев. Что совпадает по времени с переходом животных на самостоятельное питание и происходит становление всей репродуктивной системы. В возрасте 30–35 суток увеличиваются размеры ядер клеток Сертоли, что свидетельствует о повышении их активности, повышается количество сперматоцитов на всех стадиях мейоза и сперматид в различных стадиях дифференцировки (рис.3.6а). Половая зрелость у самцов белых мышей наступает в 55-суточном возрасте и наблюдается типичное развитие всех стадий сперматогенного эпителия. В семенных канальцах присутствуют все клетки герминативного эпителия с большим количеством сперматозоидов.

Аналогичное строение половозрелых семенников животных сохраняется до 175-суточного возраста, в котором происходит уменьшение числа сперматогоний типа Б, т.е. снижение процессов пролиферации. В 455-е сутки календарного возраста животных отмечается снижение дифференцирующего пула клеток: сперматоцитов, сперматид и сперматозоидов, что можно рассматривать в качестве начала инволюционного процесса. Количество клеток Лейдига, продуцирующих половые гормоны, характеризуется высоким уровнем в первые 6 суток календарного возраста животных, снижением в 15–25-е и повышением в 30-е сутки с последующей стабилизацией.

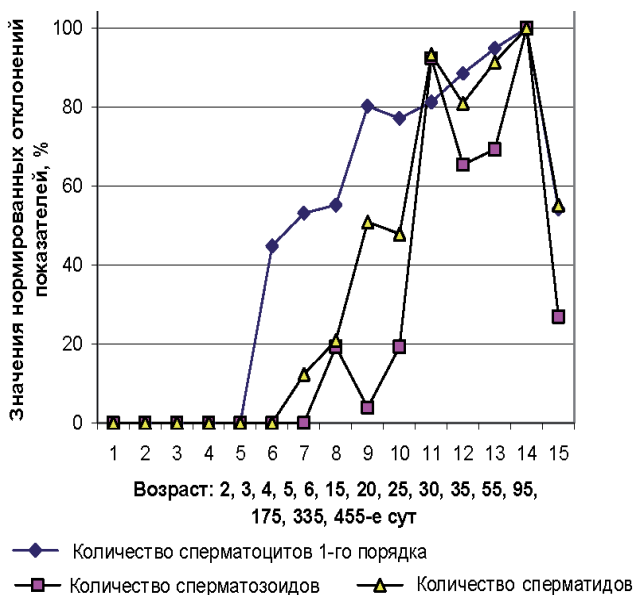


Рис.3.6. Возрастная динамика показателей сперматогенеза мышей

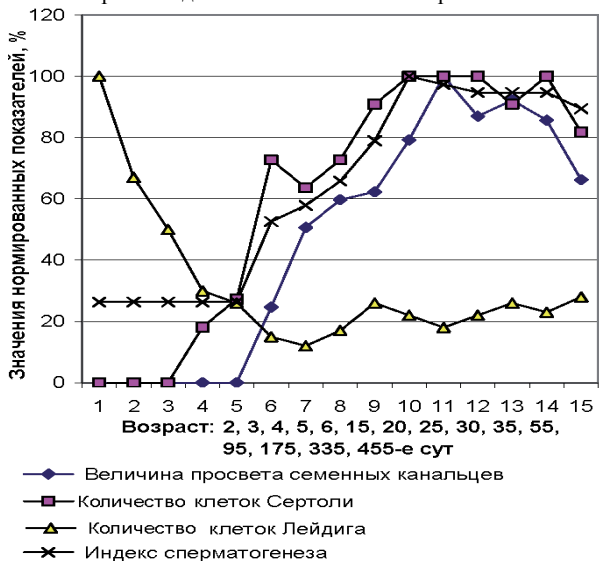


Рис.3.6а. Возрастная динамика развития семенников белых мышей

Статистический анализ возрастных динамик исследуемых показателей системы сперматогенеза мышей позволил выделить следующие критические периоды: 6–15, 25–30 и 335-е сутки календарного возраста животных. В каждом из пере-

ходных периодов можно определить группы показателей, формирующих конкретные возрастные этапы. В 6–15-е дни активизируются процессы дифференцировки сперматогенного эпителия: увеличивается количество сперматоцитов, сперматид и сперматозоидов. Перестройка в системе сперматогенеза белых мышей в 335-е сутки связана со старением организма животных. Как правило, всем возрастным изменениям в сперматогенезе предшествуют изменения эндокринной функции. Снижению количества сперматозоидов предшествует уменьшение пролиферативной активности сперматогоний на фоне относительно высокого уровня дифференцировки сперматогенного эпителия животных.

Следовательно, в возрастной динамике системы сперматогенеза можно выделить два основных процесса. Первый характеризуется хорошо выраженной возрастной динамикой пролиферирующих и дифференцирующихся клеток сперматогенеза, которые коррелируют с процессами роста и развития организма животных. Второй процесс реализуется в возрастном снижении количества сперматогоний типа - В и клеток Лейдига, синтезирующих половые гормоны. Для всех возрастных показателей системы сперматогенеза характерен волнообразный вид, указывающий на колебательный возрастной процесс, наиболее выраженный в критические периоды онтогенеза животных.

3.3. Постнатальное развитие надпочечных желёз белых мышей

Корковое вещество надпочечников делится на клубочковую, пучковую и сетчатую зоны. Клубочковая зона, прилегающая тонким слоем к соединительнотканной капсуле, состоит из клеток неправильной формы. В пучковой, средней наиболее широкой зоне группируются железистые клетки, расположенные радиальными колонками. В сетчатой, внутренней зоне группы клеток имеют вид неправильной сетки. Корковое вещество надпочечников богато липидами, окрашивающими его в желтый цвет. Гормоны коркового вещества – кортикостероиды (глюко - и минералокортикоиды) синтезируются в митохондриях секреторных клеток из холестерина. Многообразное влияние кортикостероидов на все виды обмена веществ, сосудистый тонус, иммунитет и др. делает корковое вещество надпочечников необходимым компонентом жизнедеятельности в обычных условиях и в условиях адаптации к различным воздействиям. В клубочковой зоне коркового вещества синтезируется альдостерон – основной минералокортикоид, участвующий в регуляции водно-солевого обмена. В пучковой зоне синтезируется преимущественно кортизол – глюкокортикоид, влияющий на белковый, жировой и углеводный обмен и кортикостерон, обладающий свойствами глюко и минералокортикоидов. В сетчатой зоне образуются половые гормоны, главным образом андрогены. Система надпочечных желёз выполняет функцию регуляции эндокринных процессов при адаптации млекопитающих к хроническим факторам. (Хэм, Кормак, 1983). Анализ гистоморфологических показателей надпочечников в возрастном аспекте позволяет получить новые данные о развитии адаптационных процессов в постнатальном онтогенезе животных.

Исследования проводились на самцах беспородных белых мышей в возрасте: 2, 3, 4, 5, 6, 15, 20, 25, 30, 35, 55, 95, 175, 335 и 450 суток календарного возраста. (Карташев, Иванова 1988). Исследованные гистоморфологические показатели постнатального развития животных после процедуры процентного нормирования представлены на рис.3. 7–3.9.

Анализ возрастной динамики морфометрических показателей надпочечных желёз животных (рис.3.7) позволяет выявить аллометрический, пропорциональ-

ный возрасту рост размеров коры. Активная фаза роста для коры и клубочковой зоны начинается в 15-суточном возрасте и заканчивается в период половой зрелости – 95 суток. Для размеров сетчатой зоны после небольшого повышения в младенческом возрасте (3–5-е сутки) наблюдается повторное увеличение размеров в 30-е и 95-е сутки календарного возраста животных.

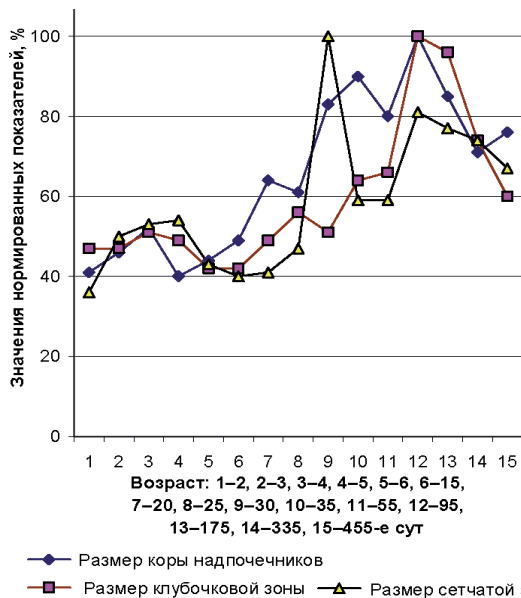


Рис. 3.7. Возрастная динамика морфометрических показателей надпочечников мышей

Необходимо подчеркнуть, что снижение морфометрических показателей надпочечников в начальный период старения – 455-е сутки не превышает 30–40%. В то же время функциональная активность надпочечников, оцениваемая по размерам ядер, максимальна в младенческом возрасте животных (рис. 3.8) (Карташев, Иванова, 1988).

Снижение функциональной активности надпочечных желёз наблюдается в 15–20-е сутки при переходе животных на самостоятельное питание с последующей стабилизацией уровней активности в среднем возрасте и незначительным повышением в 455-е сутки. Наиболее зависимыми от возраста являются показатели сетчатой зоны, синтезирующие половые гормоны, в то время как показатели клубочковой зоны, вырабатывающие минералокортикоиды, практически не изменяются в среднем и старом возрасте.

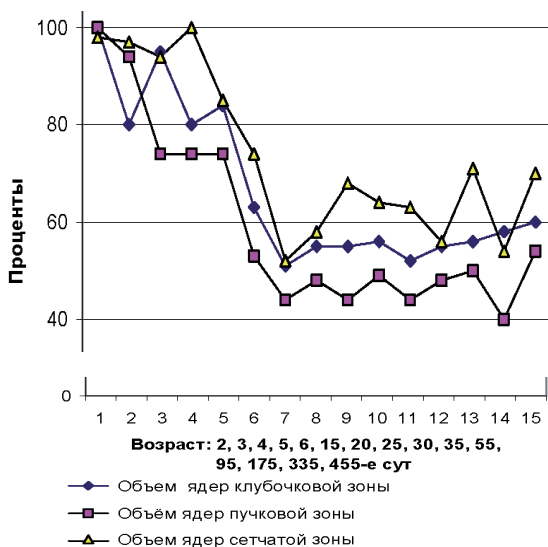


Рис. 3. 8. Возрастная динамика размеров ядер надпочечных желёз

Следует отметить определённую лабильность возрастной динамики объёмов ядер сетчатой и пучковой зон, выражающейся в волнообразном изменении во взрослом состоянии животных. Волнообразный характер гормональной активности в постнатальном онтогенезе мышей подтверждается и при анализе содержания витамина С, который используется при синтезе гормонов (см. рис.3.9). Чем ниже содержание витамина С в надпочечниках, тем активнее идёт синтез гормонов. Повышенная гормональная активность наблюдалась в наших исследованиях в течение первых 15-и суток жизни животных, о чём свидетельствует пониженное содержание витамина С во всех зонах надпочечных желёз. В 15-е сутки снижается гормональная активность в сетчатой и пучковой, в 20-е – в клубочковой зоне. Последующая гормональная активация для сетчатой зоны отмечается в 25, 175 и 455-е сутки, для пучковой и клубочковой – в 35, 95 и 175-е сутки календарного возраста животных.

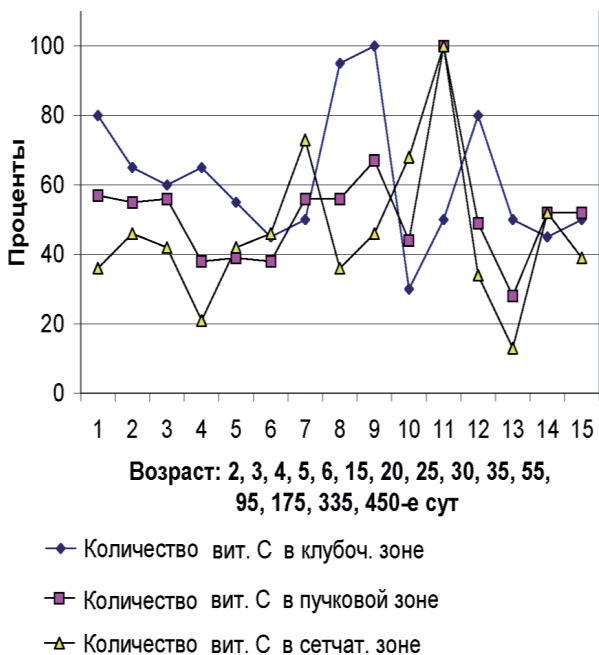


Рис.3. 9. Возрастная динамика содержания витамина С в надпочечниках.

Следовательно, в течение постнатального онтогенеза гормональная активность различных зон надпочечников не синхронизирована и характеризуется волнообразными изменениями в постнатальном онтогенезе животных. Наблюдаются десинхронизация гормональной активности в различных зонах надпочечников. Вероятно, аналогичные колебательные десинхронизации повышают надёжность эндокринных адаптационных процессов развивающегося организма.

Анализ полученных результатов, представленных на рис. 3.7 и 3.8, позволяет выделить три разнонаправленных типа возрастных динамик гистоморфологических показателей надпочечных желёз белых мышей. Первый тип коррелирует с увеличением массы тела животных пропорционален развитию коры надпочечников и включает: размеры коры, клубочковой, сетчатой и пучковой зоны. Кора надпочечников начинает увеличиваться в размерах с 20-суточного возраста, достигает предельного значения к 95-дневному возрасту – периоду половой зрелости с последующим снижением в 335-е и 455-е сутки, отражая основные процессы возрастной адаптации белых мышей.

Для второго типа динамических процессов надпочечных желёз: объёмов ядер клубочковой, пучковой и сетчатой зон, ответственных за функциональную активность коры, характерен высокий уровень в младенческом и ювенильном периоде и снижение в половозрелом и инволюционном возрасте. Для третьего типа – содержания витамина С характерно колебательное развитие адаптивных реакций в постнатальном онтогенезе. Следовательно, наблюдается последовательная инверсия подсистем эндокринной регуляции в онтогенезе. Характерные для надпочечных желёз перестроенные возрастные этапы наблюдаются в 20–55-е сутки – формирование половозрелого организма и 335-е сутки – переход к старению. В

формировании критических периодов существенное значение имеют состояния показателей клубочковой, сетчатой зон (36%) и содержание витамина С в клубочковой и пучковой зонах надпочечников.

3.4. Постнатальное развитие щитовидной железы белых мышей

Щитовидная железа вырабатывает и секретирует в кровь тиреоидные гормоны: тироксин и трийодтиронин, оказывающие регулирующее влияние на основные функции организма: рост, развитие и обмен веществ. Недостаточная функция щитовидной железы в детском возрасте приводит, как известно, к задержке роста, нарушению пропорций тела, полового и умственного развития. У взрослых гипопункция железы вызывает развитие микседемы – снижение основного обмена на 30–40%, что ведет к увеличению веса тела за счет жира. В первые недели после рождения млекопитающих инкреция железы низкая. Активация щитовидной железы наблюдается в период половой зрелости и снижается к старости. Гистологические изменения в пожилом и старческом возрасте заключаются в уменьшении диаметра фолликулов, атрофии секреторного эпителия. В старости в большинстве случаев понижается поглощение радиоактивного йода. С возрастом изменяется не только количество выработанного гормона, но и восприимчивость тканей к его действию. В первые месяцы жизни животные и человек слабо реагируют на введение тироксина. С низкой реактивностью тканей молодых животных совпадает еще недостаточная активность самой железы. По-видимому, в раннем возрасте высокий собственный метаболизм не нуждается в дополнительном гормональном влиянии. К старости организм сохраняет большую чувствительность к гормону, но не способен длительно поддерживать высокий уровень метаболизма. (Хэм, Кормак, 1983).

Результаты исследований возрастной динамики гистоморфологических показателей щитовидной железы самцов белых мышей после статистической обработки и процентного нормирования представлены на рис.3. 9. Анализ представленных данных позволяет считать, высота тиреоидного эпителия и размеры ядер тиреоцитов максимальны в первые шесть дней после рождения животных. В ювенильном и среднем возрасте наблюдается снижение исследуемых показателей. Последующее увеличение характерное для половозрелых животных (95–175-е сутки) нивелируется в период старения. Размер фолликул, отражающих функциональное состояние щитовидной железы самцов белых мышей, повышается в первые шесть дней постнатального развития, снижается в 15–35-е сутки и увеличивается в период половой зрелости и старения.

Статистические данные состояния фолликул, характеризующих уровень функциональной активности щитовидной железы животных, представлены на рис. 3.10.

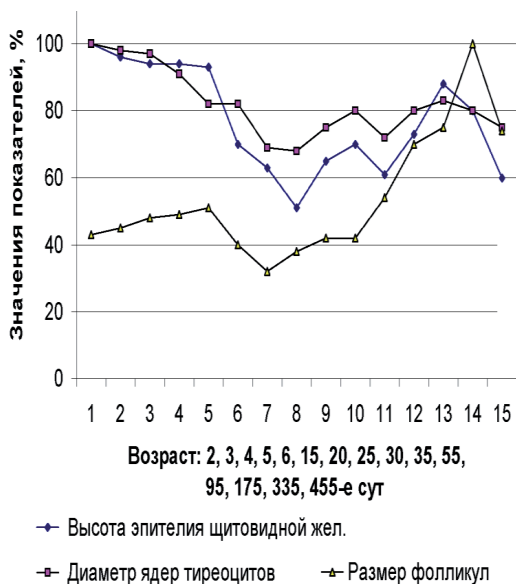


Рис.3.9. Возрастная динамика гистоморфологических показателей щитовидной железы белых мышей

Количество и размеры фолликул изменяются в течение всей индивидуальной жизни в колебательном режиме. С возрастом часть фолликул разрушается, заполняется малоактивным инертным веществом – дескваматами и повышенное их количество рассматривается как результат напряжённой деятельности органа. Количество крупных фолликул с дескваматами существенно увеличивается в периоды полового созревания и старения белых мышей. Необходимо отметить, что показатели щитовидной железы изменяются в течение всего постнатального развития животных. Проведённый статистический анализ не выявил стационарных периодов, характерных для других физиологических систем в возрастной динамике щитовидной железы белых мышей.

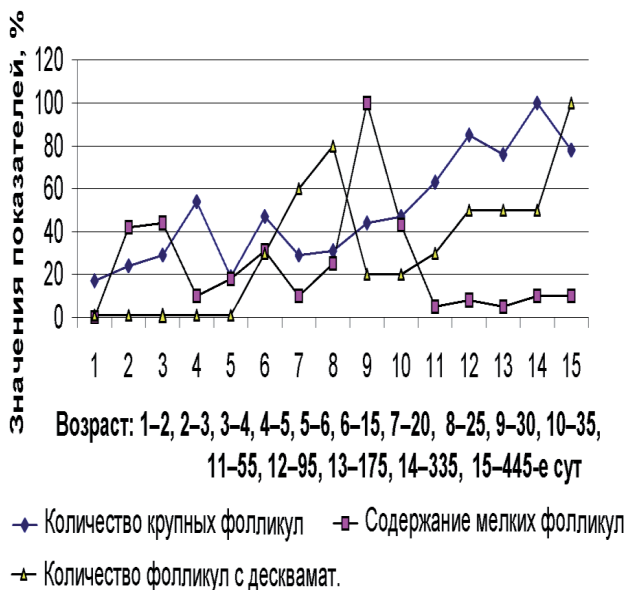


Рис. 3.10. Возрастная динамика содержания фолликул щитовидной железы самцов белых мышей.

Таким образом, развитие щитовидной железы происходит в младенческом периоде 15-суточных белых мышей. Активная функциональная деятельность железы характерна для молодого и среднего периодов жизни животных. Начиная с 95-суточного возраста, происходит увеличение крупных и деструктивных фолликул на фоне пониженного количества полноценно синтезирующих гормоны мелких фолликул, что свидетельствует о развитии начальных этапов старения организма мышей. К возрастным особенностям щитовидной железы можно отнести высокий уровень лабильности. Так переходные возрастные периоды включают: 2–20, 25–30, 35–55 и 95–455-е сутки календарного возраста белых мышей.

Следовательно, в постнатальном развитии щитовидной железы млекопитающих можно выделить три динамических процесса. Первый процесс повышенной активности в младенческом возрасте с последующим снижением к старости. Второй процесс заключается в постепенном повышении активности в среднем и инволюционном периодах жизни животных. Третий колебательный динамический процесс характерный для всех периодов жизни млекопитающих.

3.5. Интегральные процессы постнатального развития млекопитающих

В постнатальном развитии животных выделяют несколько основных процессов: последовательная экспрессия генов, клеточная пролиферация и дифференцировка, рост, увеличение массы тела, нейрогуморальная регуляция онтогенеза (Рэфф, Кофмен, 1986). Анализ выделенных нами переходных – критических возрастных периодов каждой из исследуемых физиологических систем позволил рассмотреть гипотезу о повышении устойчивости онтогенеза при десинхронизации критических периодов в постнатальном развитии организма животных. В прове-

данных исследованиях показано, что в ювенильном возрасте (3–15-е сутки) при относительно стабильном состоянии надпочечников наблюдаются переходные процессы в щитовидной железе: уменьшение размеров фолликул, ядер и высоты тиреоидного эпителия. В системе крови: критический период – 3–4-е сутки, соответствующий переходу с эмбрионального гемоглобина на гемоглобин взрослого животного, происходит в отсутствие изменений других физиологических систем. Аналогичные компенсаторные процессы наблюдаются и при старении животных. Таким образом, критические периоды развития с пониженной устойчивостью к влиянию внешних факторов, характерные для всего организма не синхронизированы для каждой физиологической системы в онтогенезе животных, что повышает устойчивость животных в критические периоды. Процессы временных сдвигов возрастных перестроенных этапов физиологических систем можно рассматривать в качестве одного из механизмов повышения устойчивости развивающегося организма в постнатальном онтогенезе.

Применение статистического метода главных компонент к анализу всех исследованных нами возрастных показателей физиологических систем позволило выделить основные процессы постнатального развития белых мышей. Анализ данных, представленных на рис.3.11, позволяет рассмотреть динамику трёх основных процессов интегральных возрастных физиологических показателей белых мышей. Аналогичные процессы характерны и для всех млекопитающих. Выделенные при статистическом анализе три интегральные компоненты постнатального развития мышей включают 90% общей дисперсии. Первая компонента (60% общей дисперсии) интерпретируется в качестве интегрального показателя возрастной динамики процессов роста, увеличения массы и размеров животных. В первую компоненту с положительной корреляцией включаются показатели: массы тела, количество эритроцитов, гемоглобина, лейкоцитов, миелокарицитов, нейтрофилов, эозинофилов, лимфоцитов. Относятся и размеры коры, клубочковой и сетчатой зоны надпочечников, диаметр фолликул, количество крупных и деструктивных ядер щитовидной железы, индекс сперматогенеза, диаметр семенного канальца, сперматоциты, сперматиды, клетки Сертоли, сперматозоиды. Для первого типа интегральной возрастной динамики характерен рост пропорциональный возрасту с выходом на плато в 175–335-е и снижение в период старения.

Вторая компонента включает 20% общей дисперсии характеризуется высокими значениями в младенческом возрасте с последующим снижением. Во вторую интегральную компоненту входят: количество ретикулоцитов, эритробластов, сперматогонии типа Б, объёмы ядер клубочковой пучковой и сетчатой зон надпочечников, высота тиреоидного эпителия, количество мелких фолликул щитовидной железы и количество клеток Лейдига. Следовательно, вторая интегральная возрастная динамика описывает пролиферативную активность эритропоэза, сперматогенеза и функциональный уровень эндокринной системы, которые максимальны в младенческом периоде и постепенно снижаются к старости. Интенсивность торможения пролиферативной активности существенно зависит от индивидуальной продолжительности жизни и типа эндокринных показателей, но общий характер направленности изменений - возрастное снижение сохраняется. Второй процесс можно рассматривать в качестве реализации наследственной программы старения организма, которое начинается в самом раннем возрасте. В зависимости от степени наклона второй компоненты зависит скорость старения организма. По совокупности показателей входящих во вторую компоненту и скорости их снижения можно определять биологический возраст животных и человека.

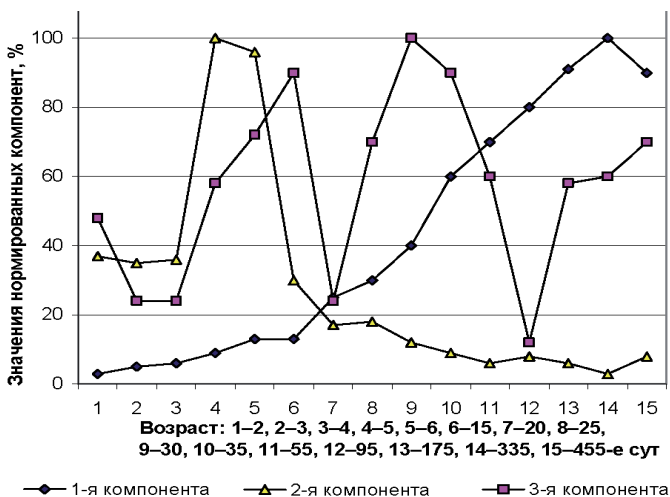


Рис. 3.11. Возрастная динамика интегральных показателей физиологического состояния животных

В третью компоненту, включающую 10% общей дисперсии, входят: количество нормоцитов полихроматофильных, пронормобласты, нормоцитов базофильных, мелкие клетки Лейдига и содержание витамина С в надпочечных железах. Следовательно, представленная компонента отслеживает процессы дифференцировки клеток в постнатальном развитии и колебания эндокринного уровня. Выполняет синхронизирующую функцию между двумя интегральными физиологическими процессами: развития и старения в постнатальном онтогенезе животных. Для третьей возрастной динамики характерен волнообразный вид зависимости: снижение в 3–4-е сутки после рождения, повышение в 6–15-е, повторное снижение в 20-е, увеличение в 25–35-е, уменьшение в 55–95-е и повышение в 175–455-е сутки календарного возраста белых мышей. С возрастом происходит уменьшение и амплитуда колебаний с выходом на относительно невысокий уровень функционирования. Вероятно физиологический баланс между процессами роста и старения, эндокринной системой осуществляется в колебательном режиме. В процессе возрастной адаптации и периодизации в большей мере участвуют лабильные физиологические показатели, компенсирующие процессы роста и разрушения. Физиологические показатели, входящие в третью компоненту, формируют и развитие физиологических адаптаций при действии хронических факторов.

Придерживаясь геномной регуляции старения организмов, развиваемой В. П. Скулачёвым (2013), можно считать, что физиологическая реализация гена старения выражается в системной инверсии показателей каждой из физиологических систем млекопитающих в постнатальном онтогенезе. Нормированные профили каждой из физиологических систем физиологического состояния животных в старом возрасте инвертированы относительно профили физиологического состояния молодых животных. Показатели с относительно высоким уровнем значений понижаются, физиологические показатели с относительно низкими уровнями значений повышаются. Процесс инверсии растянут в постнатальном развитии млекопитающих, динамика старения специфична для каждой физиологической системы и проявляется при сравнении нормированных профилей состояний молодых и

старых животных. Системный механизм инверсии физиологических систем при старении подтверждает геномную гипотезу регуляции старения млекопитающих. Вероятно, инверсионный тип старения организмов относится к эволюционно новым механизмам, и может быть использован при оценки биологического возраста млекопитающих. Инверсионный механизм старения млекопитающих обеспечивает плавный переход к гомеостазу старения и в зависимости от видовых и индивидуальных особенностей может варьировать в широких временных пределах.

Следовательно, в процессе постнатального развития млекопитающих можно выделить в зависимости от интенсивности и длительности три этапа физиологической динамической адаптации при хроническом действии факторов. Первый- изменение интенсивности и частоты возрастных колебательных процессов, второй- ускорение или торможение процессов старения, третий- ускорение или торможение процессов развития и роста животных.

3.6. ХРОНИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ПЕРЕМЕННОГО ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОЛЯ В ПОСТНАТАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ЖИВОТНЫХ

Интерес к биологической эффективности переменных электрических полей (ПеЭП) появился вместе с их техническим использованием в конце XIX века. С помощью сильных электрических полей воздействовали на нервно-мышечный аппарат, кровь, мозг и т.д. Системные исследования в данном направлении проводились с 60-х годов прошлого столетия. Изучение хронического влияния ПеЭП промышленной частоты на биосистемы стимулировалось строительством линий электропередач высокого напряжения: ЛЭП-500, ЛЭП-1000, способных создавать на поверхности земли поля с напряженностью от 10 до 40 кВ/м. (Карташев, Большаков, 2005)

В экспериментальных исследованиях на белых крысах при действии ПеЭП в течение четырёх месяцев не выявлено гистоморфологических изменений органов животных при напряжённостях ниже 1 кВ/м. При напряжённостях 2 кВ/м, длительности экспозиции в течении месяца увеличивалась секреция кортикостероидов, снижалось содержание витамина С в надпочечниках и функциональная активность щитовидной железы. В системе крови отмечалось повышенное содержание мочевины, глюкозы, титра комплемента, лизоцима и остаточного азота (Бриджес, 1975; Давылов и др., 1984). В организме белых мышей при напряжённости поля 60 кВ/м после трёхчасового воздействия в течение двадцати дней нарушались обмен веществ, баланс макроэргических соединений, резистентность и оплодотворяющая способность самцов. Торможение генеративной функции наблюдалось и при пятичасовом ежедневном в течение четырёх месяцев действии ПеЭП (10–25 кВ/м, 50 Гц) на мышей и крыс: повышение стерильности, морфологические и биохимические нарушения в генеративной ткани. Новорожденные животные характеризовались повышенным числом врождённых аномалий, малорослостью, пониженной рождаемостью и изменениями в соотношении полов (Bindocas, 1988). При пребывании человека в течение трёх часов в день и двадцати дней в поле 60 кВ/м отмечалось снижение температуры тела, работоспособности, дезорганизации сосудистого тонуса и условно-рефлекторной деятельности. Необходимо отметить, что при нахождении человека в электрическом поле (5–40 кВ/м, 50 Гц) человек испытывает неприятные ощущения болевого характера при контакте с заземленными предметами. Аналогичные неблагоприятные ощущения появляются у человека и животных при пересечении ими высоковольтных линий передач ЛЭП-500.

Переменные электрические поля промышленной частоты (50 Гц, ПеЭП), являясь постоянной составляющей современной техносферы, оказывают хроническое влияние на биосистемы. В большей степени организм человека подвержен регулярному действию ПеЭП, потому что вся жизнь современного человека проходит в условиях урбанизированной среды, энергообеспечение которой осуществляется электрическими токами промышленной частоты. Существующие предельно допустимые уровни ПеЭП не учитывают в полной мере эффекты хронического действия полей на организм человека и животных (Плеханов, 1990; Карташев, 2005; Григорьев, 2003; Takebe et al., 2001). С целью выяснения особенностей хронического действия ПеЭП в постнатальном онтогенезе животных нами проведены специальные исследования.

Исследования проводились на самцах беспородных белых мышей, которые помещались в специально сконструированную установку с ПеЭП в возрасте 15 дней и подвергались постоянному влиянию поля (40 кВ/м, 50 Гц) в течение 440 суток. Контрольная группа животных находилась в аналогичных условиях без действия поля. Взятие гистоморфологического материала для анализа физиологического состояния системы крови, сперматогенеза, надпочечников и щитовидной железы осуществлялось на 20, 25, 30, 35, 55, 95, 175, 335 и 455-е сутки календарного возраста животных.

3.7. Хроническое влияние переменного электрического поля на систему крови белых мышей

Система крови животных относится к наиболее лабильным физиологическим системам и чувствительна к внешним воздействиям. После статистической обработки результатов экспериментальных исследований статистически достоверные изменения в показателях системы крови при хроническом действии ПеЭП представлены на рис. 3.12 и 3.13.

Анализ данных, представленных на рис.3.12, позволяет заметить, что наиболее чувствительным периодом к действию ПеЭП является критическая стадия ювенильного возраста –25-е сутки календарного возраста белых мышей. При действии электрического поля в периферической крови животных происходит снижение эритроцитов и лейкоцитов на фоне повышенного количества ретикулоцитов. В переходный период половозрелости (55-е сут) отмечается менее выраженное снижение количества лейкоцитов. Для среднего возраста характерно повышение количества эритроцитов при хроническом действии ПеЭП с последующей нормализацией. В критический период (335-е сутки) развития инволюционных изменений отмечается снижение численности ретикулоцитов. Следовательно, при хроническом действии поля в постнатальном развитии животных наблюдаются волнообразные адаптивные реакции показателей периферического отдела системы крови, наиболее выраженные в ювенильном и критических периодах постнатального онтогенеза белых мышей.

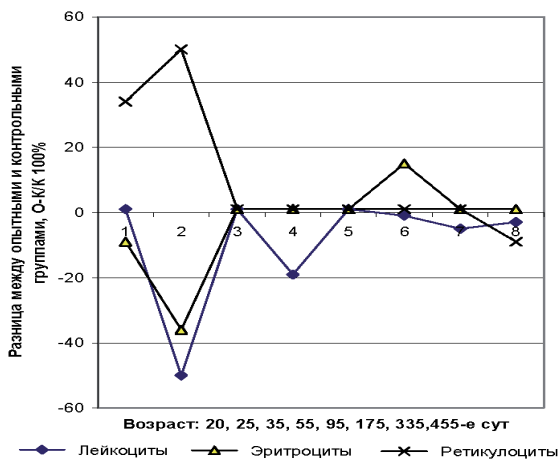


Рис.3. 12. Хроническое влияние ПеЭП на элементы периферической крови животных

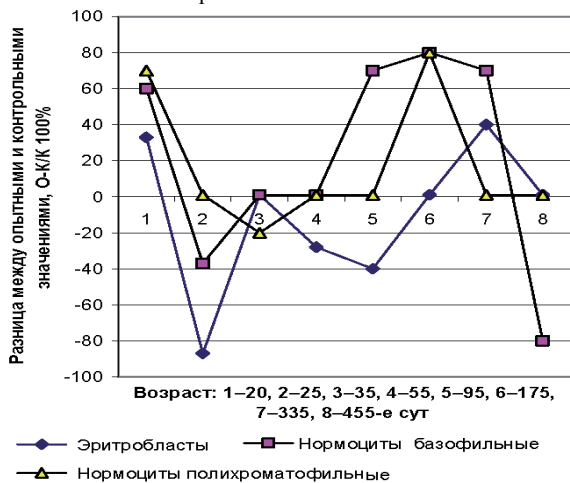


Рис. 3.13. Хроническое действие ПеЭП на клеточные элементы эритрона

Анализ данных, представленных на рис.3.13, позволяет считать, что переменное электрическое поле приводит к повышению количества пролиферирующих клеток-эритробластов и дифференцирующихся нормоцитов в течение первых пяти дней. Последующее хроническое действие поля в 25-е возрастные сутки приводит к снижению числа эритробластов и нормоцитов. Для эритробластов характерен невысокий уровень в 55-е и 95-е сутки, который компенсируется активацией процессов дифференцировки нормоцитами в 95–335-е сутки. В 454-е сутки наблюдается торможение дифференцировки на стадии базофильных нормоцитов и снижение количества ретикулоцитов в периферической крови опытной группы животных. Необходимо отметить, что в ювенильном возрасте при действии электрического поля изменения в системе крови носят однонаправленный характер. Развитие возрастной адаптации к хроническому влиянию поля при пони-

женной пролиферативной активности заключается в интенсификации процессов дифференцировки костномозговых клеток эритроидного ростка животных.

Последующий анализ возрастной устойчивости системы крови белых мышей позволил выделить наиболее чувствительный к электрическому полю критический период ювенильного возраста: 20–25-е сутки, в которых происходит значительное снижение уровня пролиферирующих и дифференцирующихся клеток: эритробластов и нормоцитов. Хроническое действие ПеЭП приводит к повышению уровня нормоцитов в среднем возрасте. Начиная с 335-х суток календарного возраста, в опытной группе животных снижается скорость дифференцировки нормоцитов, что приводит к уменьшению числа ретикулоцитов в крови животных.

Следовательно, длительное хроническое влияние ПеЭП приводит к волнообразным адаптивным изменениям пролиферирующих и дифференцирующихся процессов эритроидного пула клеток, приводящим к отклонениям в периферических элементах системы крови белых мышей. Наиболее выраженные изменения при действии поля наблюдаются в критические периоды постнатального развития системы крови мышей.

3.8. Влияние переменного электрического поля на сперматогенез животных.

Среднестатистические нормированные изменения показателей при хроническом действии ПеЭП в системе сперматогенеза мышей представлены на рис. 3.14 и 3.15. Анализ данных, представленных на рис. 3.14, позволяет считать, что снижение количества стволовых клеток сперматогенного эпителия – сперматогоний А-типа и дифференцирующихся клеток-сперматоцитов происходит в первые пять суток после действия поля и продолжается в течение всего наблюдаемого периода. Для постнатальной динамики сперматид, предшественников сперматозоидов характерно повышение в первые 5 суток последствия ПеЭП, снижение в 55-е возрастные сутки с последующим увеличением численности к 455-суточному возрасту животных.

Сперматогонии Б-типа в отличие от стволовых клеток делятся митотически, переходят к стадии мейоза с диплоидным разделением количества хромосом и появлением гаплоидных половых клеток-сперматид. Дифференцируясь, сперматиды превращаются в сперматозоиды. Увеличение численности сперматогоний Б-типа после первых пяти суток влияния поля можно рассматривать в качестве компенсаторной реакции снижения эффективности сперматогенеза подопытных животных. Следовательно, наиболее поражаемой при действии ПеЭП стадией сперматогенеза мышей можно считать пролиферирующие стволовые клетки сперматогоний А-типа, мейоз сперматоцитов, нарушения в которых приводят к снижению общего количества сперматозоидов (рис.3. 15).

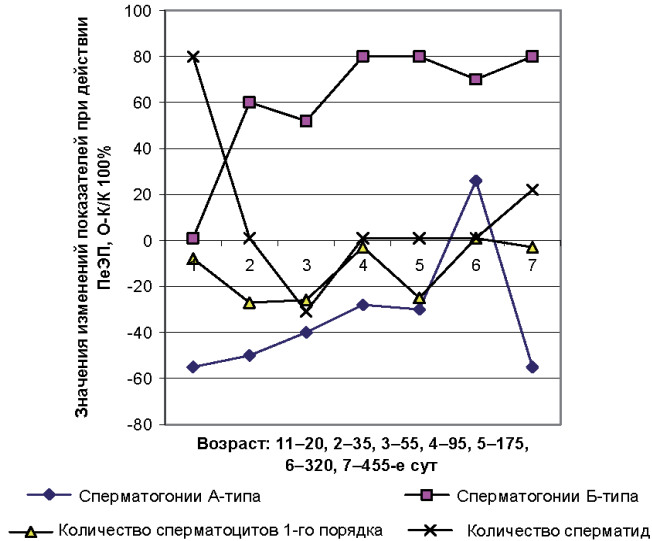


Рис. 3.14. Влияние ПеЭП на сперматогенез мышей

В качестве компенсаторной адаптации системы сперматогенеза животных можно рассматривать повышенное количество сперматогоний Б-типа, уровень которых в опытной группе животных выше контрольных значений на 60-80 %. В системе крови при действии ПеЭП снижение количества эритробластов компенсируется повышенным содержанием нормобластов. Наиболее поражаемыми являются активно делящиеся клетки, снижение их численности ускоряет процессы дифференцировки, что приводит к частичной или полной компенсации необходимого количества сформировавшихся зрелых клеток. Необходимо отметить, что аналогичные процессы наблюдаются и при действии ионизирующего излучения на человека и животных.

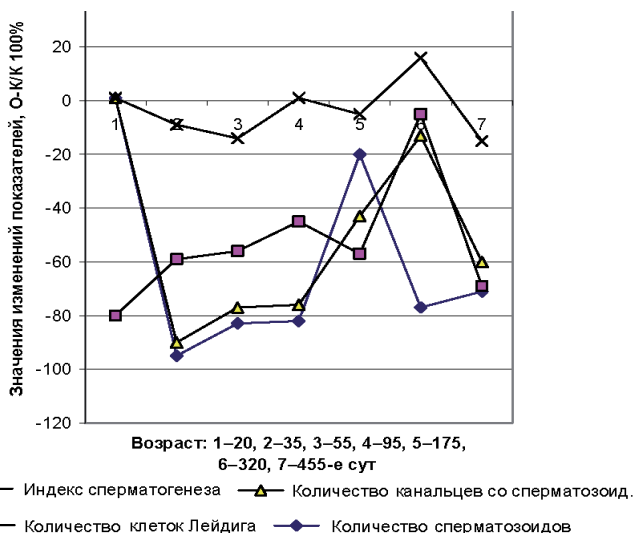


Рис.3. 15. Хроническое влияние ПЕЭП на морфологические показатели семенников белых мышей

Сравнительный анализ морфологических показателей семенников самцов белых мышей, представленных на рис.3.15, выявил значительное снижение количества сперматозоидов и семенных канальцев со сперматозоидами после десяти суток действия поля в ювенильный и последующие периоды жизни животных. В семенных канальцах наблюдалось замедление процессов формирования просветов, увеличение числа сперматид. В эндокринных клетках Лейдига отмечалось торможение их дифференцировки. Снижение количества клеток Лейдига, вырабатывающих тестостерон, происходило после пятисуточного действия электрического поля и остаётся на низком уровне в течение всего постнатального развития, что приводит к понижению сексуальной активности и более ранней возрастной импотенции животных. С увеличением времени экспозиции ПЕЭП до 40 суток на этапе половозрелости мышей несколько стимулируются эндокринные процессы, но снижается индекс сперматогенеза. В семенниках увеличивается число канальцев со слущенным эпителием, в цитоплазме клеток Сертоли отмечалась вакуолизация. Последующее увеличение экспозиции поля в 95–455-е сутки вызывает усиление негативных морфологических изменений. Оболочки семенных канальцев пропитываются отточной жидкостью, растет число опустошенных семенных канальцев, снижается количество сперматозоидов и эндокрицитов.

Необходимо отметить, что кратковременное влияние электрического поля не приводит к значительным нарушениям в системе сперматогенеза мышей (табл.3.1).

Таблица 3.1

Изменения между опытными и контрольными среднестатистическими показателями системы сперматогенеза при кратковременном (10 сут) действии ПеЭП (40 кВ/м, 50 Гц) на разновозрастных самцов белых мышей

Показатели системы сперматогенеза	Молодые животные (О–К)	Половозрелые (О–К)	Старые животные (О–К)
Сперматогонии А-типа	-11±1	2±1	-1,7±0,4
Сперматогонии Б-типа	6±2	1±2	7±1
Сперматоциты 1-го порядка	-13±4	1±3	-40±7
Сперматиды	8±3	2±5	-30±5
Сперматозоиды	-5±2	2±3	-15±6
Семенные каналы со сперматозоидами	-5±2	-6±2	-45±6
Количество клеток Лейдига	-19±5	-7±3	-39±6

Наиболее чувствительными к влиянию поля являются молодые и старые животные, в то время как нарушения в половозрелом возрасте носят обратимый характер. При кратковременном действии ПеЭП направленность изменений в семенниках мышей аналогична при хроническом влиянии, но они менее выражены и не носят системный характер. Таким образом, полученные экспериментальные результаты состояния семенников животных свидетельствуют о необратимых хронических изменениях сперматогенеза, приводящих к более раневозрастному снижению сексуальной активности и стерильности в условиях длительного влияния переменного электрического поля.

Следовательно, особенностью возрастной адаптации делящихся и дифференцирующихся клеток организма млекопитающих при хроническом действии ПеЭП является снижение пролиферативной процессов стволовых клеток и активация дифференцировки. При хроническом действии ПеЭП характерно волнообразное развитие динамической адаптации в онтогенезе животных.

3.9. Хроническое влияние переменного электрического поля на состояние надпочечников мышей

Надпочечные железы, ответственные за развитие общего адаптационного синдрома в организме, реагируют на внешние воздействия и обеспечивают гомеостаз развивающегося организма. Противоречивость литературных данных по влиянию электрических полей на физиологическое состояние желёз (Сиюй Оуян и др., 2005.) стимулировало проведение исследований по выяснению биологической эффективности хронического действия ПеЭП (40 В/м, 50 Гц). Среднестатистические нормированные изменения показателей надпочечных желёз при хроническом действии электрического поля, начиная с пятнадцати суточного возраста животных, для удобства последующего анализа разделены на три группы и пред-

ставлены на рис.3.16–3.18. Результаты экспериментальных исследований изменений морфометрических показателей надпочечников представлены на рис. 3.16. Анализ данных позволяет заметить, что хроническое действие поля приводит к развитию волнообразного типа возрастных адаптивных реакций в онтогенезе белых мышей. В ювенильном периоде под влиянием ПеЭП происходит увеличение размеров: коры, клубочковой и сетчатой зон надпочечных желёз, что свидетельствует о развитии стресс - реакции. Снижение гипертрофии железы в среднем возрасте можно рассматривать в качестве адаптивного процесса к хроническим факторам. Повторное повышение исследуемых показателей в начальной инволюционной стадии свидетельствует о незаконченности адаптаций к электрическому полю и о вероятности развития патологических изменений в организме животных, что подтверждается и повышенной смертностью (10–20%) мышей в опытной группе. Отмечались также гемодинамические изменения: расширение венозных синусов, интерстициальные отёки и увеличение количества деструктивных ядер в корковом слое надпочечников в 355–455-е сутки календарного возраста животных.

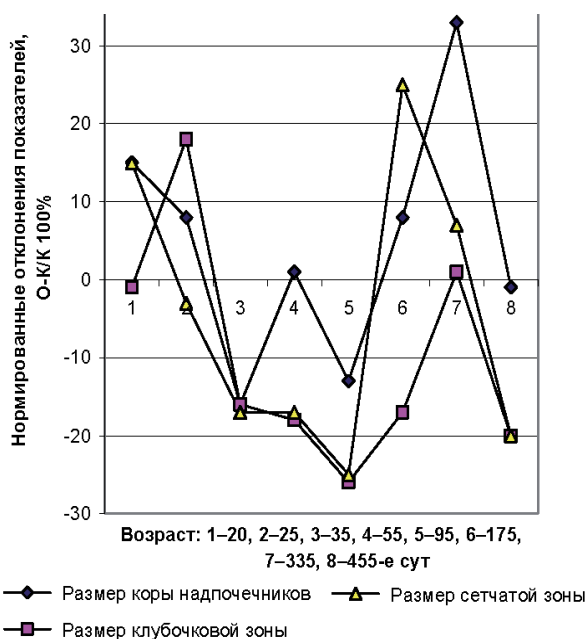


Рис. 3.16. Влияние ПеЭП на морфометрические показатели надпочечников

Изменения показателей функционального состояния надпочечных желёз при хроническом действии ПеЭП представлены на рис. 3.17. Для показателей функционального состояния надпочечных желёз при действии поля в постнатальном развитии мышей характерен волнообразный тип адаптивных реакций. Размеры ядер желёз пропорциональны уровню секреторной активности при синтезе гормонов. В клубочковой зоне вырабатываются минералокортикоиды, регулирующие водно-солевой обмен. В сетчатой и пучковой зонах синтезируются глюкокортикоиды и половые гормоны. При действии электрического поля на ювенильных животных в течение первых десяти суток повышается секреторная

активность пучкового, клубочкового и сетчатого слоёв. В среднем возрасте наблюдается активация секреторной деятельности клубочковой и пучковой зоны. В 95-суточном возрасте повышается активность сетчатой зоны. В инволюционном периоде: 335–455-е сутки при хроническом действии ПеЭП отмечается повышение исследуемых показателей с последующим снижением. Следовательно, хроническое влияние электрического поля промышленной частоты вызывает нарушения в обмене веществ, в водно-солевом балансе и приводит к хроническому стрессу в постнатальном развитии, который наиболее выражен в критические периоды онтогенеза животных.

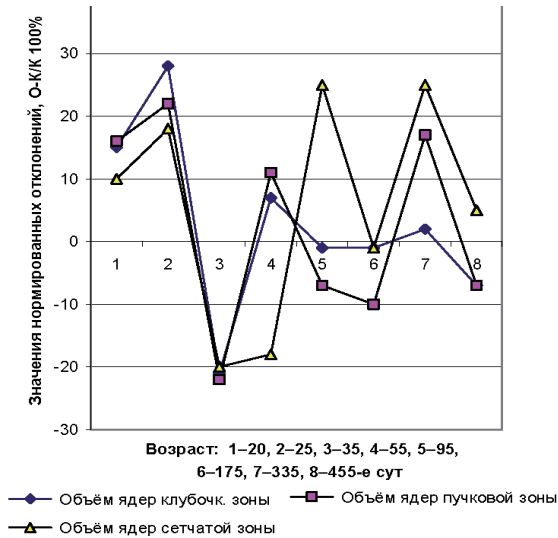


Рис. 3.17. Хроническое влияние ПеЭП на функциональное состояние надпочечников мышей

В качестве подтверждения развиваемой нами концепции рассмотрим экспериментальные данные по хроническому влиянию поля на содержание витамина С в надпочечниках (рис. 3.18). В надпочечниках содержится постоянно относительно высокая концентрация витамина С, который используется для выработки стероидных гормонов и катехоламинов. При развитии стресса, синтез стероидных гормонов наблюдается снижение содержания витамина С в надпочечниках, что является показателем развития стресс - реакции организма.

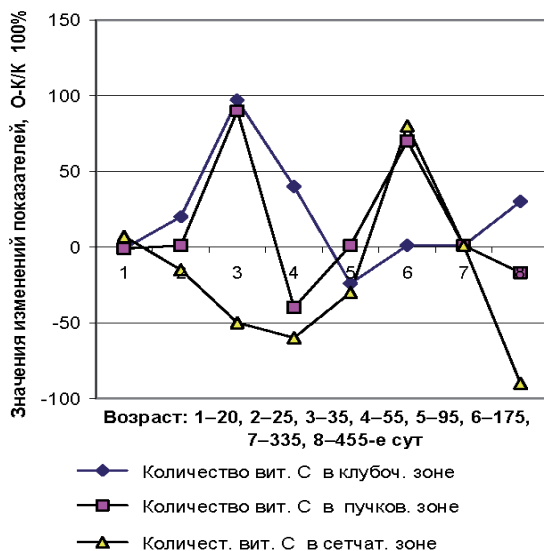


Рис.3.18. Содержание витамина С в надпочечниках при действии ПеЭП на животных

Анализ результатов исследований, представленных на рис. 3.18 позволяет заметить снижение уровня содержания витамин С при действии ПеЭП в 25, 55, 95 и 455-е сутки календарного возраста мышей. Для клубочковой и пучковой зон характерна синхронность изменений содержания витамина С, за исключением 455-х суток, под влиянием поля. Содержание витамина С в сетчатой зоне, вырабатывающей глюкокортикоиды и частично половые гормоны, остается пониженным в течение всего периода индивидуальной жизни животных за исключением 175–335-х суток. Следовательно, гормоны, вырабатываемые сетчатой зоной, в большей степени ответственны за развитие адаптивных реакций к хроническому действию ПеЭП в постнатальном онтогенезе мышей.

Таким образом, хроническое, сопоставимое с продолжительностью жизни мышей действие переменного электрического поля промышленной частоты вызывает волнообразный тип адаптационных возрастных реакций надпочечных желёз, наиболее выраженных в критические периоды ювенильного и старого возраста животных. В зависимости от интенсивности действующих факторов происходит увеличение частоты и амплитуды возрастных колебаний показателей надпочечных желёз, при сохранении триады стресс реакции в каждом из локальных промежутков времени.

3.10. Влияние переменного электрического поля на щитовидную железу животных.

В современной научной литературе практически отсутствуют данные по влиянию электрических полей на физиологическое состояние щитовидной железы животных и человека (Карташев, Иванова, 1988; Воронцова, 2004). Щитовидная железа принимает активное участие в процессах роста и развития организма. В проведённых исследованиях получены данные по хроническому влиянию пере-

менных электрических полей на состояние щитовидной железы самцов белых мышей. Среднестатистические результаты гистоморфологических изменений показателей щитовидной железы белых мышей при действии поля представлены на рис.3. 19.

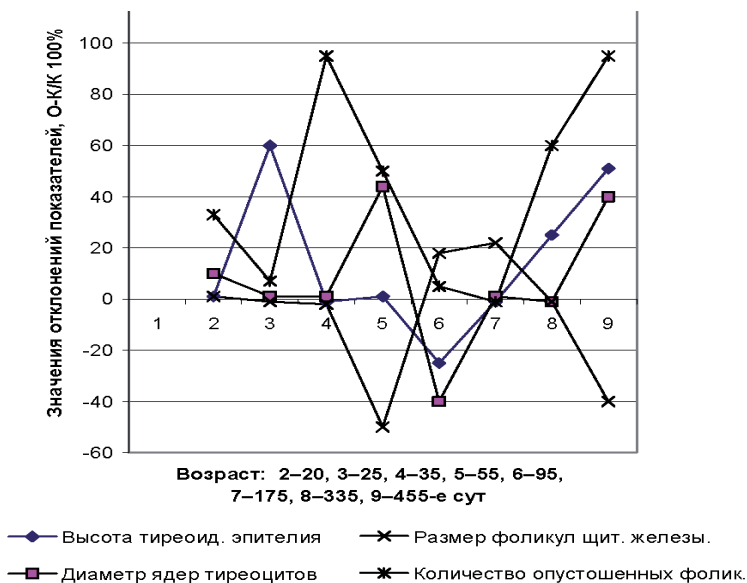


Рис. 3.19. Влияние ПеЭП на щитовидную железу

Анализ полученных данных выявил повышение функциональной активности щитовидной железы: увеличение диаметров ядер тиреоцитов, высоты тиреоидного эпителия и повышенное количество опустошенных фолликул в первые десять дней после действия переменного электрического поля (ПеЭП). В среднем возрасте наблюдается снижение исследуемых показателей с последующей активацией в период старения животных. Содержание опустошенных фолликул, количество которые отражают уровень секреторной активности, показывает значительный уровень напряжённости железы в ювенильном и старом возрасте при хроническом действии электрического поля.

Сравнительный анализ развития возрастной адаптации надпочечных и щитовидных желёз при действии ПеЭП выявил синергическое взаимодействие эндокринных органов. Периоды активации двух желёз не синхронизированы в постнатальном онтогенезе. Возрастные этапы, характеризующиеся относительно невысоким уровнем функционирования надпочечников, отмечается повышенная деятельность щитовидной железы. Вероятно, аналогичное компенсаторное взаимодействие эндокринных систем повышает надёжность возрастной адаптации к хронически действующим факторам. Следовательно, длительное влияние ПеЭП (40 кВ/м, 50 Гц) приводит к развитию волнообразного адаптивного процесса в динамике постнатального развития животных. Наиболее выраженные изменения наблюдаются в критические этапы развития ювенильного и инволюционного периодов жизни. В качестве шокового органа следует рассматривать систему сперматогенеза, в которой при действии поля происходят нарушения на стадии

сперматогоний А-типа, сперматоцитов 1-го порядка и генерации клеток Лейдига, приводящие к снижению количества сперматозоидов и наступлению стерильности на более ранних возрастных этапах старения организма животных.

Проведенный статистический дисперсионный анализ позволил перейти к количественной оценке биотропности ПеЭП для каждой из исследуемых физиологических систем развивающегося организма мышей. Если суммарный биоэффект влияния поля соответствует 100%, то для системы сперматогенеза он будет соответствовать 40%. Для надпочечных желёз – 30%, для щитовидной железы – 20% и для систем крови – 10%. Следовательно, при хроническом влиянии электрического поля изменяются все исследованные физиологические системы организма. В то же время биотропность поля существенно зависит от специфичности каждой из них и возрастного состояния организма животных.

Система крови, обладающая центральными и автономными гомеостазирующими механизмами, реагирует в ювенильном возрасте, в процессе перестройки физиологических систем. В последующем возрастном периоде происходит адаптация её к хроническому действию поля. С началом инволюции при снижении уровня резистентности наблюдаются и отклонения в показателях крови. В целом изменения в системе крови мышей носят адаптивный характер и находятся в пределах физиологической нормы. Выполняющие функции адаптации надпочечные железы активно реагируют на ПеЭП в течение всего постнатального развития животных. Участвующая в возрастной адаптации щитовидная железа изменяется в среднем и старом возрасте. Функция семенных желёз заключается в большей степени в сохранении численности популяции и вида и характеризуется относительно пониженной индивидуальной защищённостью, что приводит к наиболее существенным нарушениям в её функционировании при хроническом влиянии переменного электрического поля в постнатальном онтогенезе животных.

Хроническое, сопоставимое с продолжительностью жизни мышей действие переменного электрического поля промышленной частоты вызывает волнообразный тип адапционных возрастных реакций надпочечных и щитовидных желёз, наиболее выраженных в критические периоды ювенильного и старого возраста животных. В зависимости от интенсивности действующих факторов происходит увеличение частоты и амплитуды возрастных колебаний показателей надпочечных желёз, при сохранении триады стресс реакции в каждом из локальных промежутков времени.

Особенностью возрастной адаптации делящихся и дифференцирующихся клеток организма млекопитающих животных при хроническом действии ПеЭП является снижение пролиферативных процессов стволовых клеток и активация процессов дифференцировки. Для адаптивных процессов характерно волнообразное развитие интенсивности ответных реакций при действии ПеЭП в постнатальном онтогенезе млекопитающих.

3.11. ХРОНИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ КОРМОВЫХ АДСОРБЕНТНЫХ ДОБАВОК-ЦЕОЛИТОВ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЖИВОТНЫХ

Различные виды адсорбентов в качестве пищевых добавок широко используются в системе питания человека и животных. Природные цеолиты используются в животноводстве и для людей в качестве биологически активных добавок в виде литовита. В то же время длительное, в течение всей жизни использование цеолитов изучено недостаточно. Как минеральный вид цеолиты известны уже более 200

лет. Длительное время они рассматривались в качестве редких минералов, не образующих промышленных скоплений и не имеющих практического применения. Цеолиты являются ценнейшими в промышленности минералами, обладающими открытой каркасно-полостной структурой типа $[(Si, Al)O_4]$, имеющей отрицательный заряд, который компенсируется нейтрализующими, положительно заряженными катионами (Na, K, Mg, Ca, Sr, Ba, Ca). Природный цеолит является эффективным, более дешевым заменителем искусственного и некоторых естественных минеральных соединений типа мела, каолина, диатомита. В технологических процессах, где применение синтетических цеолитов не выгодно, большое значение приобретает использование природных минералов.

Кристаллы цеолитов пронизаны системой каналов или полостей, обладают хорошо развитой внутренней поверхностью. Специфичное строение цеолитов позволяет им избирательно сорбировать молекулы галогенов, компоненты сточных и питьевых вод, т.е. играть роль «молекулярных сит». В дегидратированном состоянии эти минералы сорбируют аммоний, спирт, нитраты и другие вещества. Размеры каналов достаточны для проникновения в них органических молекул и катионов, суммарный объем их вместе с порами достигает 50%. Свойства цеолитов, распространенность, доступность, дешевизна, возможность неоднократного применения позволяют использовать их в различных областях промышленности и сельского хозяйства. Ионообменная емкость цеолитов – одно из основных параметров, характеризующих их сорбционные и технологические свойства. Максимальная ионообменная емкость соответствует полному замещению одного иона другим во всех кристаллических позициях, что соответствует максимальной сорбционной способности цеолита.

В пределах СНГ разведано 10 месторождений цеолитов, из них Ай-Даг, Номберян и Дзегви находятся в Закавказье, Сокирница – в Закарпатье, и 6 – в Российской Федерации, в т.ч. на Сахалине (Лютогское), на Дальнем Востоке (Чугуевское), в Якутии (Хонгуруу), в Кузбассе (Пегасское) и в Забайкалье (Шивертуйское и Холинское). Химический состав цеолита ЦПС: $(Na, K_2) O \cdot Al_2O_3 \cdot 10SiO_2 \cdot 8H_2O$. Суммарная катионная емкость 87 мг-экв./100 г породы, ионообменная емкость – 2,5 мг-экв./г. Отмечена адсорбционная способность к воде, метанолу, углекислому газу, кислороду, сернистому газу, H_2S (сероводороду), NH_3 (аммиаку), азоту, крупным органическим молекулам. По данным ВНИИгеолнеруд и ВостСибНИИГТиМНА цеолиты относятся к первой группе природных материалов по термо- и кислотоустойчивости. Цеолиты обладают хорошими регенерационными способностями, выдерживают высокие температуры до 600° , устойчивы к воздействию агрессивных сред без видимых следов разрушения. Цеолиты признаны нетоксичными, мутагенных действий не обнаружено, могут применяться без ограничений во всех областях народного хозяйства (Макаров, Гороховенко, 2006).

Использование природных цеолитов при кормлении животных и птиц способствует замедлению скорости прохождения пищевой массы через пищеварительный тракт, повышению степени влияния пищеварительных соков. Наличие щелочной среды в дистальных отделах кишечника приводит к снижению бродильных процессов. Исследования плазмы крови показали, что у опытных групп достоверно увеличилось уровни большинства аминокислот. Применение природных цеолитов повышает способность животных усваивать питательные вещества кормов. Одним из положительных действий цеолита является повышение жизнеспособности животных и птиц. Показано, что скармливание природного цеолита способствует снижению количества желудочно-кишечных заболеваний, что обусловлено сокращением бактериальной обсемененности кишечника. Кроме того, скармливание природного цеолита, очевидно, способствует выведению из

организма продуктов метаболизма и ядовитых веществ, попавших с кормом (Мальцева, 1999; Герасева и др., 2004; Гайнулина, 2003; Соловьёв и др., 2004). Следует признать, что длительное хроническое влияние пищевых цеолитовых добавок на организм животных и человека исследовано недостаточно.

Изучение длительного хронического действия цеолитов позволяет выявить особенности возрастной динамики и возможные негативные физиологические последствия. В наших исследованиях совместно с А.К. Баскурян и Л.А. Ивановой проводилось экспериментальное изучение хронического влияния природного цеолита пегасина на физиологическое состояние модельных животных-самцов беспородных белых мышей. Физиологическое состояние организма животных оценивалось по гистоморфологическим показателям надпочечниковых и щитовидных желёз, системы крови, сперматогенеза и печени. В качестве ежедневной подкормки в пищевой рацион животных добавлялись цеолиты с размерами гранул: 0,1–0,2 мм в пропорции 4% от массы сухого корма с 15-суточного по 335-у сутки календарного возраста мышей. Параллельно в аналогичных условиях при температуре 23°C содержались контрольные группы животных. Взятие гистоморфологического материала для последующего анализа осуществлялось в 35, 55, 95, 175, 200, 270 и 335-е возрастные сутки у опытных и контрольных животных в каждый возрастной период.

3.12. Влияние цеолитовой подкормки на состояние надпочечников и щитовидных желёз животных.

Гуморальный гомеостаз развивающегося организма существенно зависит от функциональной активности надпочечных и щитовидных желёз. В проведённой серии экспериментов исследовалось состояние щитовидных и надпочечниковых желёз по гистоморфологическим показателям при ежедневном добавлении в пищу белым мышам цеолитов, начиная с 15-суточного возраста. Усреднённые статистически достоверные результаты изменений в показателях надпочечников животных, получавших цеолитовую подкормку, представлены на рис.3.20.

Анализ данных, представленных на рис.3.20, позволяет считать, что цеолитовая подкормка оказывает положительное влияние в течение 95-суточного возрастного периода. В опытной группе животных наблюдается снижение размеров коры, клубочковой зоны и деструктивных ядер надпочечных желёз, что свидетельствует об адекватной компенсации стрессовых воздействий.

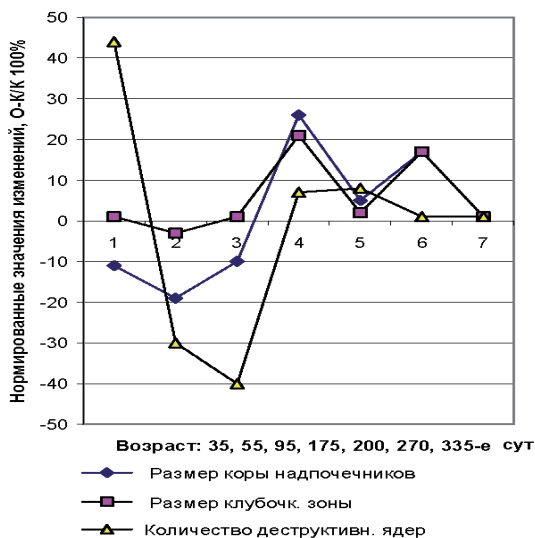


Рис.3. 20. Влияние цеолитовой подкормки на состояние надпочечников

Последующее повышение исследуемых показателей в 175–270-е сутки можно рассматривать в качестве умеренного напряжения систем адаптации, которое нивелируется к 335-м суткам календарного возраста животных. В 335-суточном возрасте в клубочковой, пучковой и сетчатой зонах надпочечников опытной группы наблюдалось статистически достоверное снижение (50%) содержания витамина С, что является показателем активации гормонального синтеза и развития стресс-реакции животных, получавших цеолиты.

Рассматривая усредненные значения отклонений показателей щитовидной железы белых мышей (рис.3.21), необходимо отметить несущественные изменения физиологического состояния щитовидной железы в течение первых 200 суток при постоянном добавлении цеолитов в корм животных. Увеличение численности опустошенных фолликул и размеров тиреоидного эпителия в начальный период инволюции в опытной группе рассматривается как активация адаптивных реакций к неблагоприятным воздействиям.

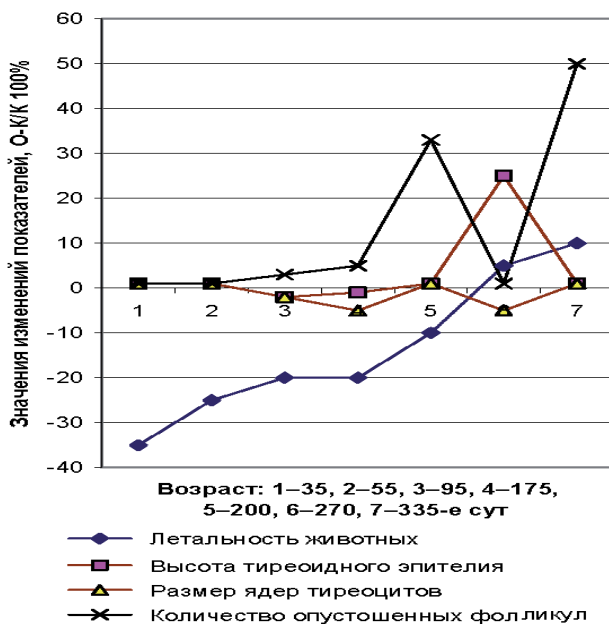


Рис. 3.21. Влияние цеолитовой подкормки на состояние щитовидной железы мышей

В качестве подтверждения неблагоприятного хронического действия цеолитов целесообразно оценить возрастную динамику летальности животных (рис.3.21). При регулярном добавлении в корм цеолитов наблюдается снижение смертности мышей в течение более чем 200-суточного возраста. В последующий период происходит увеличение смертности в опытной группе животных. Следовательно, длительное применение цеолитовой подкормки в концентрациях, рекомендованных в животноводстве, оказывает положительное влияние в молодом и среднем возрасте, но вызывает напряжение эндокринных систем при старении организма животных.

3.13. Влияние цеолитов на систему крови белых мышей

Кровь относится к лабильным, хорошо реагирующим на изменение химического состава организма физиологическим системам. В проведённой серии экспериментов рассматривались показатели периферической крови и состояние костно-мозгового пула клеток при хроническом действии цеолитов в постнатальном онтогенезе самцов белых мышей. Среднестатистические данные экспериментальных исследований по влиянию цеолитовой подкормки на показатели периферического отдела системы крови белых мышей в постнатальном развитии представлены на рис. 3.22.

Анализ полученных данных позволяет считать, что в ювенильном и среднем возрасте у животных, получавших цеолиты, происходит повышение количества эритроцитов, гемоглобина и ретикулоцитов на фоне снижения общего содержания лейкоцитов. Относительно пролиферирующего и дифференцирующегося пу-

ла клеток следует отметить повышение числа эритробластов в 200-е сутки, про- нормобластов, базофильных нормобластов в 35-е и 175-е сутки и активацию диф- ференцировки на уровне ортохромных нормобластов. В этот период влияние цео- литов можно рассматривать как положительное для организма животных.

Снижение уровня пролиферации и дифференцировки отмечается в 270-е воз- растные сутки, что приводит соответственно к уменьшению числа ретикулоцитов и эритроцитов на фоне повышенного количества лейкоцитов. Увеличение чис- ленности лейкоцитов на фоне снижения общего количества эритроцитов и гемо- глобина рассматривается в качестве индикаторов неблагоприятного состояния сис- темы крови животных, получавших цеолиты.

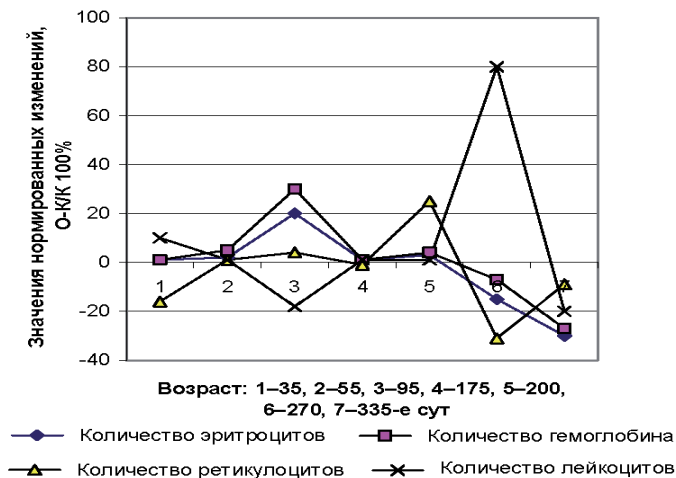


Рис. 3.22. Показатели периферической крови мышей при действии цеолитов

Дифференцированные возрастные изменения лейкоцитарных показателей в периферическом отделе системы крови мышей при действии цеолитов представ- лены на рис. 3.23. Анализ среднестатистических значений возрастных показате- лей лейкоцитов позволяют считать, что в течение первых 95 суток происходит снижение уровня нейтрофилов, эозинофилов и лимфоцитов. В 175-255-е сутки наблюдается увеличение в периферической крови нейтрофилов и эозинофилов с последующим уменьшением их численности к 335-м суткам календарного возрас- та животных.

Для лимфоцитов характерен колебательный тип развития адаптивных реакций при действии цеолитов: повышение численности в 95-е и 175-е сутки, снижение в 200-е, повышение в 255-е и снижение в 335-е сутки календарного возраста живот- ных. Необходимо отметить наличие в крови опытной группы животных с 200- суточного возраста повышенного в 2-4 раза количества метамиелоцитов. Пovy- шение количества промиелоцитов и миелоцитов совпадает с изменением уровня сегментоядерных нейтрофилов и эозинофилов. В ювенильном и среднем возрасте мышей наблюдаемое соотношение незрелых и зрелых форм лейкоцитов может рассматриваться как положительное. В 335-е сутки отмечается отрицательный

характер соотношений в лейкоцитарной формуле животных, получавших цеолиты (Карташев, Баскурян, 1994).

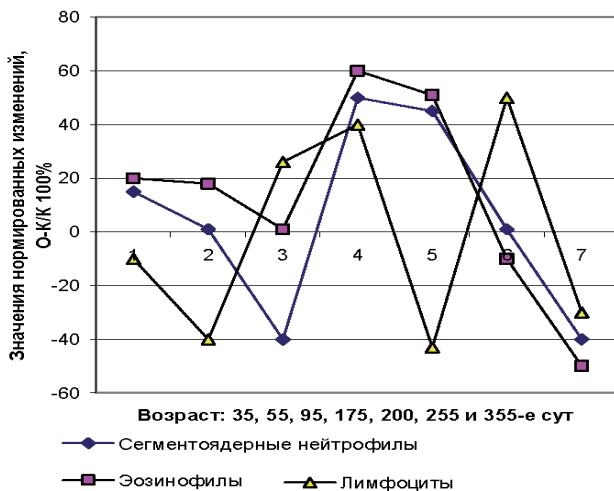


Рис. 3.23. Лейкоциты периферической крови мышей, получавших цеолитовую подкормку.

Следовательно, негативные изменения в количестве лейкоцитов начинают проявляться с 175 суточного возраста. В костномозговом составе миелоидной ткани отмечается снижение плазматических клеток, эозинофилов, промиелоцитов, нейтрофильных промиелоцитов и эозинофилов в 200 суточном возрасте у мышей, получавших цеолиты. На основании проведенных исследований можно считать, что хроническое добавление цеолитов в корм животных оказывает положительное влияние на систему крови в молодом возрасте и неблагоприятное воздействие в последующие периоды жизни животных.

3.14. Влияние цеолитовой подкормки на систему сперматогенеза белых мышей

Система сперматогенеза выполняет функцию продолжения жизни вида, и внешние воздействия, оказывающие длительное влияние на физиологическое состояние организма, изменяют репродуктивные функции. Необходимо отметить, что в доступной нам научной литературе не удалось обнаружить данных по влиянию цеолитов на сперматогенез животных. Характер изменений репродуктивных функций существенно зависит от природы факторов и периода их действия. Рассмотрим влияние длительной цеолитовой подкормки на состояние сперматогенеза в постнатальном онтогенезе мышей (рис.3.24).

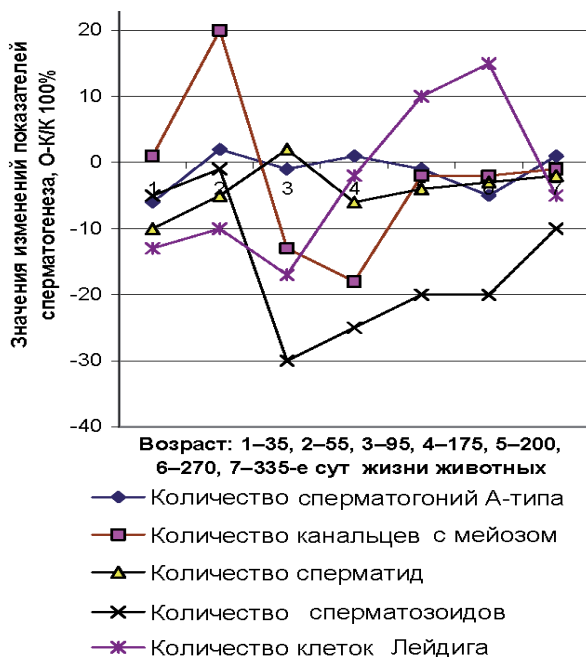


Рис. 3.24. Влияние цеолитов на сперматогенез мышей.

Результаты, проведенных исследований возрастной динамики сперматогенеза мышей, при регулярном добавлении в корм цеолитов позволяют выявить активацию процессов деления стволовых клеток-сперматогониев А-типа в 55-е сутки, сменяющуюся торможением к 270-м суткам. В численности сперматогоний Б-типа не отмечено статистически достоверных изменений в течение всего периода наблюдений. Количество семенных канальцев с недифференцированными клетками на стадии мейоза повышается в 55-е сутки, снижается в 95-е и 175-е сутки жизни животных и не отличается от фоновых значений в период старения. Число дифференцирующихся в сперматозоиды клеток-сперматид отстает от контрольного уровня в течение первых 55 суток, нормализуется в половозрелый период и достигает контрольных значений в течение последующего этапа постнатального онтогенеза животных.

Клетки Лейдига, ответственные за синтез половых гормонов, отстают в скорости созревания в ювенильном и среднем возрасте под влиянием цеолитовой подкормки. Последующее их повышение следует рассматривать в качестве компенсаторной реакции генеративной ткани. Наблюдаемое торможение в системе сперматогенеза на стадии мейоза и дифференцировки при хроническом действии цеолитов приводит к снижению общего количества сперматозоидов в течение всего постнатального развития самцов белых мышей. Таким образом, на основании проведенных исследований по влиянию ежедневной хронической цеолитовой подкормки на сперматогенез белых мышей в постнатальном развитии установлено положительное значение минералов в молодом возрасте. Негативные эффекты проявляются в среднем возрасте и на последующих этапах жизни животных. Снижение количества сперматозоидов по отношению к контрольной группе жи-

вотных не позволяет оптимистически относиться к широкому использованию цеолитов в качестве пищевых добавок животным и человеку.

3.15. Морфофункциональное состояние печени белых мышей, получавших с пищей цеолиты

Печень – жизненно важный непарный внутренний орган позвоночных животных, в том числе и человека, находящийся в брюшной полости и выполняющий большое количество различных физиологических функций. Гистоморфологическое строение печени животных и человека (Хэм, Кормак, 1982) представлено дольчатой паренхимой, печеночная долька является структурно-функциональной единицей печени. Основными структурными компонентами печеночной дольки являются печеночные пластинки, радиальные ряды гепатоцитов, внутريدольковые синусоидные гемокапилляры между печеночными балками, желчные капилляры внутри печеночных балок, холангиолы –расширения желчных капилляров при их выходе из дольки. Центральная вена образована слиянием синусоидных гемокапилляров. Строма состоит из наружной соединительнотканной капсулы, междольковых прослоек, кровеносных сосудов, нервного аппарата.

Физиологическая роль печени заключается в обезвреживании различных чужеродных веществ, в частности аллергенов и токсинов, путём превращения их в более безвредные, менее токсичные или легче удаляемые из организма соединения. С помощью печени происходит удаление из организма избытков гормонов, медиаторов, витаминов, а также токсичных промежуточных и конечных продуктов обмена веществ, например аммиака, фенола, этанола, ацетона и кетоновых кислот. Печень участвует в процессах пищеварения, обеспечивает энергетические потребности организма глюкозой и конвертирует различные источники энергии свободных жирных кислот, аминокислот, глицерина, молочной кислоты и др. в глюкозу. Восполняет и хранит быстромобилизуемых энергетических резервов в виде депо гликогена и осуществляет регуляцию углеводного обмена. Печень осуществляет хранение некоторых витаминов, особенно велики в ней запасы жирорастворимых витаминов: А, D, водорастворимого витамина В₁₂ и ряда микроэлементов, в частности катионов железа, меди и кобальта. Участвует в процессах кроветворения, в частности, синтезе многих белков плазмы крови: альбуминов, альфа и бета - глобулинов, транспортных белков для различных гормонов и витаминов, белков свёртывающей и противосвёртывающей систем крови и многих других. Печень является одним из важных органов гемопоза в пренатальном развитии, синтеза холестерина и его эфиров, липидов и фосфолипидов, липопротеидов. Корректирует липидный обмен, синтез желчных кислот, билирубин и формирование желчи. Служит депо для довольно значительного объёма крови, который может быть выброшен в общее сосудистое русло при кровопотере или шоке за счёт сужения сосудов, снабжающих печень. Осуществляет синтез гормонов и ферментов, которые активно участвуют в преобразовании пищи в 12-перстной кишке и прочих отделах тонкого кишечника.

В наших исследованиях для оценки морфофункционального состояния печени самцов белых мышей в процессе длительной хронической цеолитовой подкормки анализировались морфометрические показатели гепатоцитов: объём клеток и ядер, количество ядрышек и деструктивных ядер в каждом препарате. Изменения морфометрических показателей состояния гепатоцитов печени животных представлены в табл.3.2. Анализ результатов исследований позволяет заметить, что после 20-суточной цеолитовой подкормки в 35-дневном возрасте мышей наблюдается активация клеточной деятельности: увеличение количества ядрышек,

двухъядерных клеток и деструктивных ядер. Гепатоциты характеризовались полигональной формой, чёткой границей, незначительной гипертрофией ядра и клеток. Ядра имели округлую форму, содержали мелкодисперсный хроматин и ядрышки.

Таблица 3.2

Цитологические изменения гепатоцитов печени мышей с цеолитовой подкормкой по отношению к контрольной группе животных (О–К)

Показатели	Возраст животных, сутки						
	35	55	95	175	200	270	335
Ядерно-цитоплазматическое отношение	2±4	1±3	-15±7	-9±6	-5±10	-30±15	-50±10
Количество ядрышек в ядре	0,3±0,1	0,4±0,1	1,5±0,2	1,2±0,2	2±0,2	1,6±0,5	1,5±0,1
Количество двухъядерных клеток	25±9	5±7	8±9	7±8	14±8	-5±6	3±5
Процент деструктивных ядер	14±4%	10±3%	11±3%	7±5%	20±3%	24±4%	24±4%

В 55-суточном возрасте животных сохранилась вакуолизация цитоплазмы клеток, среднее количество ядрышек и деструктивных ядер. Уменьшилось количество двухъядерных клеток, вероятно, в связи с повышением пролиферативной деятельности. К 95-суточному возрасту в опытной группе животных отмечается разрастание соединительной ткани, расширение синусов и разрыхление межклеточных соединений. В этот период происходит частичная гипертрофия ядер, появление неправильных форм с плохо различимой структурой и вакуолями, что свидетельствует о функциональной напряженности в работе гепатоцитов печени.

Более длительное, до 200 суток, добавление в пищу цеолитов приводит к гиперемии печени. Форма гепатоцитов не изменилась, увеличилось среднее число ядрышек, двухъядерных клеток и деструктивных ядер, что свидетельствует о повышении ферментативной активности клеток печени. К 335-е сутки наблюдались гиперемия, разрастание и огрубление соединительнотканых прослоек, увеличилось количество ядрышек и деструктивных клеток, понизилась вакуолизация цитоплазмы печеночных клеток. Следовательно, хроническая пищевая цеолитовая добавка активизирует работу печени в молодом и среднем возрасте, но приводит в состояние функциональной напряженности в начале инволюционного периода животных.

Проведённый статистический дисперсионный анализ по всем исследованным нами физиологическим системам белых мышей позволил выделить показатели адаптационного процесса при хроническом добавлении в пищу животных цеолитов. В надпочечных железах наиболее выраженные изменения отмечаются в размерах клубочковой зоны и количестве деструктивных ядер. В щитовидной железе изменяется количество опустошенных фолликул. Для системы крови к таким показателям относятся: эритроциты, лейкоциты, метамиелоциты, эозинофилы, сегмен-

тоядерные нейтрофилы, лимфоциты, промиелоциты и эритробласты. В системе сперматогенеза изменяются: клетки Лейдига, число сперматид и сперматозоидов. В печени происходят отклонения в ядерно-цитоплазматическом отношении и деструктивных ядер организма животных.

Следовательно, цеолиты, попадая в организм, накапливают и выводят из организма полезные, вредные и нейтральные молекулы по степени их встречаемости. В данном процессе никакой предпочтительности к тяжёлым металлам, радионуклидам, фенолам и другим веществам, рекламируемым в научных и популярных изданиях, к биологическим добавкам аналогичным литовиту, у цеолитов, как и у других пассивных адсорбентов, нет. В тех случаях, когда выпас животных происходит на загрязнённых территориях, и при питании недоброкачественной пищей использование адсорбентов полезно и оправдано.

В нормальных условиях цеолиты выводят из организма полезные биомолекулы, которые хорошо компенсируются в лабильном молодом организме и явно недостаточно в половозрелом и старом возрасте. Хронические исследования выявили и негативные последствия применения цеолитов в среднем возрасте, проявляющиеся в снижении уровня сексуальной активности, сперматогенеза и дисбаланса в системе крови животных. Необходимо подчеркнуть, что сбалансированность внутренней среды организма и введение, как и необоснованное выведение, биологически целесообразных компонентов оказывает негативное воздействие на физиологическое состояние животных и человека. Поэтому необходимо системное изучение биологической эффективности современных адсорбентов при использовании их в качестве рекомендуемых биологических добавок животным и человеку.

К общим адаптивным процессам при хроническом введении цеолитов можно отнести колебательный характер возрастной адаптации эндокринных систем животных. Рассогласование процессов пролиферации и дифференцировки в системе крови и сперматогенеза млекопитающих

3.16. ВЛИЯНИЕ ЗООПРЕПАРАТА НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ БЕЛЫХ МЫШЕЙ

В мировой практике, особенно в восточной медицине, широко используются препараты природного происхождения: фито и зоопрепараты. К зоопрепаратам относятся зоотоксины, треоны, эстрогены и иммуномодуляторы (Лейкок Дж. Ф., Вайс, 2005). Различные препараты на основе ядов змей, паукообразных, насекомых, экстрактов органов и тканей животных применяются для повышения общей и специфической резистентности и при лечении организма животных и человека. В народной медицине используются зоопрепараты, смеси биологически активных веществ, зооэффакторы, треоны – стимуляторы кроветворения. Применяются эстрогены – соединения пролонгированного системного действия, иммуномодуляторы, мобилизующие общую устойчивость организма к заболеваниям, в том числе вызванным лучевым поражением. Природные вещества активизируют защитные ресурсы организма, воздействуя в основном на нейрогуморальную и иммунно-гематопозитическую регуляторные системы. В результате повышается неспецифическая и специфическая резистентность организма. Стимулируется эндогенный фон радиорезистентности – сложный комплекс эндогенных биологически активных соединений: аминов, тиолов и других антиокислителей, осуществляющих защитные функции. В последнее время значительно возрос интерес к цитокинам – полипептидам, регулирующим рост, дифференцировку, функцио-

нальную активность клеток и их радиорезистентность. Противолучевое действие цитокинов определяется их гемо- и иммуностимулирующей активностью, а также способностью повышать эндогенный фон радиорезистентности. Одна из важных особенностей цитокинов заключается в их способности сохранять повышенную радиорезистентность в течение нескольких суток. Адаптагенным действием обладают следующие интерлейкины: лимфокины, монокины, колониестимулирующий фактор, интерфероны. Полагают, что один из интерлейкинов – интерлейкин-1- β может быть использован для экстренной противолучевой терапевтической помощи при аварийных облучениях человека. (Гончаренко, Кудряшов, 1985). Известно, что немногие из распространённых зоопрепаратов проходят строгую экспериментальную проверку в хронических условиях, несмотря на рекламируемую безвредность их при длительном применении.

В наших исследованиях совместно с А.К. Баскурян и Л.А. Ивановой, проводилась проверка биоэффективности длительного действия одного из зоопрепаратов, который мы в дальнейшем с целью сохранения коммерческих интересов будем называть препаратом. Исследования проводились на самцах беспородных белых мышей, начиная с 15-суточного возраста до 500 суток в трёх возрастных группах. Животным первой группы препарат в водном питьевом растворе с концентрацией 40 мг/л добавлялся в поилки каждые десять дней с 15-го до 250-го суточного возраста. Животным второй группы по аналогичной схеме препарат давался с 95-го по 335-е и в третьей группе с 175-х по 500-е возрастные сутки. Контрольные мыши содержались в аналогичных условиях с опытными животными без добавления в их рацион препарата. Гистоморфологический анализ физиологического состояния надпочечных желёз, системы крови и сперматогенеза проводился в 15, 35, 95, 175, 200, 250, 335, 400 и 500-е сутки календарного возраста животных.

3.17 Влияние зоопрепарата на систему крови белых мышей

В первой серии исследовалось хроническое влияние препарата на систему крови молодых самцов белых мышей, начиная с 15-суточного возраста – перехода животных на самостоятельное питание. Среднестатистические значения изменений показателей периферического отдела крови представлены в табл. 3.3 и позволяют заметить, что количество эритроцитов повышается в пределах 10% в 95-е и 250-е сутки. Количество лейкоцитов снижается в 175-е и увеличивается в 200-е сутки. Аналогичное локальное повышение наблюдается у палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов, в то время как для моноцитов характерно снижение количества клеток, которое нормализуется к 200-суточному возрасту.

Таблица 3.3
Средне статистически изменения показателей периферического состава крови молодых мышей, получавших препарат (О-К)

Показатели	Возраст, сутки				
	35	95	175	200	250
Общее количество эритроцитов		1 \pm 02			05 \pm 02
Содержание гемоглобина		2 \pm 05			
Общее коли-			-4 \pm 3	6 \pm 4	

число лейкоцитов					
Палочкоядерные нейтрофилы				400±90	
Сегментоядерные нейтрофилы	200±60				
Моноциты	– 16±1 0		– 20±11		

Примечание. $X \pm m$ – среднестатистическая разница между опытными и контрольными значениями показателей.

Сравнительный анализ показателей миелограммы костно - мозгового кроветворения молодых мышей (табл.3.4) не выявил изменений в общем количестве миелокариоцитов. Активация наблюдается на уровне пролиферирующих и дифференцирующихся клеток белой крови: миелобластов, промиелоцитов и нейтрофильных клеточных элементов. Повышение количества клеточных элементов происходит в 95, 200 и 250-е сутки. Численность эозинофильных клеток снижается в 95-е и компенсируется в 250-е сутки. Количество эритробластов после повышения их в 95-е снижается в 175-е и 250-е сутки жизни животных. В постмитотической группе эритрона при действии препарата наблюдается увеличение численности базофильных и полихроматофильных нормобластов. Следовательно, препарат оказывает стимулирующее влияние на процессы кроветворения, приводящее к увеличению эритроцитов и некоторых видов лейкоцитов в молодом возрасте белых мышей.

При введении исследуемого препарата животным среднего возраста с 90-х суток отмечалось статистически достоверное увеличение количества метамиелоцитов за весь период наблюдений (табл. 3.4а).

Таблица 3.4

Изменения в парциальной миелограмме молодых мышей (О–К) при действии препарата

Показатели	Возраст, сутки				
	35	95	175	200	250
Миелобласты		0,36±0,1			0,15±0,1
Промиеоциты		1,2±0,2			
Нейтрофильные миелоциты				1±0,2	
Нейтрофильные метамиелоциты		3,5±1			
Нейтрофилы палочкоядерные				1±0,2	
Эозинофилы		– 0,5±0,1			0,3±0,1
Эритробласты		0,2±0,1	– 0,2±0,1		–0,3±0,1
Пронормобласты				0,2±0,1	
Нормобласты базофильные		–1±0,2		1±0,1	

Нормобласты полихроматофильные		-1±0,1	-3±1	1±0,1	
--------------------------------	--	--------	------	-------	--

Примечание. $X \pm m$ – среднестатистическая разница с 95% уровнем значимости между опытными и контрольными значениями показателей. Незаполненные ячейки таблицы – статистически недостоверные значения между опытными и контрольными выборками.

Таблица 3.4а

Изменения лейкоцитов в периферической крови мышей среднего возраста при действии препарата (О–К)

Показатели	Возраст, сутки			
	175	200	250	335
Общее количество метамиелоцитов	8±6	10±8	40±30	30±20
Палочкоядерные нейтрофилы	600±100			400±200
Сегментоядерные нейтрофилы	– 500±70		– 100±50	–70±70
Эозинофилы	–5±4		–80±50	30±25
Лимфоциты	100±70			60±50
Моноциты			20±15	7±6

Примечание. $X \pm m$ – среднестатистическая разница с 95% уровнем значимости между опытными и контрольными значениями показателей. Незаполненные ячейки таблицы – статистически недостоверные значения между опытными и контрольными выборками.

Нейтрофильные клетки при добавлении препарата в рацион половозрелых мышей изменяются разнонаправленно: повышается число палочкоядерных, но снижается количество сегментоядерных нейтрофилов. К 335-м суткам жизни мышей увеличивается численность эозинофилов, лимфоцитов и моноцитов, что свидетельствует о неблагоприятном действии препарата во второй половине среднего возраста животных. Анализ показателей красной крови не выявил существенных изменений у опытной группы животных в течение всего периода наблюдения.

Добавление водного раствора препарата стареющим животным в течение длительного периода приводит к изменениям в периферической части системы крови животных (табл. 3.5). В системе красной крови увеличивается количество незрелых форм эритроцитов - ретикулоцитов на 200-е и 335-е сутки. Повышается численность лейкоцитов: палочкоядерных нейтрофилов (335–500-е сутки), метамиелоцитов, эозинофилов, лимфоцитов, но к 500-м суткам календарного возраста животных снижается количество моноцитов. Повышенное количество метамиелоцитов и ретикулоцитов в крови мышей свидетельствует об активизации процессов кроветворения. Увеличение числа эозинофилов свидетельствует о развитии аллергических реакций. Наличие палочкоядерных нейтрофилов и лимфоцитов указывает на протекание инфекционных процессов.

Необходимо отметить, что лейкоциты выполняют защитную функцию, и повышение их в системе крови рассматривается в качестве показателя воспалитель-

ных процессов. Лейкоциты различаются по структуре и назначению. Среди них различают гранулоциты: нейтрофильные, эозинофильные, базофильные, а также лимфоциты и моноциты. Гранулоциты содержат гранулы, которые окрашиваются специальными красителями и видны под микроскопом. Гранулы нейтрофилов – серые, эозинофилов – оранжевые, базофилов – фиолетовые. Ядра зрелых нейтрофильных гранулоцитов имеют перетяжки – сегменты, поэтому их называют сегментоядерными. В незрелых клетках выявляются удлиненные палочковидные ядра – это нейтрофильные палочкоядерные гранулоциты. Еще более «молодые» нейтрофильные гранулоциты называются «метамиелоциты». Больше всего в крови зрелых сегменто-ядерных нейтрофильных гранулоцитов, меньше – палочкоядерных, метамиелоциты встречаются редко. По соотношению числа зрелых и незрелых форм можно судить об интенсивности кроветворения. При потере крови для ее восполнения организм начинает продуцировать большое количество клеток. Поскольку они не успевают созреть в костном мозге, в крови появляется много незрелых форм.

Таблица 3.5

Изменения в периферической крови старых животных при длительном использовании препарата в качестве биодобавки

Показатели	Возраст, сут				
	200	250	335	400	500
Количество ретикулоцитов	7±4		12±6		5±2
Количество лейкоцитов (1000000)	3±1			1±0,2	2±1
Количество палочкоядерных нейтрофилов			100±40	100±20	150±70
Метамиелоциты			100±40	300±100	
Эозинофилы		26±1			
Моноциты			20±1		-20±7
Количество лимфоцитов	1000±150			600±50	200±100

Примечание. $X \pm m$ – среднестатистическая разница с 95% уровнем значимости между опытными и контрольными значениями показателей.

Незаполненные ячейки таблицы – статистически недостоверные значения между опытными и контрольными выборками.

Аналогичные процессы происходят при гнойных заболеваниях (аппендицит, перитонит), сепсисе, когда организм старается выработать больше клеток-защитников. При лейкозах лейкоциты делятся, и в крови появляется незрелые клетки. Процентное соотношение отдельных видов лейкоцитов в периферической крови определяется лейкоцитарной формулой на 100 лейкоцитов. Изучение лейкоцитарной формулы помогает в определении степени тяжести инфекционного заболевания, в диагностике лейкозов. Увеличение числа незрелых нейтрофильных гранулоцитов называется сдвигом лейкоцитарной формулы влево.

Лейкоцитоз как патологическая реакция чаще всего свидетельствует об инфекционном или асептическом воспалительном процессе в организме. Кроме то-

го, лейкоцитоз выявляется при отравлениях нитробензолом, в начальной фазе лучевой болезни, побочный эффект некоторых медикаментов, при злокачественных новообразованиях, острой кровопотере и многих других патологических процессах. В наиболее тяжёлой форме лейкоцитоз проявляется при лейкозах.

Результаты костно - мозгового состава системы крови мышей инволюционного возраста при хроническом действии препарата представлены в табл. 3.6.

Таблица 3.6

Изменения в парциальной миелограмме старых мышей при действии препарата (О–К)

Показатели	Возраст, сут				
	200	250	335	400	500
Миелокарициты	6±2				
Миелобласты	012±01	-024±01			-08±02
Промиелоциты	015±06		07±02		0.7±0.2
Нейтрофильные миелоциты					1,2±1
Метамиелоциты				3±1,5	
Палочкоядерные нейтрофилы	-1,4±1				3±1
Сегментоядерные нейтрофилы	-2±1				1±07
Эозинофилы			05±02	-03±01	
Лимфоциты	2±1			3±1	
Макрофаги				0,1±0,01	
Эритробласты	0,8±0,1				
Пронормобласты				0,6±0,2	
Нормобласты базофильные					-2±1
Нормобласты полихроматофильные					-1,3±1
Нормобласты оксифильные		0.1±0.01			-02±01

Примечание. $X \pm m$ – среднестатистическая разницa с 95% уровнем значимости между опытными и контрольными значениями показателей.

Значения показателей 1000000/бедр. кость.

Анализ результатов проведённых исследований при добавлении препарата стареющим животным, начиная со 175-х возрастных суток, позволяет выделить повышение уровня миелокарицитов, миелобластов, промиелоцитов, лимфоцитов и эритробластов на фоне пониженного уровня нейтрофилов в начальный период действия. К 250-м суткам увеличивается количество оксифильных нормобластов, и снижаются миелобластные клетки. В 335-е сутки жизни животных повышается численность промиелоцитов и эозинофилов. Повышенный уровень метамиелоцитов, лимфоцитов, макрофагов, пронормобластов и снижение эозинофилов характерен для 400-суточных мышей. В конечном итоге хроническое влияние препарата приводит к торможению процессов дифференцировки эритропоэза на уровне базофильных, полихроматофильных и оксифильных нормобластов. Наблюдается выход в кровяное русло повышенного количества незрелых кровяных телец-

ретикулоцитов и снижение численности эритроцитов. Активацию продуцирования промиелоцитов, нейтрофильных миелоцитов, палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов совместно с повышением в крови лейкоцитов, палочкоядерных нейтрофилов, метамиелоцитов и лимфоцитов можно рассматривать в качестве индикации инфекционного процесса в организме подопытных животных.

Таким образом, хроническое использование тестируемого зоопрепарата в качестве биодобавок приводит к стимуляции процессов кроветворения в молодом возрасте. Во второй половине среднего возраста оказывает негативное влияние, что приводит к снижению уровня эритропоэза и иммунорезистентности в инволюционном периоде развития животных.

3.18. Влияние зоопрепарата на систему сперматогенеза белых мышей

В проведённых исследованиях для оценки биологической эффективности препарата рассматривалось функциональное состояние семенников белых мышей. Количественно оценивались: диаметры семенных канальцев, индекс сперматогенеза, численность клеток Сертоли, количество сперматогоний, сперматозоидов, семенных канальцев с 12-й стадией мейоза, с повреждённым эпителием, клетки Лейдига у животных в опытных и контрольных группах. Наблюдались три возрастные группы по общей выше приведённой экспериментальной схеме. Результаты статистически достоверных изменений показателей сперматогенеза молодых мышей представлены в табл. 3.7.

Таблица 3.7 Изменения в семенниках молодых белых мышей при хроническом действии препарата (О–К)

Показатели	Возраст, сутки			
	35	90	200	250
Количество сперматогоний	4±1			1±07
Количество сперматозоидов	10±3	40±2	10±2	
Количество клеток Лейдига	7±2	30±10		10±3
Процент семенных канальцев со слущенным эпителием	-4±2		3±1	2±1

Анализ данных, представленных в табл. 3.7, позволяет выявить активизацию процессов сперматогенеза и эндокриоцитов – клеток Лейдига в 35–90-е возрастные сутки после добавления препарата в рацион животных, начиная с 15-суточного возраста. В 200-е сутки жизни животных наблюдается снижение количества сперматогоний – стволовых клеток сперматогенного эпителия, сперматозоидов, клеток Лейдига, синтезирующих половые гормоны, и увеличение процента канальцев с деформированным эпителием. Аналогичная тенденция прослеживается и в 250-е сутки календарного возраста белых мышей. У животных среднего возраста при действии препарата наблюдалось незначительное повышение половой активности на фоне снижения общего количества сперматозои-

дов. Следовательно, стимуляция процессов сперматогенеза в начальные периоды приёма препарата в молодом и среднем возрасте сменяется с торможением в зрелом возрасте в опытной группе животных.

Анализ полученных результатов (табл. 3.8) по влиянию препарата с 175-суточного возраста на систему сперматогенеза старых животных позволяет заметить статистически значимое снижение показателей в 335–500-е возрастные сутки. Увеличение количества семенных канальцев с нарушенным эпителием подтверждает положение о неблагоприятном длительном влиянии препарата в возрастной динамике сперматогенеза белых мышей. В процентном отношении понижение исследуемых показателей составляет: для индекса сперматогенеза – 15%, сперматогоний – 17%, клеток Сертоли – 10%, сперматозоидов – 20%, клеток Лейдига – 30%.

Таблица 3.8

Изменение в показателях сперматогенеза старых мышей при действии препарата (О–К)

Показатели	Возраст, сутки		
	335	400	500
Индекс сперматогенеза	-0,5±0,1		0,4±0,1
Количество клеток Сертоли	-0,6±0,1		0,4±0,1
Семенные канальцы с 12 стадий мейоза	-12±5	3±1	-8±3
Количество сперматозоидов	-10±3		-20±05
Количество клеток Лейдига	-4±1	-3±1	-4±1
Семенные канальцы с дефектами эпителия	5±2	2±1	4±1

Таким образом, исследуемый зоопрепарат при хроническом действии оказывает стимулирующее влияние на процессы сперматогенеза белых мышей в молодом возрасте при повышенной вариабельности физиологических систем организма, индифферентен в среднем возрасте и приводит к негативным последствиям в старом возрасте.

3.19. Влияние зоопрепарата на надпочечные железы мышей

Биологическое использование современных зоопрепаратов основано на активации адаптационных процессов организма животных. В сбалансированной системе физиологических процессов существуют уровни допустимости активации и эндокринные механизмы регуляции стрессовых реакций (Лейкок, Вайс, 2000; Угрюмов, 1999; Хавинсон, 2002). Система надпочечных желёз, ответственная за развитие общего адаптационного синдрома, является ключевым звеном при стимуляции физиологических процессов.

В наших экспериментах при длительном использовании препарата в постнатальном онтогенезе проводилось изучение состояния надпочечников самцов белых мышей по комплексу гистоморфологических показателей. Анализ изменений гистоморфологических показателей надпочечников мышей (рис.3.25), получавших препарат в водном растворе с 15-суточного возраста, выявил несущественную гипертрофию коркового слоя в 35-е сутки, обусловленную расширением пучковой зоны. В клеточных показателях отмечалось снижение функциональной активности: уменьшенные размеры клеточных ядер всех зон и наличие гетеро-

хроматина. В 95-е сутки жизни животных наблюдается активация гормонального синтеза в пучковой зоне, о чем свидетельствуют снижение витамина С и увеличение числа деструктивных ядер. К 175–200-м возрастным суткам отмечаются признаки прогрессивной трансформации коры: активация пролиферативных процессов во всех слоях, наиболее выраженных в пучковой зоне, в размытости границ между зонами, гипертрофии ядер спонгиозов, клеток сетчатой зоны и накопление липидов в пучковой зоне. При увеличении длительности действия препарата до 250-х суток наблюдаются пикнотические процессы ядер, инфильтрация и гипертрофия эндотелия. Цитоплазма имела отёчный вид, не содержала вакуолей, в сетчатой зоне ядра были гипертрофированы, содержали зухроматин.

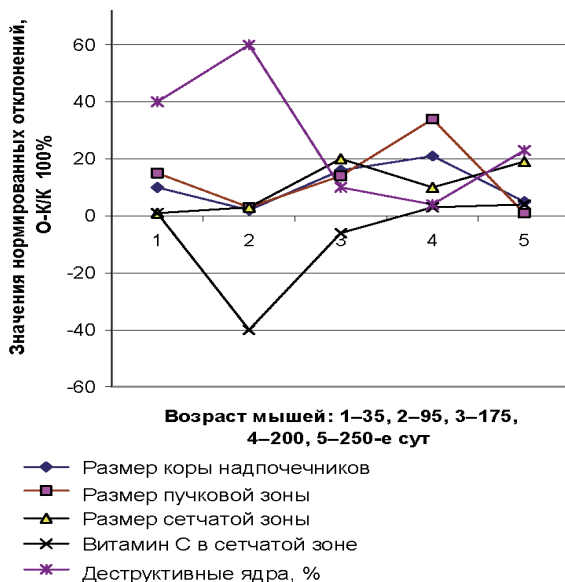


Рис. 3.25. Изменения в надпочечниках при длительном влиянии препарата

Следовательно, наблюдаемая гиперфункция коры надпочечных желёз аналогична введению экзогенных стероидных гормонов, которые довольно часто присутствуют в зоопрепаратах, выделяемых из железистых соединений животных. Стероидные гормоны – один из главных классов гормональных соединений всех видов позвоночных и многих видов беспозвоночных животных. Они являются регуляторами фундаментальных процессов жизнедеятельности многоклеточного организма: координирования роста, дифференцировки, размножения, адаптации и поведения. Действие стероидных гормонов на клетки-мишени осуществляется, главным образом, на уровне регуляции транскрипции генов, которое опосредуется образованием комплекса гормона со специфическим регуляторным белком – рецептором, узнающим определенные участки ДНК в генах. Рецепторы всех стероидных гормонов – лиганд-зависимые факторы транскрипции. Для них характерно значительное сходство аминокислотных последовательностей, идентичная доменная структура и общий механизм действия. Вместе с близкими им рецепторами тиреоидных гормонов они объединяются в семейство стероидных/тиреоидных гормонов, которое входит в более обширную группу ядерных

рецепторов. Стероидные гормоны синтезируются из холестерина, в основном, в коре надпочечников, тестикулах, семенниках и плаценте.

Действие половых гормонов опосредовано ядерными механизмами, подобными тем, которые используются кортикостероидами. Стероидные соединения плохо растворяются в воде и хорошо в органических растворителях и растительных маслах. Все стероидные гормоны благодаря липофильности относительно легко проникают через плазматические липопротеидные мембраны, могут свободно секретироваться клетками эндокринных желез и входить внутрь реагирующих клеток. Синтез различных стероидных гормонов из холестерина осуществляется последовательными ферментативными реакциями. В организме человека не существует механизма, способствующего накоплению стероидных гормонов в клетках. Только гормональный предшественник в форме эфиров холестерина накапливается в стероид-продуцирующих клетках в значительных количествах. Синтезированные в них стероидные гормоны быстро попадают через клеточную мембрану в кровяное русло и, осуществляя свою гормональную регуляцию, постепенно выводятся из организма. Регуляция синтеза стероидных гормонов осуществляется с помощью пептидных гормонов, вырабатываемых гипоталамусом и гипофизом.

Попадание в организм экзогенных стероидных гормонов со скоростью, превышающей скорость синтеза соответствующих эндогенных стероидных гормонов, практически полностью подавляет выработку стимулирующих пептидных гормонов. Подавление механизмов синтеза соответствующих эндогенных гормонов приводит к нарушению гормонального баланса в организме животных и человека.

В группе животных среднего возраста препарат включался в водный рацион с 55-суточного возраста животных. Результаты исследований, представленные в таблице 3.9, свидетельствуют о снижении функциональной деятельности надпочечников в пучковой и сетчатой зонах в пределах 20%. Отмечается расширение межклеточного пространства, гипертрофия эндотелия и появление деструктивных ядер. При более длительном влиянии препарата в течение 200–335 суток наблюдалось увеличение размеров коры, пучковой и сетчатой зоны. Повышалось количество деструктивных ядер (40%) и происходила активация гормонального синтеза сетчатого слоя надпочечных желёз животных.

Таблица 3.9 Изменения показателей надпочечных желёз мышёй среднего возраста при длительном действии препарата (О–К)

Показатели	Возраст, сутки.			
	175	200	250	335
Размер коры надпочечников				45±10
Высота клубочкового слоя				-4±1
Размер пучковой зоны	-34±10	-10±7		44±11
Размер сетчатого слоя		15±5		10±7
Объёмы ядер сетчатого слоя	-10±3		-12±5	
Витамин С в сетчатой зоне			-1±03	-05±01
Количество деструктивных ядер	4±2		3±1	4±1

Суммируя всё сказанное, можно считать, что состояние коры надпочечников мышей при действии препарата в среднем возрасте соответствует стадии резистентности стресса. Как слишком высокий, так и слишком низкий уровень кортикостероидов не позволяет развиваться стресс-реакции, что ослабляет защитные силы организма и приводит к формированию определенных заболеваний; язвенная болезнь, гипертония, ишемическая болезнь сердца, бронхиальная астма, психическая депрессия и др.

Развитие стресс-реакции наблюдается при применении препарата в рационе стареющих животных с 175-суточного возраста белых мышей. Результаты проведенных исследований, представленных в табл.3.10, свидетельствуют о повышении функциональной деятельности надпочечников опытной группы животных в 200–335-е сутки: увеличение клубочковой, пучковой и сетчатой зон. В 335-е сутки жизни животных происходит относительное снижение функциональных показателей при усилении гормонального синтеза в пучковом слое. Гипертрофия клубочкового слоя составляет 35%. В корковом слое надпочечников происходит уплотнение структуры, объемов ядер, увеличивается число гиперхромных ядер, вакуолизованных и пикнотических, что свидетельствует об атрофических изменениях в надпочечных железах животных. Деструктивные процессы в полной степени проявляются в 500-е возрастные сутки, когда происходит снижение основных показателей состояния коркового слоя надпочечников.

Таблица 3.10

Изменения показателей надпочечных желёз мышей старого возраста при длительном действии препарата (О–К)

Показатели	Возраст, сут				
	200	250	335	400	500
Размер коры надпочечников		40±20			50±10
Высота клубочкового слоя			11±5	6±3	-2±06
Размер пучковой зоны		25±15		- 52±10	- 44±15
Размер сетчатой зоны		25±10			-4±2
Объём ядер клубочковой зоны	26±11				7±6
Объём ядер пучковой зоны			17±9		10±7
Объём ядер сетчатой зоны	6±4	-23±8			-7±4
Витамин С в клубочковой зоне	1±03			1,2±04	
Витамин С в пучковой зоне			1,1±03		2±05
Количество деструктивных ядер		2±03	3±1	4±1	2±02

Примечание. $X \pm m$ – среднестатистическая разница между опытными и контрольными значениями показателей.

Таким образом, включение в пищевой рацион зоопрепарата, в состав которого входят вещества, аналогичные стероидным гормонам, приводит к активации деятельности надпочечников мышей в молодом возрасте с последующим снижением. Для животных среднего возраста характерна стимуляция деятельности надпочечников. У старых животных после первичной активации развиваются деструктивные изменения в коре надпочечных желёз, которые ускоряют старение животных, получавших препарат.

3.20. Влияние зоопрепарата на состояние щитовидной железы

Как известно, функция щитовидной железы заключается в регуляции процессов роста и развития организма млекопитающих. Исследование длительного влияния препарата проводилось на трёх группах беспородных белых мышей: с 15-суточного возраста для молодых мышей, с 95-х сут для средних и с 175-х для стареющих животных. Наиболее выраженные изменения в показателях щитовидной железы при действии препарата представлены в табл.3. 11.

Таблица 3.11

Изменения в гистоморфологических показателях щитовидной железы белых мышей при длительном действии препарата (О–К)

Показатели	Возраст, сут					
	95	250	175	335	200	500
Возраст животных						
Высота тиреоидного эпителия	1±0,4		-1,6±0,2	0,6±0,3		
Количество фолликул неправильной формы	7±3			3±1		4±2
Количество фолликул с дескваматами	2±1		4±2	5±2		6±3
Количество опустошенных фолликул	1±4	+3		6±4	14±3	-4±2

Примечание. $X \pm m$ – среднестатистическая разница между опытными и контрольными значениями показателей.

У молодых животных при действии препарата увеличиваются размеры тиреоидного эпителия, число опустошенных фолликул, что свидетельствует о повышенной функциональной активности щитовидной железы, которая нивелируется к 250-суточному возрасту. В опытной группе средневозрастных животных наблюдается снижение функциональной активности, которая повышается к 335-м суткам на фоне увеличения количества деструктивных фолликул. К 500-

суточному возрасту наблюдается снижение всех показателей щитовидной железы и увеличение деструктивных изменений, что приводит к дисбалансу эндокринной регуляции и ускорению процессов старения в опытной группе животных. Следовательно, результаты проведенных исследований свидетельствуют о повышении функциональной активности щитовидной железы при введении препарата в начальный период молодым животным и снижении в среднем и инволюционном возрасте мышей.

Изучение длительного влияния зоопрепарата на физиологическое состояние мышей в молодом, среднем и старом возрасте выявило волнообразный характер адаптивных реакций. В начальный период действия наблюдается повышение исследуемых показателей, которое сменяется угнетением. Поэтому при регламентации каждого из зоопрепаратов в качестве биологических добавок необходимо учитывать не только безопасную физиологическую дозу, но и длительность использования их для каждого возрастного периода животных и человека. Возрастная устойчивость организма животных является динамическим процессом, существенно зависящим от состояния физиологических систем предыдущего возрастного периода. В постнатальном онтогенезе млекопитающих достаточно хорошо выделяются ювенильный, половозрелый и инволюционный возрастные периоды. Используя в качестве дополнительного стрессового воздействия зоопрепарат, содержащий стероиды, мы воспроизводили умеренно стрессовую реакцию в различные возрастные периоды у самцов беспородных белых мышей. Молодым животным препарат добавлялся в рацион питания с 15-суточного возраста, половозрелым – с 95-х, старым – со 175-х сут.

В качестве показателей напряженности адаптивных процессов эндокринной системы мышей рассматривалась возрастная динамика содержания витамина С в пучковой зоне, вырабатывающей глюкокортикоиды, и клубочковой зоне, синтезирующей минералокортикоиды. Значения среднестатистических отклонений исследуемого показателя для каждой из возрастных групп представлены на рис. 3.30. Введение препарата в молодом возрасте стимулирует синтез глюкокортикоидов – стрессовой реакции в 35–175-е сут с последующей нормализацией. В среднем возрасте напряженность адаптивных процессов отмечается с задержкой во времени в 250-е сут. Для животных старшего возраста характерна более выраженная адаптивная реакция в 335-е сут с последующим снижением физиологической устойчивости.

Результаты исследований по влиянию препарата на содержание витамина С в клубочковой зоне, вырабатывающей минералокортикоиды, регулирующие водно-солевой обмен разновозрастных мышей, представлены на рис. 3.31. Анализ среднестатистических данных свидетельствует об активации синтеза гормонов в 35–95-е сут с последующей нормализацией в группе молодых животных. В среднем возрасте наблюдается колебательный тип адаптивных реакций в пределах 20% интервала. Действие препарата в инволюционном периоде проявляется с латентным периодом в 250–335-е сут, тормозит синтез глюкокортикоидов в 400-е сутки и нормализуется к 500-суточному возрасту животных.

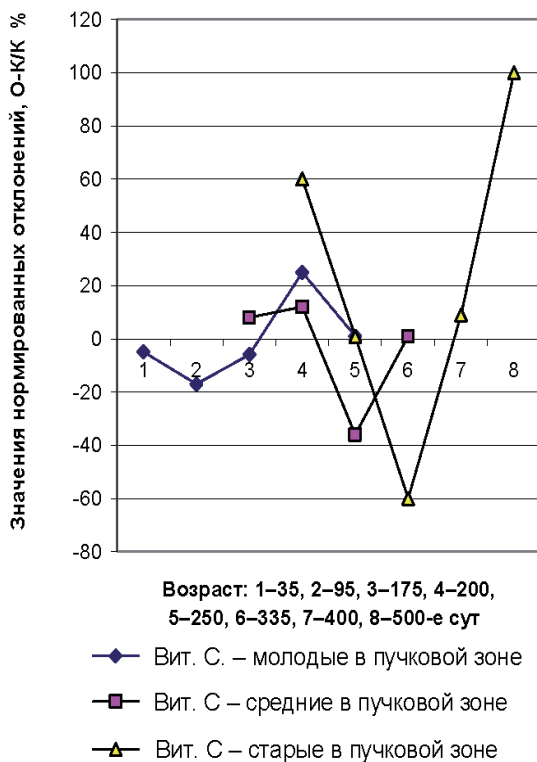


Рис. 3.30. Изменения содержания витамина С в надпочечниках при длительном влиянии препарата на животных разного возраста

Необходимо отметить, что физиологические системы в ходе онтогенеза проходят определенные этапы становления и формирования, совершенствуя адаптивные реакции организма в процессе усложнения его контактов с внешней средой. Для каждого возрастного периода характерен определённый уровень адаптации. Очевидно, что отдельные возрастные этапы развития организма характеризуются не только разной степенью зрелости и особенностями функционирования органов и систем, но и определёнными механизмами, определяющими специфику взаимодействия организма с внешней средой.

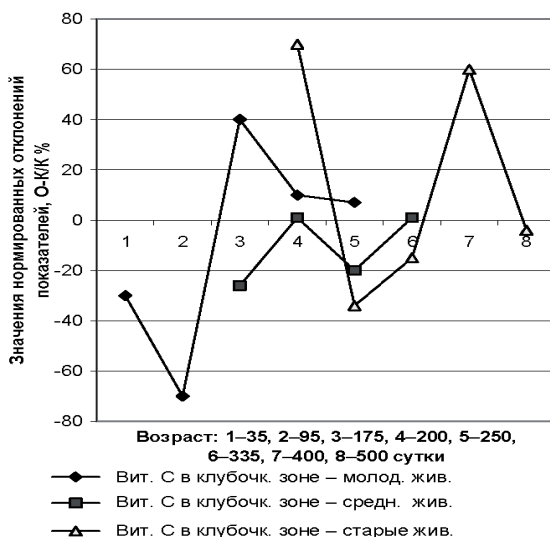


Рис. 3.31. Изменения содержания витамина С в клубочковой зоне надпочечников при длительном влиянии препарата на животных разного возраста

Следовательно, при действии стрессового фактора адаптивные реакции молодых животных характеризуются повышенной чувствительностью и лабильностью. В среднем возрасте – низкой лабильностью и хорошей устойчивостью. Для организма старых животных характерно торможение в развитии адаптивных реакций, и большие стрессорные нагрузки приводят к патологиям и летальному исходу.

3.21. ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНОЙ АДАПТАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Системы адаптивны, если при изменении в их окружении или внутреннем состоянии, снижающем их эффективность в выполнении своих функций, они реагируют или откликаются, изменяя свое собственное состояние или состояние окружающей среды так, чтобы их эффективность увеличилась. Термин «адаптация» в общем случае используется в трех аспектах: 1 – адаптация как свойство системы приспосабливаться к возможным изменениям функционирования; 2 – адаптация как сам процесс приспособления системы; 3 – адаптация как метод, основанный на обработке поступающей информации и приспособленный для достижения некоторого критерия оптимизации. Первый аспект определяет свойство – адаптивность системы. Второй аспект определяет процесс приспособления системы – адаптацию. Третий аспект определяет метод адаптации – адапционные алгоритмы. (Слоним, 1964).

В живых организмах приспособления возникают и развиваются под воздействием трех основных факторов: изменчивости, наследственности и естественного отбора. В более широком масштабе адаптациями в биологии называют возникновение и развитие определенных, конкретных морфофизиологических свойств, значения которых для организма связаны с теми или иными общими или частны-

ми условиями его абиотической и биотической среды. В основу современных представлений об адаптации положено определение Жана Батиста Ламарка (1744–1829) о том, что при изменении условий изменяется и организм. Следовательно, под адаптацией понимается совокупность реакций, обеспечивающих приспособление организма или его органа к изменению окружающих условий.

Адаптация как и адаптационный ответ, может осуществляться на различных уровнях: 1 – на уровне клетки в виде функциональных или морфологических изменений; 2 – на уровне органа или группы клеток, имеющих одинаковую функцию; 3 – на уровне организма как морфологического, так и функционального целого, представляющего собой совокупность всех физиологических функций, направленных на сохранение жизненных функций и самой жизни. Соответственно выделяют различные уровни адаптационных процессов: 1 – привыкание, 2 – функциональная адаптация, 3 – трофо-пластическая адаптация. Под привыканием подразумевается начальный процесс адаптации под влиянием кратковременного воздействия стрессора. Под функциональной адаптацией подразумевается продолжительное состояние, возникающее под влиянием определенных раздражителей, приводящих к физиологическим изменениям гомеостаза человека и животных. Трофо-пластическая адаптация является дальнейшей ступенью развития адаптаций, в результате которых происходят морфологические изменения органов и систем организма (Меерсон, Пшеничников, 1988).

Понятие адаптации, охватывает, в частности, два свойства, присущих любой форме существования живой материи: свойство живых систем снимать воздействие раздражителей с помощью изменений, которые реализуется посредством отражения – следа. Свойство живых систем вырабатывать в себе в процессе взаимодействия способность к определённым изменениям. Понятие адаптации включает в свое содержание изменения, ведущие живую систему к укреплению в ней антиэнтропийных процессов, к самовосстановлению, стабилизации и прогрессу. Процесс физиологической адаптации к необычным, экстремальным условиям проходит несколько стадий или фаз: вначале преобладают явления декомпенсации – нарушения функций, затем неполного приспособления – активный поиск организмом устойчивых состояний, соответствующих новым условиям среды, и фаза относительно устойчивого приспособления. Что хорошо прослеживается, например, при адаптации к высоте. Изменения условий в этом случае комплексны, но наибольшую роль играет недостаточность парциального давления кислорода в связи с общим понижением барометрического давления (Бушов, 1992). При подъёме на высоту наблюдаются головокружения, нарушения зрительного и слухового восприятия, одышка и другие явления, характерные для высотной болезни. Постепенно в результате адаптации явления декомпенсации нейтрализуются, и появляется приспособленность к конкретным новым условиям: увеличивается количество эритроцитов, растет способность гемоглобина связывать кислород, усиливается лёгочная вентиляция, нормализуются сердечная деятельность, состояние нервной системы и т.д. Как правило, понятие адаптации используется при относительно кратковременных воздействиях факторов на организм, в то время как более длительное влияние, охватывающее периоды существования нескольких поколений, относят к акклиматизации.

В постнатальном онтогенезе на уровне организма выделяются основные процессы, формирующие физиологические адаптивные реакции: ростовые процессы, пролиферация, дифференцировка, генетическая и нейрогуморальная регуляция онтогенеза, возрастная устойчивость, критические периоды развития.

На основании статистического анализа результатов исследований по хроническому влиянию факторов в постнатальном развитии белых мышей с использова-

нием метода главных компонент нами были выделены и описаны интегральные компоненты постнатального развития животных (рис.3.26). К ним относятся: интегральные процессы развития и роста; процессы старения, снижение пролиферативной активности; колебания численности дифференцирующихся клеток и эндокринная регуляция организма. Естественно предположить, что и возрастная адаптация к хроническим факторам развивается по основным интегральным траекториям постнатального развития животных. С целью выяснения зависимостей развития возрастной адаптации рассмотрим изменения каждой из выделенных компонент при действии исследованных хронических факторов: переменных электрических полей и цеолитов.

Анализ интегральных показателей ростовых процессов белых мышей (рис.3.26) при хроническом действии ПеЭП (50 Гц, 40 кВ/м) и цеолитов свидетельствует о разнонаправленном характере влияния каждого из факторов. При действии электрического поля наблюдается торможение процессов развития и роста, начиная с 20-суточного возраста с последующей нормализацией к 335-му и незначительной компенсацией к 455-суточному возрасту. Длительная цеолитовая подкормка приводит к ускорению набора массы животными, начиная с 35-суточного возраста и торможению в 335–455-е сутки календарного возраста животных. Следовательно, к особенностям постнатальной адаптации процессов развития и роста в постнатальном онтогенезе можно отнести ускорение или торможение в развитии и наборе массы млекопитающих в зависимости от особенностей воздействующего хронического фактора. Развивающие компенсаторные процессы коррекции нарушений в возрастной динамике развития и массы органов направлены к нормализации отклонений в последующие возрастные периоды жизни животных.

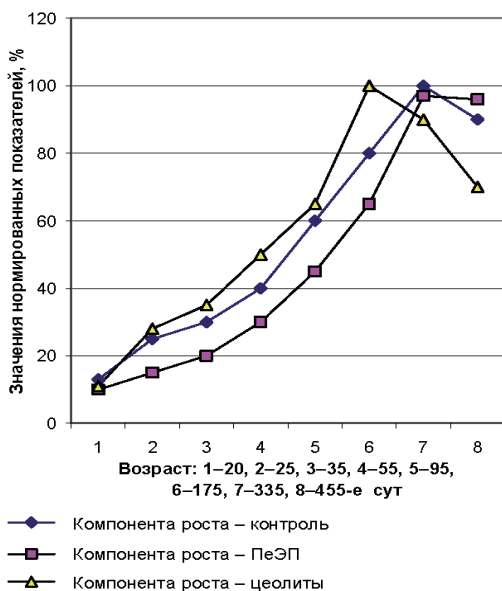


Рис.3.26. Адаптивные изменения интегральных показателей роста в постнатальном онтогенезе мышей

Анализ возрастных изменений интегральных показателей старения и пролиферативной активности при действии хронических факторов (рис.3.27) позволяет отметить волнообразный характер адаптивных реакций в постнатальном онтогенезе животных. Хроническое влияние ПеЭП приводит к снижению пролиферирующего пула клеток относительно контрольных значений в 25-е сутки, нормализации – в 35-е, повторному снижению – в 55–95-е, повышению – в 335-е, в которых отмечалось увеличение количества животных с онкологическими заболеваниями, и снижению к 455-м сутки календарного возраста животных.

Хроническое действие цеолитов проявляется в снижении возрастной пролиферативной активности по сравнению с контрольными значениями в 25–55-е сутки, нормализации – в 95-е, повышении – в 173- 335-е и снижении – к 455-суточному календарному возрасту животных. Следовательно, наблюдаемое снижение пролиферативной активности при действии исследуемых факторов в инволюционном периоде можно рассматривать как ускорение процессов старения опытных групп животных, что подтверждается более ранним снижением количества сперматозоидов в опытной группе.

У многоклеточных организмов регуляция интенсивности пролиферации различных типов клеток происходит вследствие действия не одного какого-либо ростового фактора, а их совокупности. Кроме того, некоторые ростовые факторы, будучи стимуляторами для одних типов клеток, ведут себя как ингибиторы по отношению к другим. Классические ростовые факторы представляют собой полипептиды с молекулярной массой 7–70 кДа. К настоящему моменту известно более сотни таких ростовых факторов. Большое количество научных исследований посвящено фактору роста из тромбоцитов (PDGF). Освобождаясь при разрушении сосудистой стенки, PDGF участвует в процессах тромбообразования и заживления ран. PDGF является мощным ростовым фактором для покоящихся фибробластов. Наряду с PDGF, не менее обстоятельно изучен эпидермальный фактор роста, который также способен стимулировать пролиферацию фибробластов и оказывать стимулирующее влияние на другие типы клеток. Большую группу ростовых факторов составляют цитокины. Все цитокины полифункциональны и способны как усилить, так и угнетать пролиферативные ответы.

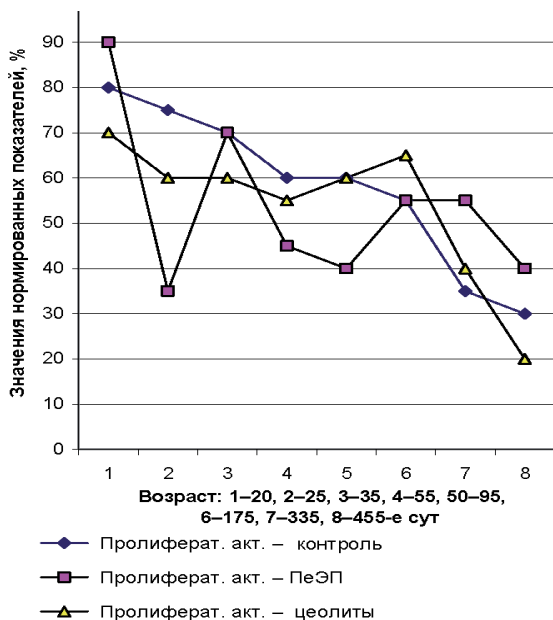


Рис.3.27. Возрастная динамика адаптации пролиферативных процессов– интегральных процессов старения млекопитающих.

Рассматривая возрастную динамику интегральных показателей дифференцирующихся клеток (рис.3.27), необходимо отметить, что часть пролиферирующих клеток созревает и дифференцируется последовательно в клетки нескольких морфологических типов. Дифференцировка клеток определенного типа сводится к экспрессии в них комплекса генов, специфичных для данной клеточной линии. Экспрессия этих генов, в свою очередь, контролируется регуляторными районами гена – промоторами и энхансерами. С промотора начинается транскрипция гена и помимо РНК-полимеразы, требуются активирующие факторы. (Альбертс и др., 1994). Известно, что регулируют пролиферацию и дифференцировку клеток – предшественниц кроветворения, а также функцию зрелых клеток крови гемopoэтические факторы роста, такие как эритропоэтин и фактор роста – ливкер, которые сейчас используются в клинической практике. Данные факторы являются естественными стимуляторами роста и дифференциации кроветворных клеток и используются при иммунных нарушениях.

Для возрастной динамики компоненты дифференцировки мышей характерен колебательный вид зависимости. При хроническом действии переменного электрического поля (рис. 32) развивается волнообразный асинхронный возрастной динамики контрольной группы животных адаптивный процесс. В 20–35-е сут происходит снижение числа дифференцирующихся клеток, в 55-е и 175-е – повышение с последующим переходом на более низкий уровень в 335–455-е сут календарного возраста животных. Длительная цеолитовая подкормка повышает уровень дифференцировки в 25-е сут, снижает – в 35-е, увеличивает – в 55-е с последующим снижением в 175–455-е дни.

Таким образом, особенностью адаптивных реакций компонентов дифференцировки клеток в постнатальном развитии животных являются развитие волнообразного процесса, десинхронизация и смещение амплитудных значений относительно фоновой динамики. Десинхронизация процессов дифференцировки клеток в возрастной динамике развития оказывает влияние на рост и формирование органов, что приводит к нарушениям в системной структуре организма и развитию онкологических заболеваний при высокой интенсивности хронически действующих факторов.

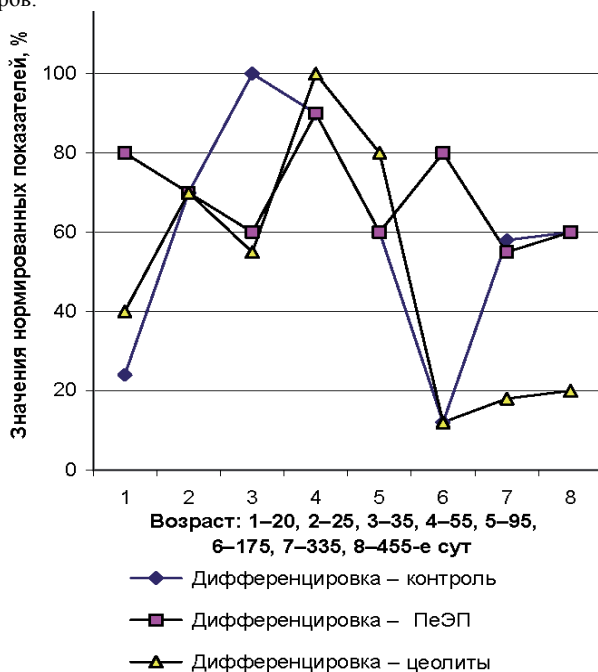


Рис.3.28. Возрастная динамика дифференцирующихся клеток животных

В качестве показателя эндокринной адаптации при действии хронических факторов в постнатальном онтогенезе мышей рассматривалось содержание витамина С в пучковой зоне надпочечников мышей. Витамин С используется надпочечниками в гормональном синтезе, в частности, выработке глюкокортикоидов пучковой зоной надпочечных желёз, характеризующих уровень стрессированности организма. Нормированные среднестатистические данные возрастных динамик адаптивных реакций витамина С при действии исследуемых хронических факторов на мышей, представленные на рис. 3.29, позволяют говорить о волнообразном характере развития гуморальной возрастной адаптации.

При действии ПеЭП относительно низкое содержание витамина С наблюдается в 25, 55 и 455-е сутки – периоды активного синтеза гормонов. Влияние длительной цеолитовой подкормки не вызывает существенных изменений исследуемого показателя в ювенильном и среднем возрасте, но приводит к напряжению адаптивных процессов в 175–455-е сутки календарного возраста животных. Добавление в корм животных цеолитов не приводит к десинхронизации возрастной

динамики содержания витамина С. Наблюдается снижение амплитуды колебаний при сохранении корреляции с периодичностью контрольной возрастной динамики содержания витамина С в пучковой зоне надпочечников мышей.

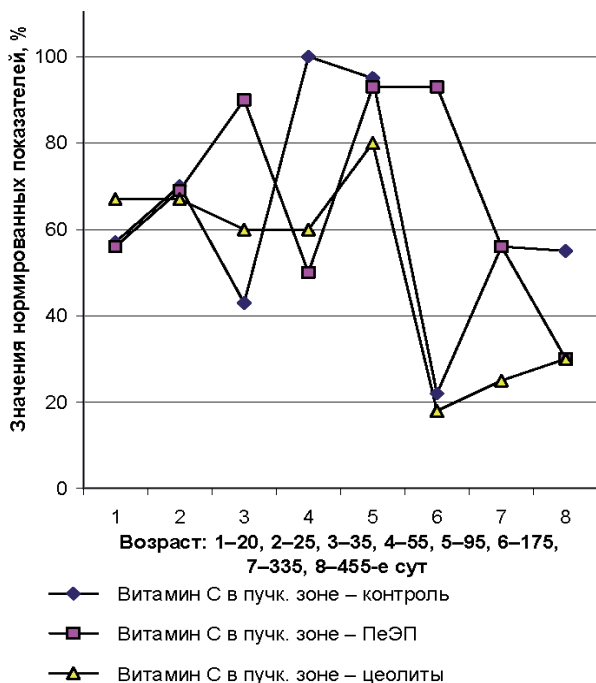


Рис. 3.29. Возрастная динамика витамина С надпочечников при действии хронических факторов на мышей

Следовательно, проведённый сравнительный анализ исследуемых хронических факторов, позволяет считать, что хроническое действие факторов приводит к десинхронизации возрастной динамики и изменению амплитудно-частотной зависимости эндокринных систем в постнатальном онтогенезе животных. Вероятно, развитие процессов десинхронизации на нейроэндокринном уровне приводит к нарушениям возрастной адаптации и патологическим изменениям в организме млекопитающих.

Таким образом, можно выделить основные черты возрастной адаптации млекопитающих при действии хронических факторов. Первичные нарушения десинхронизации возрастной динамики в нейроэндокринной регуляции приводят к нарушениям в динамике дифференцировки клеток. Рассогласование возрастных процессов пролиферации и дифференцировки клеток приводит к изменениям в развитии и росте животных. Нарушения возрастной динамики пролиферативных процессов стимулирует онкологические явления, и ускоряет старение организма животных и человека. Вероятно, уровень лабильных, колебательных физиологических показателей определяют устойчивость организма к внешним воздействиям, продолжительность индивидуальной жизни животных и процессы

видообразования. Эндокринные физиологические процессы и интенсивность дифференцировки различных тканей и органов можно рассматривать в качестве физиологических регуляторов индивидуальной и видовой адаптации животных. Хроническое влияние внешних факторов приводит к изменению нормы реакции, повышению устойчивости, физиологическим и морфологическим трансформациям организма животных.

ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ХРОНИЧЕСКИХ НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЙ НА СО- ОБЩЕСТВА РАКОВИННЫХ АМЕБ.

4.1. Биология раковинных амёб.

Раковинные амёбы – представители одноклеточных эукариот (протисты), питающиеся фаготрофно, представляющие собой ползающую амёбу, заключенную в наружное скелетное образование – раковинку (Гельцер, 1993). Положение амёбоидных форм в системе организмов впервые определено в конце XIX века. В пределах класса *Sarcodina*, относящегося к типу *Protozoa*, выделили подкласс *Rhizopoda*, в который включил отряд *Amoeba* (голые амёбы) и *Testacea* (раковинные амёбы). Последний разделен на два подотряда: *Imperforata* и *Perforata*. В этой системе все амёбоидные формы помещены в класс *Sarcodina* типа *Protozoa*, относящийся к царству *Animalia*. Расширение ультраструктурных исследований простейших в 70 годы XX века привело к обнаружению большого разнообразия в строении их клетки, механизмах питания, особенностях размножения и жизненных циклах (Карпов, 2005). Протисты отличаются от остальных эукариот тем, что не имеют настоящих тканей. Они представлены преимущественно одноклеточными особями, которые весьма разнообразны по строению, способам питания и обычно живут в воде. Политипичность является основой дивергенции, расщепления родов и образования комплексов подчиненных таксономических единиц, группирующихся вокруг нескольких центральных родов. Для раковинных амёб такими родами являются *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Plagiopyxis*, *Euglypha*, *Trinema*, внутривидовые таксоны определяют разнообразие локальных фаун. Наиболее показательны вариации размеров тестаций, достигающие почти 10-кратной величины, что приводит к выделению в популяциях размерных рас, подвидов или форм. Разнообразные формы появляются при вегетативном размножении под действием локальных условий и представляют собой случаи направленной индивидуальной изменчивости. Варианты изменчивости амёб ассоциируются с увеличением численности вида (Корганова, 2004).

В класс *Filosea*- амёбы с несколькими тонкими удлинёнными филозными псевдоподиями, кристы трубчатые включается подкласс *Testaceafilosia*-амёбы с раковинками. Он содержит один отряд *Gromiida* с подотрядами *Gromiina* и *Euglyphina*, принципиально отличающимися по строению раковинок. Представители отряда обитают в пресных вод, почвах, мхах, а также интерстициальных побережий морей и океанов. В первом подотряде шесть семейств и 30 родов. Раковинка стабильная, органическая, секретированная, иногда с посторонними частицами. Раковинка *Euglyphina* построена из идиосом кремниевой природы, часто расположенных в виде упорядоченных рядов на подстилающем органическом матриксе. Содержит четыре семейства, 19 родов, интерстициальные формы отсутствуют. Различия в статусе *Testacealobosia* и *Testaceafilosia* в разных системах заключаются в ранге этих таксонов, находящегося на уровне подкласса, или поднятых до уровня класса. Общий объем группы раковинных амёб включает два класса, два подкласса, четыре отряда, два подотряда, 25 семейств, 120 родов и ряд форм *inserte sedis* (Корганова, 2004).

Раковинные корненожки – амёбоидные организмы, строящие однокамерную раковинку с отверстием (устьем или псевдостомом) для выхода псевдоподий, ци-

топлазматических образований, служащих для передвижения и захвата пищи (рис. 4.1). Тело амёбы, как правило, не заполняет полость раковины целиком, прикрепление амёбы к внутренней стенке раковинки осуществляется при помощи коротких цитоплазматических нитей — эпиподий (Гельцер, 1993).

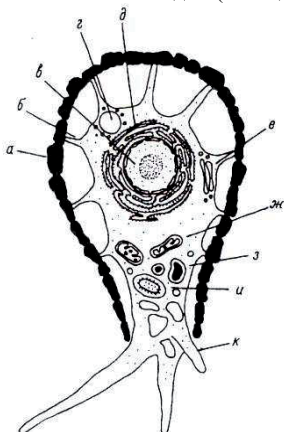


Рисунок 4.1. Схема организации клетки раковинной амёбы:

а — раковина, б — эпиподии, в — ядро, г — сократительная вакуоль, д — шероховатый ЭПР, е — диктиосома, ж — митохондрия, з — ксеносома в вакуоли, и — пищеварительная вакуоль, к — псевдоподии (Бейер и др., 2000).

Снаружи клетка покрыта плазмолеммой, в состав которой входит тонкий слой недифференцированного гликокаликса. В цитоплазме находится ядро (ядра) и набор органелл, типичный для аэробных корнеженок. Ядра раковинных амёб обычно везикулярного типа, с более или менее компактным ядрышком, реже — гранулярного типа. Митохондрии имеют тубулярные кристы, которые могут анастомозировать. Матрикс митохондрий может быть электронно-плотным представителем родов *Cryptodiffugia*, *Hyalosphenia*, *Centropuxis* или электронно-светлым (*Lesquereusia*, *Netzelia*). У разных представителей одного и того же рода митохондрии могут иметь плотный или светлый матрикс, однако гетероморфизм митохондрий у раковинных амёб неизвестен (Бейер и др., 2000). Для тестаций характерно наличие в цитоплазме многочисленных диктиосом аппарата Гольджи. Он принимает участие в синтезе цементных везикул, содержимое которых скрепляет частицы, входящие в состав стенки раковины. У видов, имеющих секретированную раковину, аппарат Гольджи участвует в синтезе идиосом для ее построения. В клетке раковинных амёб обычно имеется 1 или 2 сократительные вакуоли; известны также виды, у которых их число достигает нескольких десятков. Вакуоли опорожняются либо в полость раковины, либо наружу. Шероховатая эндоплазматическая сеть (ШЭПС) у многих видов амёб образует плотные скопления в цитоплазме, которые находятся около ядра, а иногда окружают его. У видов, которые синтезируют для построения стенки раковины кремниевые чешуйки, известна модификация ШЭПС — силикалемма. В ее цистернах происходит синтез идиосом. Некоторые раковинные амёбы способны покрывать тонким слоем кремния фагоцитированные частицы, например бактерии. Впоследствии эти частицы встраиваются в стенку раковины.

Вокруг ядра находится плотное скопление ШЭПС. На периферии клетки располагаются диктиосомы, иногда — запасные идиосомы и сократительные

вакуоли. Никаких других органелл и пищеварительных вакуолей нет. Ближе к устью, в оральной части цитоплазмы располагаются все митохондрии, вакуоли, кристаллы, цементные везикулы и частицы, фагоцитированные клеткой для построения дочерней раковины. Псевдоподии начинают формироваться несколько глубже границы устья раковины, и поэтому ближайшая к нему часть цитоплазмы представляет собой сеть переплетающихся и анастомозирующих тяжей (Бейер и др., 2000).

Псевдоподии могут быть относительно широкими с закругленными концами -лобоподии, чисто эктоплазматическими или с участием экто и эндоплазмы. Иногда лобоподии имеют форму ретикуллолобоподий – эктоплазматических образований пальцевидной формы, разветвляющихся с образованием анастомозов. Другой тип псевдоподий – эктоплазматические, нитевидные удлиненные филоподии, не анастомозирующие при соприкосновении друг с другом. У очень небольшой группы тестаций псевдоподии в виде тонких нитевидных выростов образуют густую анастомозирующую сеть (ретикулоподии). Кроме того, у почвообитающих видов, имеющих плоскую вентральную сторону-подошву, отмечают своеобразную форму псевдоподий – вентральный валик. Выступающая из псевдостема цитоплазма занимает поверхность подошвы и в большей или меньшей степени выходит за ее пределы (Гельцер и др., 1985). Размеры почвообитающих тестаций: от 15-20 до 120-170 мкм, в основном встречаются раковинки двух размерных категорий: 20-40 и 60-80 мкм. В соответствии с материалом, из которого они построены, различают раковинки трех типов. Первый тип-органические, однослойные (*Arcella*) имеют мелкоячеистую структуру и состоят из белка типа каратина. Раковинки второго типа (*Centropyxis* и др.) включают экзогенные минеральные частицы-ксеносомы, поглощаемые амёбой вместе с пищевыми объектами из окружающей среды и выделяемые из цитоплазмы на поверхность. Ксеносомы представляют собой мельчайшие песчинки неправильной формы, иногда перемежающиеся частицами детрита, створками диатомовых водорослей. Характер экзогенных кроющих элементов раковинок в большей степени зависит от наличия строительного материала. Так, раковинки *Centropyxis aerophila*, покрытые ксеносомами в почвах, при обитании в моховых кочках минеральных элементов не несут и покрыты целиком створками диатомовых водорослей. Они могут выстилать раковинку целиком или быть разбросанными по ее поверхности. К третьему типу относятся раковинки, покрытые минеральными элементами эндогенного происхождения – идиосомами (*Trinema*, *Euglypha* и др.). Это круглые, овальные, прямоугольные или неправильной формы прозрачные пластинки, состоящие из кремнезема и располагающиеся на поверхности раковинки часто в виде правильных рядов. Идиосомы, в отличие от ксеносом, образуются в эндоплазме амёбы, где, по-видимому, растворяются поглощенные кремнийсодержащие объекты, например, панцири диатомей, других тестаций. Возможно, также, поглощение кремнезема в виде его соединений непосредственно из воды и почвенного раствора. Накопленный таким образом кремнезем выделяется затем в виде идиосом характерной для данного вида формы. Иногда на раковинке присутствуют ксеносомы и идиосомы (*Heleopera*). Те и другие элементы «вмонтированы» в слой органического цемента. В стенках раковинок откладывается окись железа, что способствует переводу растворимых закисных соединений железа в нерастворимую окисную форму (Гельцер и др., 1980).

Форма раковинок многообразна: дисковидная (*Arcella*), овальная часто латерально сжатая (*Nebela*, *Euglypha*, *Corythion*), сферическая (*Bullinularia*), полусферическая (*Plagiopyxis*). В структуре раковины выделяют: переднюю, приустьевую часть, сплюснутую часть раковинки и заднюю, более или менее вздутую часть,

“брюшко”, в котором расположена цитоплазма. Кроме того, можно говорить об уплощенной брюшной поверхности и выпуклой спинной. Приустьевая часть дорзальной поверхности может образовывать козырек (Корганова, 2003). Устье может быть различной величины и формы: большое (*Cyclopyxis arcelloides*), малое (*C. ambigua*); округлое (*Cyclopyxis*), щелевидное (*Plagiopyxis*) и располагаться терминально (*Nebela*, *Euglypha*) или эксцентрично (*Trinema*). Оно может быть окружено более крупными минеральными частицами, чем на остальной части раковинки (*Centropyxis plagiostoma*), либо более мелкими (*Cyclopyxis kahli*), либо приустьевыми идиосомами с одним или несколькими зубчиками (*Euglypha*).

Многообразие форм раковинок, как и их вариабельность внутри вида обусловлена приспособительной функцией: раковинка является посредником между организмом и местом его обитания (Schönborn, 1966; Корганова, 2003).

Сведения о биологии почвообитающих тестаций отрывочны и носят характер отдельных наблюдений. Что связано с неоднородностью почвенных условий в культуре. В некоторых работах описываются амебидные стадии и организмы с более тонкими раковинками, что позволяет предполагать наличие у тестаций сложного жизненного цикла. Наблюдались также явления, аналогичные личинки. (Гельцер, 1985). Основной тип размножения – бесполой, осуществляемый путем деления надвое. Амебы с мягкой раковинкой делятся вдоль, с твердой – поперек продольной оси почкованием. В процессе размножения дочерняя клетка отделяется от материнской при достижении ими одинаковых размеров и образовании новой раковинки (рис.4.2). До формирования перетяжки вновь сформировавшееся ядро переходит в дочернюю клетку. Продолжительность процесса деления различна. Она может длиться 60 минут или всего 10-15 минут, в зависимости от вида. Однослойная органическая раковинка отделяется у молодых особей от цитоплазмы целиком (*Arcella*), пропитывается солями железа и кремневой кислотой. Амебы с ксеносомами и идиосомами также выделяют вначале органическую основу, служащую цементирующим веществом для крошащих элементов. Элементы покрытия раковинки накапливаются в цитоплазме материнской клетки еще до начала деления и после образования плазменной почки выстилают ее поверхность.

У раковинных амеб, строящих агглютинированные раковины, делению предшествует период активного поглощения ксеносом. В начале деления из устья материнской раковины выпячивается участок цитоплазмы (рис.4.3), который увеличивается в размерах и принимает форму соответствующую форме будущей раковины. К поверхности выхода цитоплазмы перемещаются вакуоли с ксеносомами и с органическим цементом. Иногда амеба образует пальцевидные, весьма подвижные псевдоподии, которые могут захватывать частицы из внешней среды. Происходит экзоцитоз содержимого вакуолей, и ксеносомы скрепляются органическим цементом. Крупные частицы из внешней среды могут просто «прилипнуть» к стенке дочерней раковины. Ядро претерпевает деление, часть органелл и одно из ядер мигрируют в дочернюю клетку. Происходит окончательное разделение цитоплазмы клеток. Дочерняя клетка еще некоторое время достраивает раковину, фагоцитируя ксеносомы и включая их в стенку раковины. Изнутри раковина выстилается слоем органического цемента; за счет него формируется органическая каемка вокруг устья и заполняются промежутки между частицами. У взрослой особи цитоплазма отделяется от стенок раковины, и образуются эпиподии (Бейер и др., 2000).

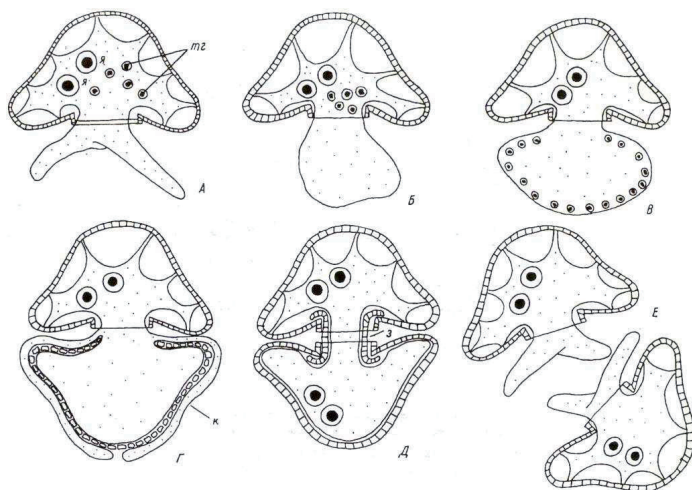


Рисунок 4.2. Схема морфогенеза *Arcella spp.* (Бейер и др., 2000).

A — клетка, готовая к делению; *Б, В* — формирование выроста цитоплазмы и перемещение текагенных гранул; *Г* — образование цитоплазматического купола (κ) и начальное формирование раковины; *Д* — материнская и дочерняя раковины, скрепленные замком (z) в области устья;

Е — клетки после деления, *mg* — текагенные гранулы, *я* — ядра.

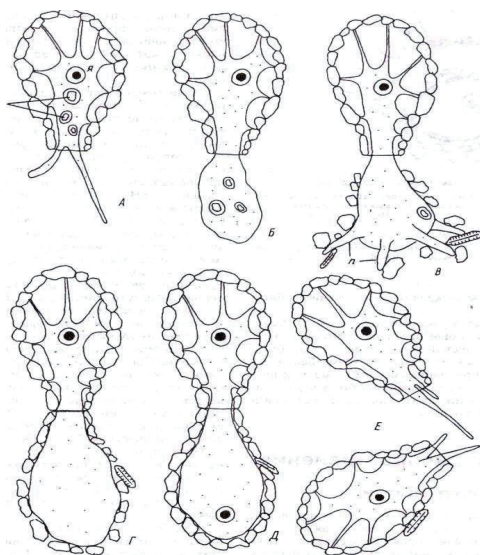


Рисунок 4.3. Схема морфогенеза *Difflugia spp.* (Бейер и др., 2000).

А — клетка, готовая к делению; *Б* — образование цитоплазматического выроста; *В, Г* — начальные этапы формирования дочерней раковины; *Д* — завершение формирования дочерней раковины, эпиподии еще не образовались; *Е* — клетки после деления, *к* — ксеносомы; *п* — псевдоподии, агглютинирующие экзогенный материал; *я* — ядро.

Достоверных сведений о существовании полового процесса у тестаций немного; имеются лишь случайные и разрозненные наблюдения (Гельцер, 1985). Продолжительность жизни раковинных амёб значительно выше, чем у других групп простейших, в среднем 6-11 дней. В зависимости от влажности продолжительность жизни варьирует от одного дня до нескольких недель. Деление отдельных быстро размножающихся представителей семейства *Euglyphidae* происходит через 1,6- 3,5 дня, число поколений может зависеть от типа почвы. Есть данные о существовании 10-12 поколений раковинных амёб в год. Наблюдения над сезонной динамикой сообществ амёб малочисленны, зарегистрированы лишь весенние всплески численности. Плотность тестаций в объеме почвы в течение года значительно изменяется. Длительность сохранения раковин в почве зависит от вида корненожек и конкретных условий. В хвойных лесах они могут разрушаться в течение одного года. В тоже время нахождение раковинок в субфоссильных отложениях болот говорит о возможности их сохранения в анаэробных условиях в течение длительного времени (Гельцер, 1980).

Основной пищей являются бактерии, диатомовые и нитчатые водоросли, другие тестации и простейшие (Криволуцкий, 1969). В отличие от голых форм простейших, раковинные амёбы питаются непосредственно остатками разлагающихся организмов. Некоторые из них (*Nebela*, *Diffflugia*) поедают мелких членистоногих (Yeatus, 1995). Принимая во внимание большую численность раковинных амёб в почвах с весьма бедным бактериальным населением, можно предполагать, что их пищевыми объектами являются аскомицеты, грибы и растворенные в воде питательные вещества. У некоторых видов псевдоподии наблюдаются исключительно редко (*Plagiopyxis callida*, *Trigonopyxis arcula*). Поэтому питание может осуществляться диффузно из окружающей среды. Псевдостома часто бывает плотно закрыт “пучком” детрита, поэтому допускается возможность питания без введения пищевых объектов внутрь цитоплазмы. Такой способ питания описан для *Diffflugia rubescens*: корненожка прокалывает оболочку водоросли (*Closterium*) и “высасывает” ее содержимое (Гельцер, 1985). Естественными врагами раковинных амёб являются хищные грибы *Loopagaceae*, обитающие в почве олигохеты, тихоходки, крупные инфузории, голые амёбы, нематоды. Возможно, потребляют *Testacea* также микофаги (*Enchytraeidae* и *Oribatidae*) (Бобров, 2005). В вакуолях тестаций имеются частицы гумуса. Учитывая высокую численность тестаций в почвах с грубым гумусом, можно предполагать их участие в гумификации трудно разложимых растительных остатков лесных почв.

При неблагоприятных условиях в частности, иссушении почвы раковинные амёбы инцистируются (рис.4. 4), цитоплазма обезвоживается, сжимается и окружается защитными оболочками. Псевдостома закупоривается пробочкой-слизистым секретом. Округлая циста помещается в брюшной части раковинки. При исследовании сухих образцов почвы часто наблюдают инцистировавшихся амёб, либо находящихся в состоянии так называемой предцисты. Раковинки перекрываются временной защитной диафрагмой, которая образуется всего за несколько минут. Защищенное диафрагмой простейшее переносит длительное, до 3-х месяцев иссушение среды. Перекрывания псевдостома раковинки в качестве быстрой реакции на колебания уровня влажности, характерные для почвенной

среды обитания, свойственны многим *Euglyphidae*. У ряда видов тестацей наблюдается образование уплотненной защитной пелликулы вокруг цитоплазмы (стадия капсулы), не препятствующей, однако формированию псевдоподий (Корганова, 1997).

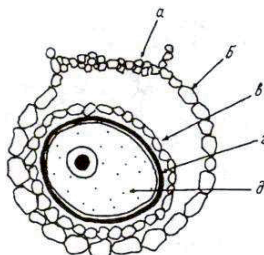


Рисунок 4.4. Схема цисты раковинной амёбы (Бейер и др., 2000).

- а* — агглютинированная «пробка», закрывающая устье раковины; *б* — раковинка;
в — агглютинированная дополнительная стенка цисты; *г* — секретированная стенка цисты; *д* — цитоплазма клетки.

Основные факторы, определяющие состав сообществ раковинных амёб, включают: водный режим среды, pH, содержание минеральных веществ, кислорода, температуру, освещенность, наличие строительного материала для формирования раковинки и питательные вещества (Заварзин, 2004). Условия водного режима в значительной степени регулируют обилие и структуру сообществ раковинных амёб: уровень влажности отражается на численности видов, а также на их соотношении и доминировании. Раковинные амёбы эксцистируются и переходят в более активное состояние при более высоком уровне влажности, чем другие представители животного населения почв, например, нематоды и коловратки, причем время реактивации зависит от продолжительности предшествовавшего периода (Бобров, 2000). При анализе группировок амёб в почвах с различными значениями pH выделяются виды эврионные (*Plagiopyxis declivis*), стеноионные ацидофильные (*Coprythion dubium*), и стеноионные базофильные (*Geopyxella sylvicola*, *C. halophila*). Раковинные амёбы могут поселяться в субстратах, где кислотность сильно отличается от почвы, в частности, во мхах, покрывающих стволы деревьев (Booth, 2002). Из других свойств, влияющих на состав населения тестацей, следует отметить содержание углекислого кальция. Почвы, богатые кальцием, характеризуются специфической фауной тестацей. Условия засоленных почв переносит лишь малое число видов раковинных амёб: *Centropyxis halophila*, *Plagiopyxis minuta*. Свойства гумуса влияют на состав и распространение раковинных амёб. Тип гумуса характеризуется главным образом различиями в степени и скорости минерализации органических остатков, т.е. соотношением углерода и азота (C/N). Своеобразие того или иного местообитания в большей степени определяется своеобразием подстилки, зависящей от характера растительности. Лесная подстилка, особый компонент биогеоценоза, играющий важную роль в почвообразовательном процессе, поэтому в почвенно-зоологических исследованиях необходим тщательный анализ ее населения, который может дать дополнительные сведения о течении гумусообразовательного процесса.

Наиболее богата тестацями фауна в видового разнообразия болотных почв и хвойных лесов (Денисенков, 2000). В этом отношении показателен анализ данных, полученных для подзолистых почв Московской области, сформированных под ельниками и лиственными лесами. Большим видовым разнообразием (55 ви-

дов) и концентрацией раковинок (более 100 тыс. в 1 г абсолютно сухого субстрата) отличались кислые почвы ельников по сравнению со значительно более бедным липняком (26 видов, около 10 тыс. экз.). С глубиной по профилю почвы условия обитания для тестаций ухудшаются: увеличивается плотность и уменьшается пористость почвы, в связи с чем изменяется ее водно-воздушный режим. Вследствие этого происходит закономерное изменение фауны тестаций, что проявляется в обеднении не только видового состава и численности, но и комплекса экоморфотипов в генетических горизонтах. Вертикальное распределение раковинных амёб обусловлено содержанием гумуса, развитостью аккумулятивных горизонтов, качеством и количеством органического вещества, поступающего в почву с растительным опадом. Оптимальный уровень обитания: граница между горизонтами A_0 и A_1 , где тестаций в несколько раз больше, чем в поверхностном слое опада. В пределах горизонтов A_1 и A_2 фауна раковинных амёб заметно беднее как по обилию, так и по видовому разнообразию, чем в верхней части профиля. Стратификация раковинных амёб в горизонтах почв зависит не только от распределения гумуса, но и от величины почвенных пор, толщины водных пленок, способности противостоять высыханию и наличия строительного материала. Закономерности вертикального распределения простейших тесно связаны с типом почвы и могут служить более чутким индикатором их свойств, чем видовое разнообразие (Kishaba, Mitchell, 2005).

Раковинных амёб относят к группам почвенной фауны, активно участвующих в трансформации органического вещества, в особенности в таежных почвах. Экспериментально показано, что ряд форм разрушает лигнин и целлюлозу (Schonborn, 1965), являясь первичными деструкторами опада. В цикле биогенного кремнезема, в котором роль животных в целом весьма невелика, тестацией синтезируют диоксид кремния, необходимый для построения раковинок (Рахлеева, 2005). Одним из главных направлений почвенной протистологии является подтверждение и развитие положения о том, что простейшие выделяют биологически активные вещества (Николюк, 1980). Рядом исследований установлено, что в зонах корневых систем растений происходит активное накопление простейших, где их количество в десятки и сотни раз больше, чем в окружающей среде. Основная причина значительного накопления простейших в ризосфере растений - повышенное сосредоточение различных бактерий, которыми простейшие питаются. Простейшие совместно с бактериями образуют сообщества (Заварзин, 2004). В большинстве случаев продуцируется гетероауксины, которые оказывают избирательное ростоактивирующее действие на всхожесть семян. Выделение в культурах амёб и азотобактеров набора ростоактивирующих индольных веществ, свидетельствует о том, что почвенные микроорганизмы обладают широкими возможностями для продуцирования биологически активных веществ, которые могут меняться в зависимости от окружающих условий среды. Продукты обмена веществ простейших положительно влияют на прорастание семян хлопчатника.

Необходимость передвижения в узких межпочвенных промежутках (порах, капиллярах), «прерывистость» распределения влаги и разнообразие физических форм, непостоянство степени увлажнения определяют своеобразие почвы как среды обитания простейших (Kishaba, Mitchell, 2005). Начальным этапом формирования комплекса почвообитающих тестаций, по-видимому, было постепенное освоение водными группами прибрежной растительности и проникновение их во влажный моховой покров под кронами деревьев (Догель, 1951). Биотопы, в которых обитают раковинные амёбы Шенборн (1971) расположил в виде последовательного ряда: водная растительность, сфагновые и листостебельные мхи, донные

отложения водоемов и гумусовый горизонт почвы. Экологический ряд характеризуется более жесткими условиями обитания, которым удовлетворяют все меньшее количество жизненных форм. Чем более жесткие требования предъявляет среда, тем отчетливее становятся адаптации к ней, выраженные в гумусовом горизонте, где основным фактором является количество доступной влаги. Адаптации связаны с морфологией, раковины формируют предверия, изолирующего устье (пseudостом) от внешней среды (Гельцер, 1993). Главные тенденции адаптивных преобразований у корненожек, освоивших почвенную среду обитания, касаются морфологии раковинки и связаны с обеспечением передвижения и защиты от высыхания. В простейшем случае (*Cochilopodium*) раковинка представляет собой, в сущности, тонкую пластичную оболочку, способную деформироваться. Раковинка *Arcella* также однослойна и состоит из органического вещества белковой природы и имеет все характерные черты настоящей раковинки. Раковинка с покрытием из минеральных частиц в водной среде практически однослойна и представляет собой органическое цементирующее вещество (*Centropyxis aculeata*) с разбросанными на нем отдельными ксеносомами. В донных отложениях и в почве у амёб имеются плотно цементированные ксеносомы и представляют сплошной прочный покров. Покрывающие раковинки идиосомы также плотно прилегают друг к другу, образуя миниатюрный панцирь (*Tracheleuglypha*, *Euglypha* и другие) (Бейер и др., 2000). Наличие в почве системы мелких полостей привело к значительному уменьшению размеров почвообитающих простейших по сравнению с обитателями водной среды. Средние размеры почвообитающих форм – порядка 60 мкм. Морфология раковинки зависит от свойств биотопа и запаса влаги. Раковинки почвообитающих тестаций отличаются простотой формы: внешние выступы (иглы, шипы), способствующие парению в воде или фиксации на растительности, отсутствуют или развиты слабо. Наибольшую роль в заселении раковинными амёбами минеральных слоев почвы сыграло приобретение округлой формы и уплощенной вентральной поверхности.

Изменения в морфологии раковинных амёб из водной и почвенной среды обитания связаны с расположением и строением устьев. В почвах преобладают формы с тенденцией к уменьшению устья и изоляции его от внешней среды, что снижает опасность высыхания простейших. Специализация почвенных форм, заключающаяся в изоляции устья и создании буферного пространства между организмом и атмосферой, идет по пути развития плагистомии и криптостомии. У плагистомных форм (*Centropyxidae*, *Euglyphidae*) устье сминуто по вентральной поверхности к ее краю, что приводит к образованию переднего и заднего концов раковинки (билатеральная симметрия). Передний конец, несущий устье, уплощается; в заднем, большего объема “брюшко”, помещается основная масса цитоплазмы. Подобная тенденция или едва намечена, или достаточно развита за счет углубления устья и образования приустьевой воронки, при этом спинная сторона раковинки может окружать устье валиком в виде более или менее выраженного козырька (плагистомия с козырьком), прикрывая его от засорения и уменьшая испарение. Криптостомия создается за счет “перекрывания” щелевидного устья, расположенного на более или менее углубленной брюшной поверхности, нависающим козырьком (рисунк4.5).

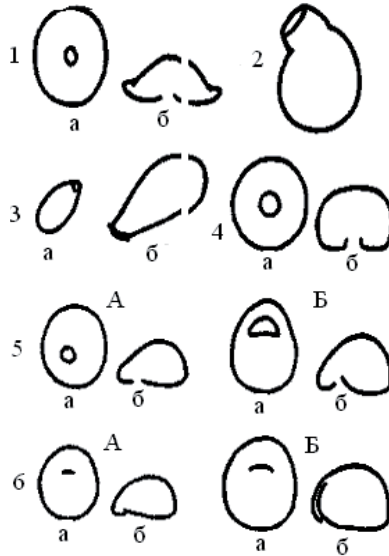


Рисунок 4. 5. Схема морфотипов раковинок (Гельцер, 1993).

1- аплакатизм: а - план, б – профиль. 2 – трахелостомия. 3 – акростомия: а - без латерального сжатия, б - с латеральным сжатием. 4 - центростомия с уплощенной вентральной поверхностью: а - план, б – профиль. 5- А - плагиостомия простая. Б - с козырьком: а - план, б – профиль. 6-А - крипто- стомия простая. Б - с козырьком: а - план, б - профиль.

На основании описанных особенностей строения предложена классификация морфологических типов и установлена взаимосвязь между морфологией раковин и свойствами биотопа (Bonnet, 1975). Трахелостомный тип - раковинки с дугообразным устьем состоят из двух частей – «шейки» и «брюшка», причем ось шейки смещена по отношению к оси брюшка, что наряду с боковым уплощением раковинки создает двустороннюю симметрию. Шейка отделена от основной части раковины диафрагмой или перемычкой и играет роль преддверия (*Leariereusia*). Арцелловидный тип. Раковинка уплощенно-дисковидной формы, псевдостом расположен центрально; наблюдается радиальная симметрия (*Arcella*). Акростомный тип. Раковинка с терминально расположенным устьем при осевой симметрии, возможно латеральное сжатие (*Diffflugia*, *Nebela*, *Euglypha* и другие). Циклостомный тип. Сферические или полусферические формы с уплощенной центральной поверхностью («подошвой») и центрально расположенным устьем, симметрия осевая (*Phryganella*, *Cyclopyxis* и др). Плагиостомный тип: а) простой – расположен эксцентрично на вентральной стороне, полость раковинки не разделена на брюшко и козырек (*Centropyxis plagiostoma*, *Geopyxella sylvicola*); б) с козырьком – псевдостом более или менее прикрыт выступом дорзальной стенки. За счет углубления брюшной стороны полость раковинки разделена на брюшко и козырек (*Centropyxis aerophila*, *C. sylvatica*). Билатеральная симметрия. Крипстостомный тип: а) простой – щелевидный, эксцентрично расположенный на вентральной подошве псевдостом прикрыт выступом дорзальной стенки. Полость раковинки не разделена (*Plagiopyxis minuta*, *P. penardi*); б) с козырьком, эксцентричный щелевидный псевдостом углублен внутрь раковинки и скрыт козырьком. Полость, соединяющая его с внешней средой, узкая. Раковинка разделена на брюшко и козы-

рек (*Plagiopyxis callida*, *Paracentropyxis mimetica*). Билатеральная симметрия. Кроме указанных выше адаптаций также следует отметить и другие морфологические адаптации: форма, размер раковинок, расположение, строение и размер псевдостома, внешние выступы (иглы, шипы), наличие плоской вентральной подошвы, образование временной оболочки (цисты) (Корганова, 1977, 2003). Для успешного заселения почвы, водные животные должны обладать следующими физиологическими свойствами: толерантностью к изменению pH, простотой размножения и нетребовательностью к пище (Stout, 1963). Раковинные амёбы с высоким уровнем морфологической изменчивости и адаптациями к экстремальным условиям обитания, освоили почвенную среду обитания практически повсеместно.

Загрязнение почвы нефтью и нефтепродуктами является одним из наиболее распространенных загрязнителей Сибири. Поступление нефти в почву вызывает увеличение содержания органического углерода и битуминозных веществ. В составе почвенного воздуха преобладают легкие фракции нефти, снижается водопоглощительная и водоудерживающая способность почвы, повышается водопроницаемость, уменьшается содержание подвижных форм азота и фосфора, повышается содержание подвижных форм микроэлементов (Карташев, 2007). Сведения о взаимодействии простейших с нефтью и ее производными ограничены. Установлено, что простейшие относительно более устойчивы к загрязнению почвы нефтью, по сравнению с другими группами беспозвоночных. Инфузории, жгутиконосцы и голые амёбы постоянно присутствуют в загрязненной нефтью почве и характеризуются разнообразным видовым составом. В первый год загрязнений наблюдается значительное увеличение обилия простейших. Лабораторные опыты с различными концентрациями нефти: 1, 5, 10, 20% от веса почвы показали, что простейшие могут выдерживать относительно высокие уровни загрязнений (Борисович, 1987; Артемьева, Жеребцов, 1999). Частично разложившаяся сырая нефть не оказывает существенного влияния на скорость роста инфузорий и амёб, отмечается лишь слабо выраженная тенденция к увеличению их размеров.

4.2 Влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб

Объектом исследований являлись сообщества раковинных амёб. От «голых» амёб тестацей отличаются наличием жесткой раковинки – своего рода экзоскелета. Раковинка, построенная из экзогенного или эндогенного материала, выполняет защитную функцию, играет роль буфера между клеткой и средой. Строение раковинок разнообразно и используется для дифференциации видов, родов, семейств. Морфологическая изменчивость обусловлена спецификой жизненной среды для определенных экоморф: формы раковинки, характера кроющих элементов, расположение, строение наружного отверстия и другие элементы морфологии. Комплексные характеристики и функциональные особенности раковинок выделяют тестацей из прочих групп простейших как удобный объект экологических исследований. При хроническом влиянии нефти можно ожидать изменений в сообществе раковинных амёб, связанных с дифференцированной устойчивостью различных видов. Целью предлагаемого исследования являлось изучение адаптационных процессов в сообществах раковинных амёб, относящихся к 14 родам: *Arcella*, *Centropyxis*, *Plagiopyxis*, *Heleopera*, *Nebela*, *Euglypha*, *Trinema*, *Cyclopyxis*, *Assulina*, *Corytion*, *Trigonopyxis*, *Placocista*, *Amphitrema*, *Phryganella* при хроническом действии нефтезагрязнений (Карташев, Смолина, 2011).

В лабораторных условиях исследовалась устойчивость сообществ раковинных амёб в зависимости от концентрации нефти. В опытах использовалась товар-

ная нефть Лугинецкого месторождения. Анализируемые пробы представляли собой образцы почвы, в которых определялось относительная численность и видовой спектр раковинных амёб, проводились измерения почвенной влажности. Количественный учет тестаций проводился прямым микроскопированием водной почвенной суспензии в чашках Петри в определенном количестве полей зрения (Гельцер и др., 1985). В спорных случаях раковинки при помощи пипетки отсаживали на предметное стекло, помещали в каплю глицерина и исследовали под микроскопом. При количественном подсчете учитывались все попадающиеся раковинки, число которых пересчитывали на 1 г абсолютно сухой почвы. Влажность определяли весовым методом. Определение раковинных амёб проводилось по стандартным методикам (Гельцер и др., 1985). В работе принята система эукариот, предложенная международным комитетом. Остаточную концентрацию нефти определяли весовым методом.

Для оценки влияния нефти на раковинных амёб в лабораторных условиях использовали кюветы (материал – пластмасса, размеры: длина – 0,5 м; высота – 0,15 м; ширина – 0,2 м). В лабораторные кюветы помещалась смешанная проба гумусового слоя (А₁, 0-20 см) серых лесных почв зернисто-комковатой структуры влажностью 30 % по три килограмма почвы в каждой кювете. Данный тип почв широко распространен в Западной Сибири. В каждом опыте использовалось по 5 кювет. Опыты проводились при комнатной температуре. Эксперимент состоял из пяти опытов с одноразовыми дозами внесения нефти 10, 20, 30 50, 100 г/кг почвы при параллельном контроле. Наблюдения проводились в течение тридцати суток. Пробы почв для анализа брали в поверхностном горизонте на глубине 0-10 см. В лабораторных и полевых исследованиях использовалась товарная нефть Лугинецкого месторождения. Месторождение Лугинецкое относится к палеозойскому типу нефтей и залегает в пределах Пудинского мегавала, характеризующегося высокой степенью извлечения всех типов низкомолекулярных сильных оснований.

Таблица 4. 1
Основные физико-химические свойства нефти

Показатели	Значения	Методы испытаний
Плотность нефти при 20 ⁰ С	823.5 кг/м ³	ГОСТ 3900-85
Давление насыщенных паров	43.3 кПа	ГОСТ 1756-2000
Содержание серы общей	0.3 %	ГОСТ 1437-75
Массовая доля воды	0.14 %	ГОСТ 2477-65
Содержание механических примесей	0.009 %	ГОСТ 6370-83
Массовая доля парафина	2.8 %	ГОСТ 11851-85
Массовая доля сероводорода	Менее 2.0 ppm	ГОСТ Р 50802-96
Содержание органических хлоридов	Менее 1.0 ppm	ГОСТ Р 52247-2004

По содержанию серы нефть относится к малосернистой, с содержанием до 0,5 %. По плотности используемая нефть относится к классу легких нефтей (0.80 – 0.84 г/см³), при наиболее распространенных величинах 0.82 – 0.90 г/см³. Низкая плотность нефти обусловлена преобладанием метановых углеводородов, низким содержанием смолисто-асфальтеновых компонентов, во фракционном отношении – высоким содержанием бензиновых и керосиновых фракций (Аксенов и др., 1983). Нефть и нефтепродукты относятся к третьему классу опасности. Токсич-

ность нефти объясняется присутствием летучих органических углеводородов: толуол, ксилол, бензол, нафталин и ряд других фракций нефти. В составе нефти содержатся метан и пропан.

Результаты лабораторных исследований по влиянию нефтезагрязнений на сообщества ракообразных амёб, представлены в таблице 4.2 и позволяют заметить изменения численности ракообразных амёб при внесении товарной нефти (10, 20, 30 г/кг почвы). На численность тестовой амёбы оказывают влияние невысокие концентрации (10 г/кг) внесения поллютанта.

Таблица 4.2
Изменение численности ракообразных амёб (тысячи) в зависимости от концентрации нефти в почве.

Длительность воздействий в сутках	Концентрация нефти (г/кг)			
	10	20	30	Контроль
0	27.1 ± 3.56	34 ± 1.1	43.2 ± 3.5	40.2 ± 8.07
2	25.4 ± 1.3	24.7 ± 1.3	31.9 ± 2.5	43.5 ± 6.2
4	25.5 ± 2.5	24.6 ± 0.9	29.4 ± 2.8	43.9 ± 7.2
6	22.1 ± 2.7	24.9 ± 0.7	29.1 ± 1.9	41.4 ± 9.2
8	20.3 ± 3.6	22.3 ± 2.07	20.9 ± 1.3	39.9 ± 4.1
10	15.2 ± 2.2	15.6 ± 1.6	17.6 ± 1.4	37.6 ± 5.07
12	13.9 ± 0.9	13.7 ± 0.4	16.4 ± 2.5	35.3 ± 4.7
14	11 ± 0.9	11.6 ± 0.9	12.3 ± 0.7	28.6 ± 4.1
16	9.4 ± 1.2	10.5 ± 0.7	10.7 ± 0.5	26.1 ± 3.7
20	9.4 ± 2.9	8.3 ± 0.6	8.4 ± 0.6	22 ± 6.08
24	5.8 ± 0.9	6.07 ± 0.6	6.1 ± 0.6	14.8 ± 7.9
28	3.3 ± 0.7	3.8 ± 0.6	3.9 ± 0.5	17.6 ± 4.8
32	1.5 ± 0.5	1.6 ± 0.4	1.8 ± 0.4	14.8 ± 3.5

Анализ представленных данных позволяет заметить, что наибольшее влияние на численность ракообразных амёб оказывает нефтезагрязнения с концентрацией 30 г/кг. При нефтезагрязнениях почвы нефтью с концентрацией 10 г/кг происходит постепенное снижение численности ракообразных амёб до 1,5 тыс. экз./г на 30 сутки, что значительно меньше по сравнению с незагрязненной почвой 14,8 тыс. экз./г. При концентрации нефтезагрязнений 20 и 30 г/кг наблюдается снижение численности амёб на 4 сутки на 10-12 тыс. экз./г и 1,6-1,8 тыс. экз./г на 30 сутки. Снижение численности обусловлено негативным влиянием нефти на сообщества ракообразных амёб. В контрольной кювете в 4 сутки наблюдается увеличение численности ракообразных амёб до 43,9 тыс. экз./г с последующим снижением численности до 14,8 тыс. экз./г. Уменьшение численности ракообразных амёб в лабораторных кюветах после внесения нефти обусловлено и изменением влажности. Установлено, что влажность загрязненных слоев значительно ниже, чем в «чистой» почве. Загрязненная нефтепродуктами светло-серая лесная почва не способна принимать воду и проводить ее вниз по почвенному профилю. В работах с варьированием условий увлажнения от воздушно-сухого состояния до полного обводнения, показано увеличение доли живых организмов с ростом гидроморфизма почвы. Ракообразные амёбы эксцистируются и переходят в активное состояние при более высокой влажности, чем другие представители животного населения почв, например нематоды и коловратки. Наиболее оптимальными для

физиологической активности раковинных амёб являются условия капиллярного увлажнения (Алексеев, 1982).

Анализ данных, представленных в таблице 4.2, позволяет выделить четыре стадии изменений сообщества раковинных амёб в зависимости от длительности действия при разных концентрациях нефтезагрязнений. Первая стадия резистентности в течение первых шести суток численность сообществ амёб практически не меняется. Вторая стадия снижения численности и видового разнообразия, которая наблюдается в течение последующих восьми суток. Третья депрессивная стадия вымирания, при которой происходит практически полное подавление роста и развития большинства видов простейших. Четвёртая восстановительная стадия характеризуется повышением численности и видового разнообразия тестаций пропорционально деградации нефтезагрязнений. Аналогичные зоны были выделены Д.Г. Звягинцевым с соавторами (Звягинцев и др., 1986) для микробного сообщества при разных дозах нефтяного поллютанта по типу доза-эффект. Первая - зона гомеостаза микробной системы почвы, в которой все показатели стабильны и аналогичны контрольным. Вторая зона стресса характеризуется перераспределением популяций по степени устойчивости, т.е. появлением первых нарушений, в микробном сообществе. Третья - происходит снижение видового разнообразия и смена структуры сообществ. Четвёртая в зоне депрессии наблюдается практически полное подавление роста и развития микроорганизмов. Следовательно, смену структуры сообществ простейших, можно рассматривать в качестве одного из механизмов приспособляемости тестаций к нефтезагрязнениям.

В таблицах 4.3, 4.4 и 4.5 представлены изменения видового разнообразия раковинных амёб в загрязненной почве нефтью при концентрациях 10, 20, 30 г/кг и незагрязненной почве на 1, 2 и 3 стадиях изменений сообществ раковинных амёб. Анализ данных, представленных в таблице 4.3, позволяет заметить снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб на первой стадии при концентрации нефти 30 г/кг. Уменьшение видового разнообразия происходит за счет элиминации наиболее чувствительных видов: *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При концентрации нефти 10 и 20 г/кг почвы количество видов амёб соответствует количеству их в контроле.

Таблица 4.3
Изменение структуры сообществ раковинных амёб при нефтезагрязнениях на стадии резистентности.

Виды раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i> Penard 1890	+	+		+	Уд*
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Плж*
<i>C. elongata</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Плж
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Ц*
<i>C. kahli</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i> Thomas 1955	+	+	+	+	Крк*
<i>P. penardi</i> Thomas 1955	+	+	+	+	Крк
<i>Heleopera petricola</i> Leidy 1879	+	+	+	+	Акс*
<i>H. sylvatica</i> Penard 1902	+	+		+	Акс
<i>Nebela collaris</i> Leidy 1876	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i> Penard 1890	+	+	+	+	Акс

<i>Euglypha laevis</i> Perty 1849	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i> Leidy 1878	+	+	+	+	Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff 1888	+	+		+	Акс
<i>Trinema lineare</i> v. <i>minuscula</i> Chardez 1971	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez 1958	+	+	+	+	Плк
<i>T.complanatum</i> Penard 1890	+	+		+	Плк
<i>Corytion dubium</i> Taranek, 1881	+	+	+	+	Плк

* Уд – уплощенно-дисковидный морфотип; Плк – плагиостомный с козырьком;

Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; Акс – акростомный сжатый.

Анализ данных, представленных в таблице 4.4, позволяет выявить снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб на второй стадии приспособляемости при концентрации нефти 20 и 30 г/кг почвы. Так, при концентрации 20 г/кг исчезают *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Nebela tubulosa*, *Euglypha ciliate*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При увеличении концентрации нефти до 30 г/кг к ранее перечисленным видам добавляются *Centropyxis elongate*, *Cyclopyxis kahli*, *Plagiopyxis penardi*, *Corytion dubium*.

Таблица 4.4
Изменение структуры сообществ раковинных амёб при нефтезагрязнениях на второй стадии адаптации.

Виды раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i> Penard 1890	+			+	Уд*
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Плк*
<i>C. elongata</i> Deflandre 1929	+	+		+	Плк
<i>Cyclopyxis eurytoma</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Ц*
<i>C. kahli</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i> Thomas 1955	+	+	+	+	Крк*
<i>P. penardi</i> Thomas 1955	+	+	+	+	Крк
<i>Heleopera petricola</i> Leidy 1879	+	+	+	+	Акс*
<i>H.sylvatica</i> Penard 1902	+			+	Акс
<i>Nebela collaris</i> Leidy 1876	+	+	+	+	Акс
<i>N.tubulosa</i> Penard 1890	+	+		+	Акс
<i>Euglypha laevis</i> Perty 1849	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i> Leidy 1878	+	+		+	Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff 1888	+			+	Акс
<i>Trinema lineare</i> v. <i>minuscula</i> Chardez 1971	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez 1958	+	+	+	+	Плк
<i>T.complanatum</i> Penard 1890	+			+	Плк
<i>Corytion dubium</i> Taranek, 1881	+	+	+	+	Плк

* Уд – уплощенно-дисковидный морфотип; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; Акс – акростомный сжатый.

Следовательно, можно считать, что увеличение концентрации нефтезагрязнений оказывает существенное влияние на видовое разнообразие сообществ раковинных амёб (таб. 4.3, 4.4, 4.5.) Исключительная ограниченность экологического разнообразия биотопов – общая особенность нефтезагрязнённых почв, что обусловлено влиянием углеводородов и продуктами их разложения, ингибированием функциональной активности почвенных животных.

Таблица 4.5
Изменение структуры сообществ раковинных амёб при нефтезагрязнениях на депрессивной стадии адаптации.

Виды раковинных амёб	Доза внесения, г/кг				Морфотип
	10	20	30	0	
<i>Arcella catinus</i> Penard 1890	+			+	Уд*
<i>Centropyxis aerophila</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Плк*
<i>C. elongata</i> Deflandre 1929	+	+		+	Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	Ц*
<i>C. kahli</i> Deflandre 1929	+	+		+	Ц
<i>Plagiopyxis declivis</i> Thomas 1955	+	+	+	+	Крк*
<i>P. penardi</i> Thomas 1955	+	+		+	Крк
<i>Heleopera petricola</i> Leidy 1879	+	+	+	+	Акс*
<i>H. sylvatica</i> Penard 1902	+			+	Акс
<i>Nebela collaris</i> Leidy 1876	+	+	+	+	Акс
<i>N. tubulosa</i> Penard 1890	+			+	Акс
<i>Euglypha laevis</i> Perty 1849	+	+	+	+	Акс
<i>E. ciliata</i> Leidy 1878	+			+	Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff 1888	+			+	Акс
<i>Trinema lineare</i> v. <i>minuskula</i> Chardez 1971	+	+	+	+	Плк
<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez 1958	+	+	+	+	Плк
<i>T. complanatum</i> Penard 1890	+			+	Плк
<i>Corytion dubium</i> Taranek, 1881	+	+		+	Плк

* Уд – уплощенно-дисковидный морфотип; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центростомный; Крк – криптостомный с козырьком; Акс – акростомный сжатый.

При сравнении полученных данных можно считать, что в загрязненной почве при концентрации 10 и 20 г/кг преобладали раковинные амёбы родов *Euglypha* и *Plagiopyxis*, при концентрации 30 г/кг - *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*. Следовательно, раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* наиболее устойчивы, раковинные амёбы родов *Corytion*, *Trinema*, *Arcella* менее устойчивы к нефтезагрязнению. Устойчивость трех основных родов (*Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*) обусловлена двукамерностью строения раковинки. Формирование внутренней камеры усиливает изоляцию цитоплазмы относительно токсикантов и повышает выживаемость тестаций при нефтезагрязнениях.

В серых лесных почвах, взятых для проведения исследования, выявлено 18 видов и вариантов раковинных амёб, относящихся к 10 родам и 6 семействам. Основную массу обнаруженных видов раковинных амёб в серых лесных почвах составляют представители семейств *Centropyxidae*, *Euglyphidae* и *Trinematidae*. Эти семейства насчитывают 2-4 вида. Остальные семейства подразделяются на 1-2 ви-

да. Раковинки обнаруженных видов относятся к 5 морфологическим типам, что говорит об их значительном разнообразии. Больше 80% составляют акростомные (Акс) и плагиостомные (Плк) формы. Необходимо также отметить, что внесение различных концентраций нефти приводит к общим изменениям в морфологической структуре раковинных амёб в виде почернения раковинки, изменений ее формы. Таким образом, в результате проведенных нами лабораторных экспериментов было установлено, что нефть оказывает отрицательное влияние на раковинных амёб. Во-первых, обволакивая организм, нефть, препятствует протеканию естественных физиологических процессов, происходящих в клетках. Во-вторых, проникая в почвенные горизонты, нефть снижает количество кислорода и изменяет влажность, которые необходимы для физиологической активности тестаций. В-третьих, изменяет структуру сообществ раковинных амёб, снижает видовое разнообразие и численность простейших.

Сравнительный анализ данных, полученных в лабораторных опытах с загрязнением почвы нефтью с дозой внесения 10, 20 и 30 г/кг почвы, выявил, что изменение численности раковинных амёб наблюдается после внесения нефти. Представленные на рисунке 4.6 данные показывают, что снижение численности тестаций происходит при относительно небольших концентрациях (10 г/кг) поллютанта.

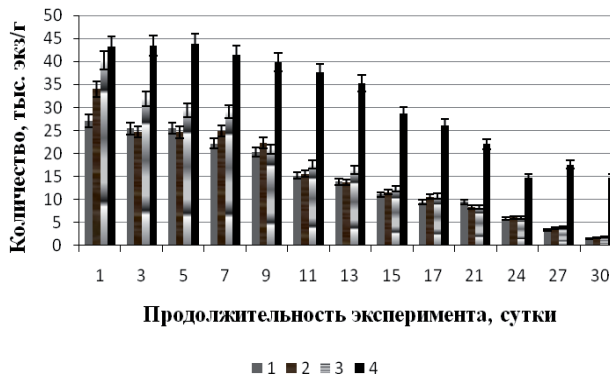


Рисунок 4.6. Изменение численности раковинных амёб в зависимости от дозы внесения нефти: 1 – при концентрации 10 г нефти на кг почвы, 2 – 20 г нефти на кг почвы, 3 – 30 г нефти на кг почвы, 4 – контроль.

Анализируя данные, представленные на рисунке 4.6, следует заметить, что увеличение концентрации нефтезагрязнений коррелирует с уменьшением численности раковинных амёб. Наибольшая гибель тестаций наблюдается в первые трое суток, что свидетельствует о прямом токсическом действии нефти, особенно легких фракций. Влияние нефти заключается в изменении свойств почвы и в химической токсичности. Ароматические углеводороды, находясь в почвах, оказывают наркотическое и токсическое действие на живые организмы. Легкая фракция нефти мигрирует по почвенному профилю, расширяя ареал первоначального загрязнения. Твёрдый парафин, содержащийся в нефти, плохо разрушается, окисляется на воздухе и способен надолго запечатать поры почвенного покрова, лишив почву свободного влаго- и воздухообмена. Особых органелл дыхания у простейших нет, и они поглощают кислород через клеточную мембрану (Шарова, 2000). Преобладающее большинство свободноживущих протистов – аэробы, имеющие митохондрии, распро-

странены в широком диапазоне вариаций содержания кислорода в морях, пресноводных и почвенных биотопах (Бейер и др., 2000). У многих протистов, обитающих в анаэробных условиях, обнаружены особые органеллы энергетического метаболизма – гидрогеносомы. Гидрогеносомы содержат ферменты, окисляющие пировиноградную кислоту с образованием АТФ. В реакциях, где конечным акцептором электронов служат протоны, образуется молекулярный водород (Заварзин, 2004). Благодаря наличию специальных органелл – гидрогеносом, раковинные амёбы заселяют субстраты с самым разнообразным режимом аэрации.

Анализ данных, полученных в лабораторных условиях, позволил выделить четыре стадии адаптации сообщества раковинных амёб в зависимости от длительности влияния при разных дозах нефтяного поллютанта. 1. Стадия резистентности. 2. Стадия уменьшения численности и снижения видового разнообразия. 3. Депрессивная стадия вымирания простейших. 4. Восстановительная.

В первой стадии адаптации сообществ раковинных амёб наблюдается снижение видового разнообразия, которое происходит при концентрации нефти 30 г/кг за счет исчезновения следующих видов: *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При концентрации нефти 10 и 20 г/кг почвы количество видов составляет 18 видов, что соответствует количеству видов в контроле. Во второй стадии адаптации при концентрации нефти 20 г/кг снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб происходит за счет исчезновения *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При увеличении концентрации до 30 г/кг к элиминирующим видам добавляются *Centropyxis elongate*, *Nebela tubulosa*, *Euglypha ciliata*. При концентрации нефти 10 г/кг почвы число видов не изменяется. Снижение видового разнообразия сообщества раковинных амёб на третьей стадии адаптации наблюдается при концентрации нефти 20 и 30 г/кг почвы. Так, при концентрации 20 г/кг элиминируются виды: *Arcella catinus*, *Heleopera sylvatica*, *Nebela tubulosa*, *Euglypha ciliata*, *Assulina muscorum* и *Trinema complanatum*. При увеличении концентрации до 30 г/кг вымирают и *Centropyxis elongate*, *Cyclopyxis kahli*, *Plagiopyxis penardi*, *Corytion dubium*. При концентрации нефти 10 г/кг почвы количество видов не изменяется.

4.3. Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб суходольного луга.

Исследования проводились в Томском районе Томской области в подтаежной зоне Западной Сибири. В производственных условиях трудно установить концентрацию и точное время нефтезагрязнения, экспериментальные данные, полученные в лабораторных условиях, частично воспроизводят природную среду. Для оценки влияния различных доз нефти на раковинных амёб в естественном биоценозе заложены модельные площадки по 1 м² с дозированным одноразовым внесением нефти: 10, 20, 50, 100, 200 г/кг. Каждый вариант опыта представлен в 3-х кратной повторности. В качестве контрольных площадок использовались незагрязнённые участки.

Отбор проб осуществляли еженедельно в период с 25.06. по 30.09 в пяти точках на каждом участке суходольного луга, на участках влажного луга: с 25.06 по 30.09. Пробы брали в поверхностном горизонте на глубине 0-10 см. Отбор проб осуществляли случайным образом; 15 и 20 июня были взяты пробы для оценки численности раковинных амёб до внесения поллютанта. Нефть вносили 25.06 на участки суходольного и влажного луга. В связи с отсутствием данных по весенне-летне-осенней динамике численности раковинных амёб проведён анализ по-

лученных результатов в контексте сезонной изменчивости. Среднестатистические данные представленные на рис. 4.7 и 4.8 , свидетельствуют о том, что максимальная численность тестаций наблюдается в августе и сентябре. В осенний период происходит активация процессов гумусообразования, увеличение осадков, растворенных веществ. Гумификация опада происходит медленно, перемешивания органических и неорганических веществ не происходит, аккумуляция преобладает над минерализацией, на поверхности накапливается подстилка из полуразложившихся грубоволокнистых растительных масс. В этих условиях тестации преодолевают конкуренцию со стороны других групп простейших и образуют популяции за счет бактериальной флоры на активно разлагающемся листовом опаде. Изучению сезонной динамики структуры сообществ сфагнобионтных раковинных амёб посвящены немногочисленные работы (Heal, 1964). На примере трех наиболее массовых видов в сфагновых биотопах центральной и южной части Великобритании (*Amphitrema flavum*, *Hyalosphenia papilio*, *Nebela tincta sensu lato*) учёный проследил изменения численности и активности тестаций в течение года. Наибольшая численность наблюдалась в летний период. Зимой численность корневожек уменьшалась, что автор связывает с понижением температуры.

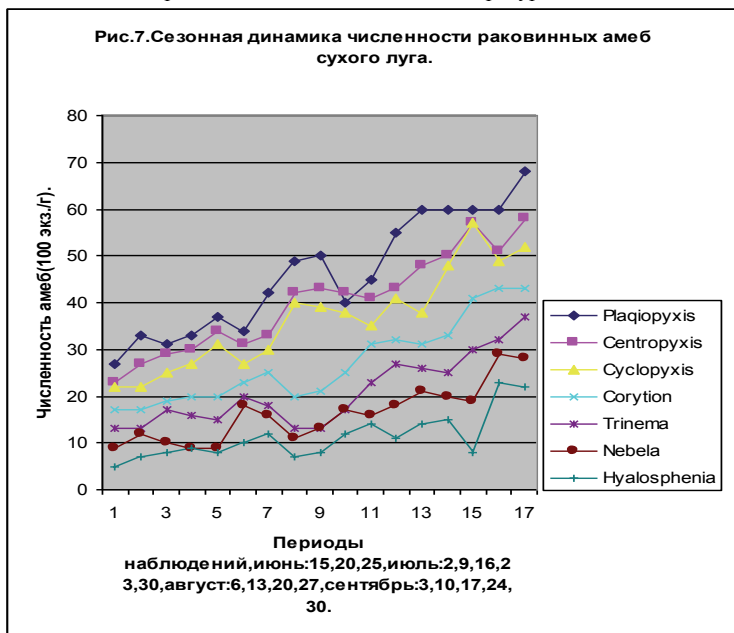


Рисунок 4.7. Сезонная динамика сообщества раковинных амёб в почвах суходольного луга.

В наших исследованиях на примере сообществ раковинных амёб суходольного луга показано, что в течение летне-осеннего периода трёхлетних наблюдений происходят изменения структуры сообщества (рис. 4.7). Сообщества в зависимости от численности доминирующих популяций расслаиваются по родам. Вероятно, наблюдаемая дифференциация пропорциональна доступным ресурсам питания. Расслоение наиболее выражено в осенний период. Двухкамерные амёбы *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* доминируют над численностью однокамерных тестаций. Сезонная динамика носит явно выраженный колебательный характер.

Колебания численности двухкамерных и однокамерных амёб находятся в противофазе, что указывает на конкурентные трофические взаимоотношения между двумя группами простейших в сообществе.

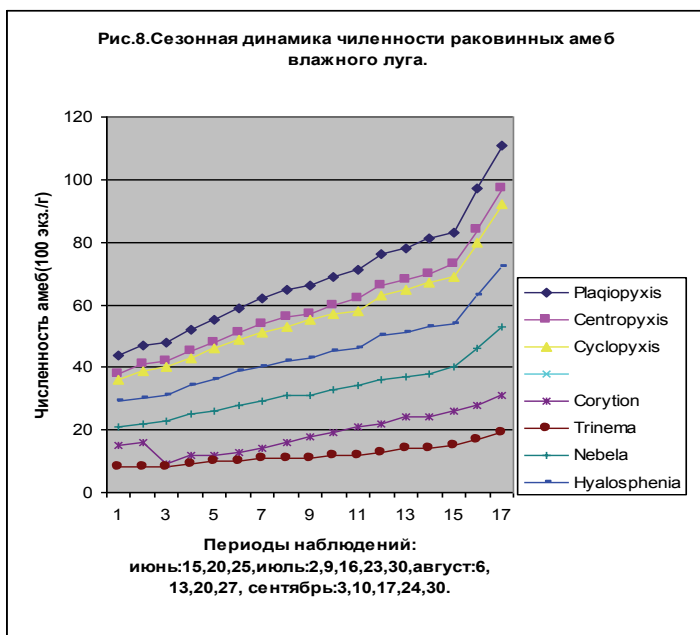


Рисунок 4.8. Сезонная динамика сообществ раковинных амёб в почвах влажного луга.

Анализ среднестатистических данных сезонной динамики численности сообществ раковинных амёб влажного луга Рис.4.8 выявил равномерное увеличение численности исследуемых родов в осенний период. Наблюдается расслоение численности сообществ по родам. Численность родов двухкамерных амёб доминирует над численностью родов однокамерных амёб в течение всего периода наблюдения. У однокамерных амёб наблюдаются изменения доминантности родов в условиях влажного луга по отношению к условиям сухого луга. Численность рода *Hyalosphenia* доминирует в сезонных показателях влажного луга, структура родов двухкамерных амёб остаётся без изменений. Сезонные колебания не выражены, динамики носят монотонный характер, относительно сезонных динамик численности сообществ суходольного луга. Следовательно, биотопические условия среды, в частности влажность, оказывают существенное влияние на колебания численности, структуру сообществ и изменяют соотношения доминантных и рецессивных групп. Необходимо отметить доминирование численности двухкамерных амёб, характеризующихся повышенной выживаемостью в весенне-осенний период.

Исследования по хроническому влиянию нефтешагрязнений на сообщества раковинных амёб проводились в биотопах суходольного и влажного луга. Среднестатистические изменения общей численности тестаций в почвах суходольного луга представлены на рис.4.9 и 4.10.

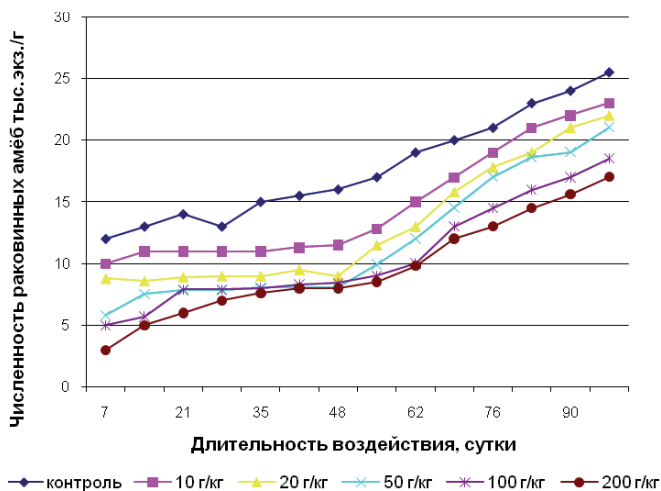


Рисунок 4.9. Динамика общей численности раковинных амёб при нефтезагрязнениях в почвах суходольного луга.

Анализ полученных результатов свидетельствует о снижении общей численности амёб в зависимости от концентрации внесённой нефти. Наиболее выраженные изменения наблюдаются в диапазоне концентраций 50 г/кг-200 г/кг. В первую неделю после внесения нефти происходит значительная элиминация тестатий, что вероятно связано с шоковой реакцией сообщества амёб на новый негативный фактор. Снижение численности к 48 суткам нефтезагрязнений происходит на фоне сезонного подъёма количества особей на контрольном участке и возможно определяется адаптивными изменениями в структуре сообществ. Необходимо отметить, что после переходного периода 41-48 сутки происходит восстановление сезонной динамики численности раковинных амёб, но на более низком уровне.

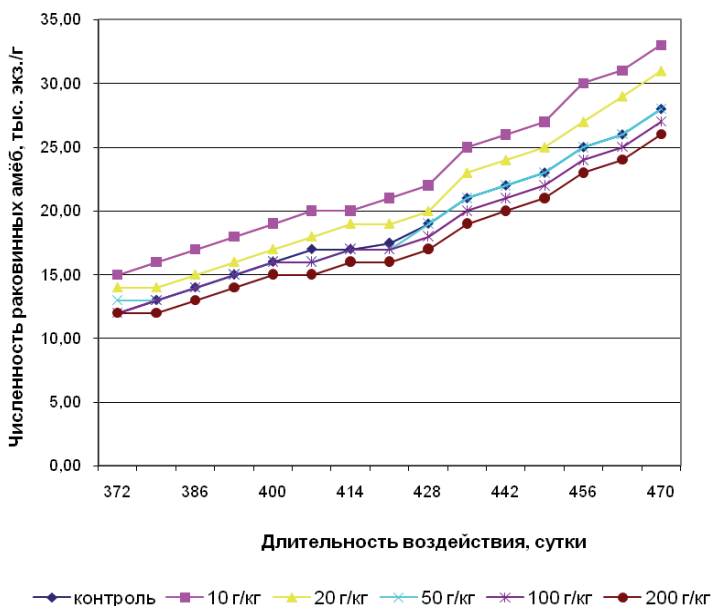


Рисунок 4.10. Динамика восстановления общей численности раковинных амёб на нефтезагрязнённых участках сухоходольного луга.

Рассматривая восстановительный период летне - осеннего сезона следующего года (рис.4.10) необходимо отметить хорошую синхронизацию сезонных динамик общей численности амёб на опытных и контрольных участках. Общая численность амёб на нефтезагрязнённых участках с первоначальной концентрацией нефти 10 г/кг и 20 г/кг превышает контрольный уровень, что свидетельствует о повышенной микробиологической активности на нефтезагрязнённых участках. При уровне первоначальной концентрации нефти равной 50 г/кг количество тестаций не отличается от контрольных значений численности. Снижение динамической численности тестаций характерно при 100 г/кг и 200 г/кг нефти на опытных участках. По данным Н.П. Ильина (1982) в средней тайге через год после нефтезагрязнений осталось 35% от внесенного углерода нефти, в южной тайге через 3 месяца – 32%, через 15 месяцев – 24%. Снижение концентрации происходит не за счет процесса деградации, но в результате рассеивания и механического переноса нефти в сопряженные элементы ландшафта. При сравнительном анализе контрольного участка и участков, загрязненных нефтью концентрацией 10 и 20 г/кг через год после загрязнений, наблюдается увеличение численности раковинных амёб по сравнению с контролем. Увеличение численности раковинных амёб в восстановительный период объясняется стимулирующим воздействием нефти в низких концентрациях на углеводородоокисляющие микроорганизмы. Нефть является энергетическим субстратом для большой группы органотрофных микроорга-

низмов, служащих источником пищи для почвенных беспозночных (Исмаилов, 1983; Ильин и др., 1982).

Таблица 4.6

Остаточная концентрация нефти на экспериментальных участках в почвах суходольного луга.

Вносимая доза, кг/м ²	Остаточная концентрация нефти, г/кг			
	5-й день	30-й день	60-й день	90-й день
1	4.27 ± 1.09	0.87 ± 0.24	0.62 ± 0.16	0.38 ± 0.09
2.5	10.78 ± 2.69	5.1 ± 1.27	3.72 ± 0.93	2.33 ± 0.58
5	19.42 ± 4.85	10.65 ± 2.91	7.76 ± 2.06	4.87 ± 1.21
10	31.64 ± 7.91	20.4 ± 5.1	12.89 ± 3.57	10.17 ± 2.04
15	51.68 ± 10.6	38.41 ± 8.6	26.69 ± 6.17	14.98 ± 3.74

Таблица 4.7. Видовой состав раковинных амёб в почвах суходольного луга при нефтизагрязнениях.

Виды раковинных амёб	Первоначальная концентрация нефти (г/кг).											
	7 сутки					60 сутки						
	0	10	20	50	100	200(г/кг)	0	10	20	50(г/кг)	100	200
<i>Arcella catinus</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Centropyxis aerophila</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. elongata</i>	+	+	+	+			+	+	+	+	+	
<i>Cyclopyxis eurystoma v. parvula</i>	+	+	+	+			+	+	+	+		
<i>C. kahli</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plagiopyxis penardi</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>P. declivis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heleopera petricola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. sylvatica</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Hyalosphenia elegans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. papilio</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Nebela collaris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N.tubulosa</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Euglypha laevis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. compressa</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>E. ciliata</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>Assulina muscorum</i>	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Trinema lineare v. mimuskula</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	+
<i>T. lineare</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>T. penardi</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	+

<i>T.complanatum</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>Corytion dubium</i>	+	+	+				+	+	+	+	+	
<i>C. orbicularis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Анализ данных, представленных в таблице 4.7, позволяет заметить увеличение видового разнообразия раковинных амёб в 60 сутки после внесения нефти по сравнению с 7 сутками. При концентрации 50 г/кг на 7-е сутки видовое разнообразие раковинных амёб представлено 12 видами, тогда как на 60-е сутки – 23 видами. При концентрации 100 г/кг на 7-е сутки наблюдается 10 видов, на 60-е сутки – 17 видов, при концентрации 200 г/кг – 8 и 12 видов соответственно. Наблюдаемая зависимость обусловлена снижением остаточной концентрации нефтезагрязнений и дифференцированной видовой адаптацией популяций тестаций. При концентрации нефти 10 и 20 г/кг в почве количество видов составляет 23, что соответствует количеству видов в контроле. Рассматривая данные, представленные в таблице 4.7, можно отметить, что в загрязненной почве на 7 и 60 сутки преобладали раковинные амёбы родов *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*. Следовательно, можно считать, что раковинные амёбы с двухкамерным строением: *Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis* устойчивы к нефтезагрязнениям. Раковинные амёбы родов *Corytion*, *Trinema*, *Arcella* менее устойчивы к нефтезагрязнениям. Устойчивость трех основных родов (*Plagiopyxis*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*), вероятно, связана со строением раковинки, наличием второй камеры, которая повышает устойчивость амёб при адаптации в загрязнённых условиях.

Динамика изменений численности устойчивых к влиянию нефти амёб представлена на рис.4.11 и свидетельствует о развитии трёх этапов адаптации: резистентности в 7,14 сутки, депрессии в 28, 62 и восстановления численности в 97-470 сутки нефтезагрязнений. Следовательно, селекция устойчивых к нефти популяций при исследуемом уровне загрязнённости происходит в течение 60-70 суток за период генерации 10-20 поколений амёб.

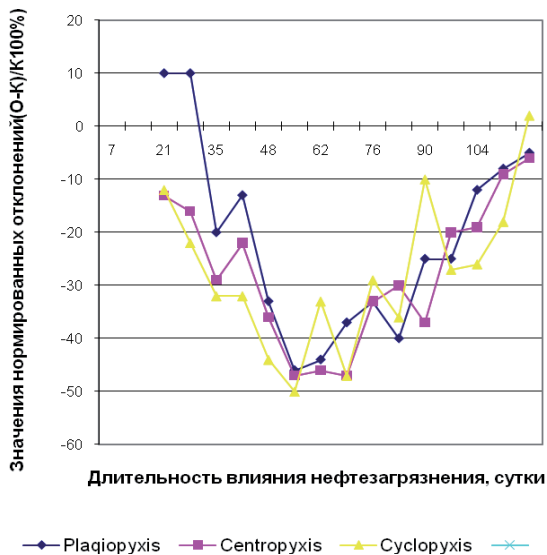


Рисунок 4.11. Изменение численности двухкамерных раковинных амёб на участках суходольного луга, загрязненных нефтью концентрацией 20 г/кг.

Необходимо отметить колебательный характер популяционной адаптации анализируемых групп тестаций. Повышение концентрации нефти до 100 г/кг (рис.4.12) приводит к доминированию депрессионной фазы адаптации в течение первых 76 суток с последующим восстановительным этапом. Амплитуда колебаний численности увеличивается и разнонаправлена в первые недели после внесения нефти, что характеризует изменение структуры сообществ и перестроенные процессы у различных представителей родов амёб. Отмечается десинхронизация колебаний в сезонных динамиках численности различных родов амёб, которая стабилизируется в начальный период восстановительного процесса.



Рисунок 4.12. Изменения показателей численности двукамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях 100 г/кг на суходольном лугу.

Влияние нефти в концентрации 200г/кг (рис.4.13) приводит к значительному снижению численности исследуемых представителей раковинных амёб в первые 28 суток. Депрессивный этап сменяется повышением численности тестастей, колебательным характером с выходом на стабилизированный уровень через 97 суток.

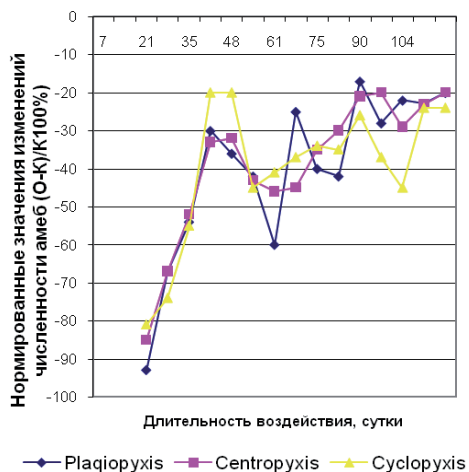


Рисунок 4.13. Изменение численного состава родов двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях 200 г/кг на участках суходольного луга.

В результате проведённых исследований по влиянию различных концентраций нефти на сообщества двухкамерных раковинных амёб суходольного луга описаны три стадии адаптации: резистентности, депрессивности и восстановления. Переходные процессы от одного типа адаптивных реакций к другому носят колебательный характер. В переходных колебательных процессах и диссинхронизациях происходит расслоение сообществ по видовой устойчивости к загрязнению и формирование новой структуры.

Следовательно, к особенностям адаптации сообществ амёб относится динамические изменения в колебательном режиме видовой структуры по степени устойчивости их к хронически действующим факторам. Происходит сокращение численности, вытеснение неустойчивых видов животных и увеличение численности адаптирующих к конкретному фактору видов. Увеличение видового разнообразия сообществ повышает вероятность выживания сообществ в изменившихся условиях среды. Необходимо различать адаптирующие и адаптированные сообщества. Устойчивость последних при относительно небольшом количестве видов выше адаптирующихся сообществ с большим видовым разнообразием в конкретных условиях среды.

Рассматривая адаптивные реакции сообществ однокамерных раковинных амёб, необходимо отметить развитие депрессивной стадии с первых суток нефтезагрязнений. Адаптивная стадия резистентности практически отсутствует, аналогично характеру изменений родов двухкамерных амёб при концентрации нефти равной 200 г/кг (Рис.4.13). Результаты влияния нефти с концентрацией 20г/кг на представителей родов однокамерных раковинных амёб представлены на рис.4.14 и позволяют заметить значительное снижение численности в течение первых 14 дней нефтезагрязнений. Переход на высокоамплитудный колебательный характер адаптации сообществ амёб характерен для всего периода наблюдений и существенно отличается от динамик численности популяций двукамерных тестаций при аналогичной концентрации.

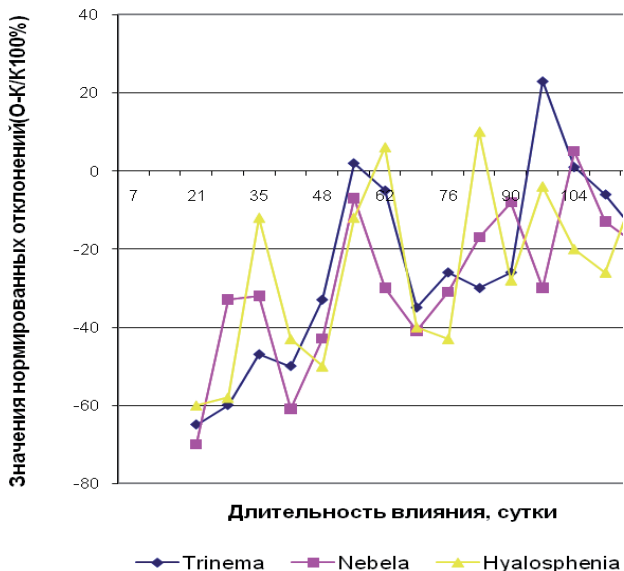


Рисунок 4.14. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях(20г/кг) в почвах суходольного луга.

Увеличение амплитуды и диссинхронизация видовых колебаний численности в сообществе амёб указывает на активные процессы отбора устойчивых популяций простейших к действующему фактору.

Внесение в почву нефти в концентрации 100г/кг (рис.4.15) приводит к углублению депрессивной стадии в течение первых 21 сутки у однокамерных амёб. Восстановление численности амёб происходит в колебательном ассинхронном режиме и частично компенсируется только к 97-104 суткам последствия. Синхронизация колебаний численности различных родов тестаций наблюдается в 90-104 сутки восстановительного периода адаптации.

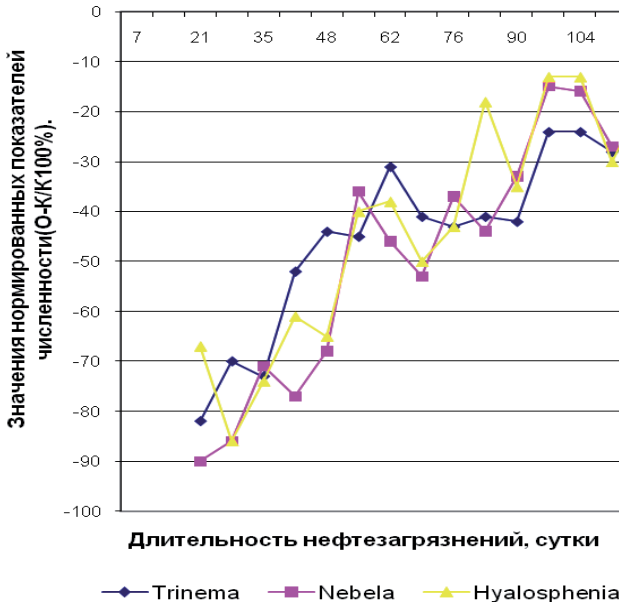


Рисунок 4.15. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнения (100г/кг) на суходольном лугу.

Аналогичное снижение численности однокамерных раковинных амёб и асинхронный колебательный процесс наблюдается при нефтезагрязнениях с концентрацией 200 г/кг (рис.4.16). Восстановление численности тестаций происходит замедленными темпами и остаётся на относительно низком уровне в 104 сутки последствия. Следовательно, устойчивость сообществ однокамерных раковинных амёб к нефтезагрязнениям ниже относительно сообществ двукамерных амёб. Что выражается в отсутствии стадии резистентности при небольших концентрациях нефти, более длительной по времени депрессионной стадии, колебательным, асинхронным характером перестроочных процессов и замедленных темпах восстановления численности популяций. Таким образом, хроническое влияние нефти приводит к дифференцированию сообществ амёб по степени их устойчивости и подразделению на три основные группы: первая вымирает (таб.4.7), вторая группа вымирает частично, третья - устойчивая, приспосабливается к условиям нефтезагрязнений. В основе устойчивости к нефтезагрязнениям лежат морфологические особенности в строении раковин тестаций, позволяющие им выживать в условиях повышенной загрязнённости окружающей среды.

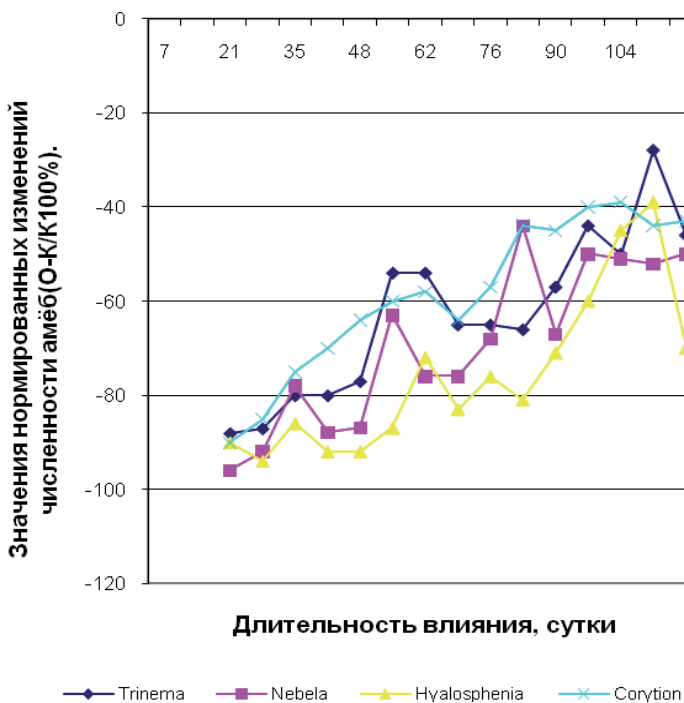


Рисунок 4. 16. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях(200г/кг) почв суходольного луга.

Необходимо отметить, что адаптации сообществ амёб к хроническому влиянию нефти происходят в колебательном режиме и диссинхронизации сезонных динамик численности видов. Наблюдаются изменения в структуре сообществ тестаций в зависимости от концентрации нефти, и существенно увеличивается период времени адаптации сообществ, определяемый по восстановлению численности в контрольных условиях.

Анализ среднестатистических изменений показателей численности тестаций летнее - осеннего периода следующего года выявил дифференцированные особенности восстановительного этапа амёб (рис.4. 17, 4.18) при начальной концентрации нефти равной 20 г/кг.

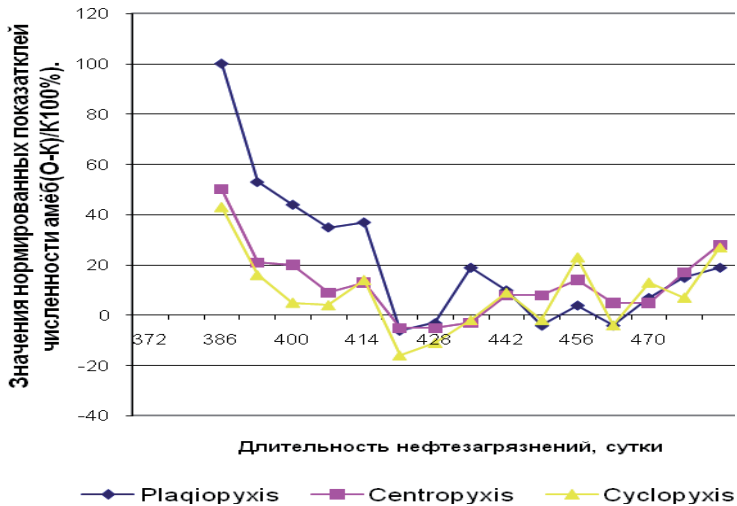


Рисунок 4.17. Изменение численности родов двукамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях(20г/кг) на суходольном лугу.

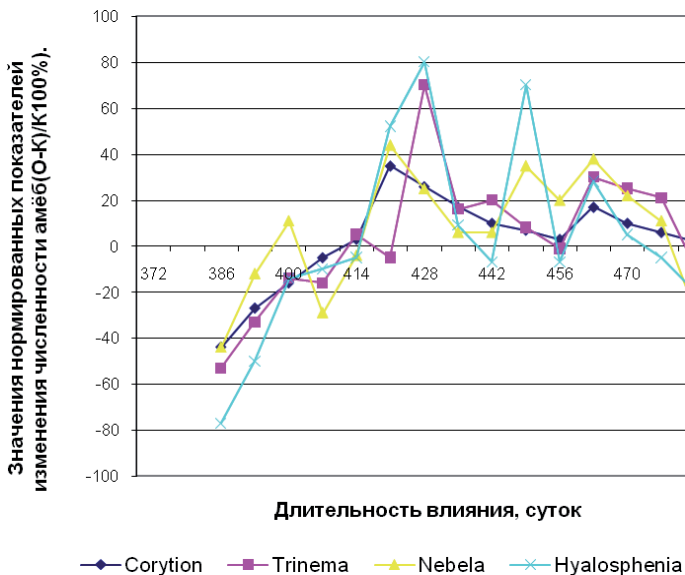


Рисунок 4.18. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (20 г/кг) суходольного луга в восстановительный период.

Для двухкамерных раковинных амёб характерен высокий уровень численности в начале лета с последующим снижением и превышением контрольных показателей в осенний период. Вероятно, в питание амёб исследуемых родов входят нефтебактерии и другие органотрофные микроорганизмы, развитие которых связано с нефтезагрязнениями. Снижение конкуренции со стороны других видов тестаций (рис.4.17) и уменьшение их численности приводит к расширению экологической ниши. Несомненно, что конкуренция за пищевые ресурсы достаточно хорошо прослеживается при сравнении восстановительных динамик численности двух групп тестаций. Менее устойчивые к влиянию нефти однокамерные амёбы находятся на низком уровне численности в начале лета, активно размножаются в середине лета и в осенний период наблюдений их количество вновь снижается (Рис.4.18). Диаметрально противоположный характер восстановительного процесса наблюдается для двухкамерных раковинных амёб. Высокий уровень численности в начале лета, снижение с последующим повышением.

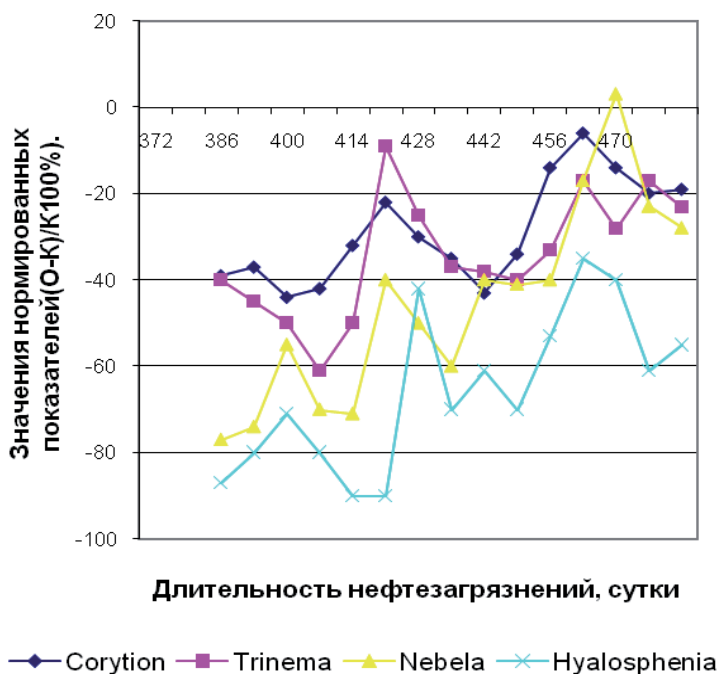


Рисунок 4.19. Изменения численности однокамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях(200 г/кг) почв суходольного луга .

Восстановление численности однокамерных раковинных амёб через год при внесении однократной дозы нефти равной 200 г/кг (рис.4.19) происходит замедленными темпами в колебательном режиме и не достигает контрольных значений к концу 470 суток последствий. В пределах группы наблюдается дифференциация по степени устойчивости к нефтезагрязнениям. В большей степени депрессивное состояние численности амёб характерно для Hyalosphenia и Nebela. Необходимо отметить, что в депрессивный период колебания численности различных

родов амёб десинхронизированны, в восстановительный период наблюдается синхронизация сезонных колебаний численности простейших.

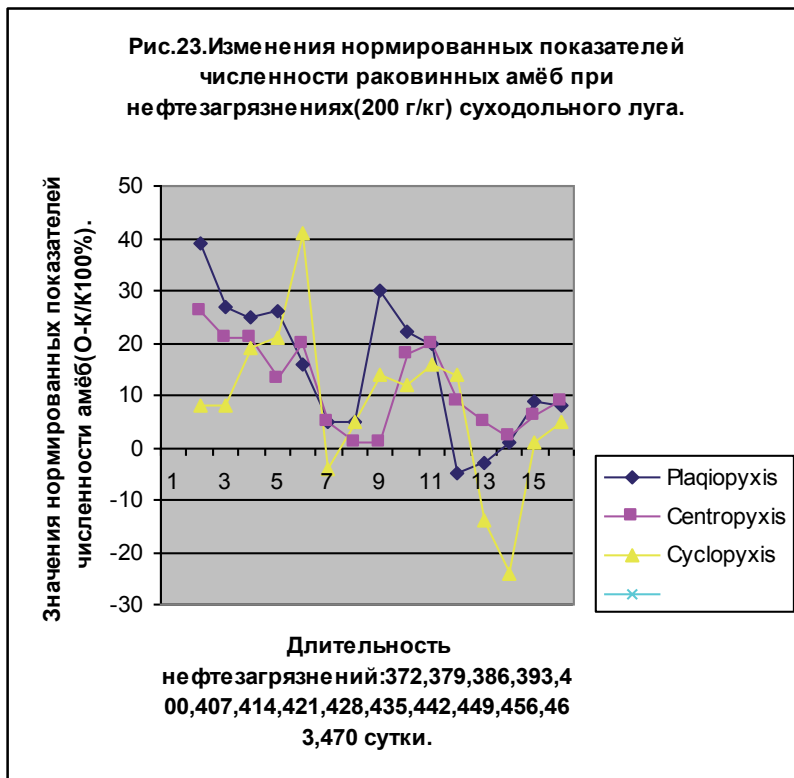


Рисунок 4.20. Изменения численности двухкамерных раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях(200 г/кг) почв суходольного луга.

Восстановительный период представителей родов двухкамерных амёб при внесении нефти (200г/кг) приводит к значительному повышению численности в начальный летний период (рис.4.20) и постепенному снижению в течение летнего сезона. Представители двухкамерных амёб адаптировались к высоким концентрациям нефти, расширили свою кормовую базу и увеличили численность в восстановительный период. Необходимо отметить синхронизацию колебательных процессов численности амёб, которые существенно зависят от конкретных представителей. Следовательно, двухкамерные тестации доминируют в сообществе амёб с аналогичной концентрацией нефтезагрязнений, эффективно используют изменённый пищевой субстрат и формируются новые конкурентные взаимоотношения.

В качестве наглядной иллюстрации расслоения сообществ раковинных амёб можно рассмотреть изменения численности при различных загрязнениях нефти представителей двух родов тестаций *Plagiopyxis* и *Hyalosphenia* (рис.4.21). Анализ

представленных зависимостей позволяет выделить этапы дифференциации сообществ в зависимости от начальной концентрации нефтезагрязнений: общая экологическая ниша с ресурсом питания и сезонным смещением пиков численности (20 г/кг), смещение экологических ниш по времени. Пики численности двух групп разнонаправлены с явно выраженной отрицательной корреляционной зависимостью (100г/кг); разделение по уровням на доминантные и рецессивные (200 г/кг) группы простейших.

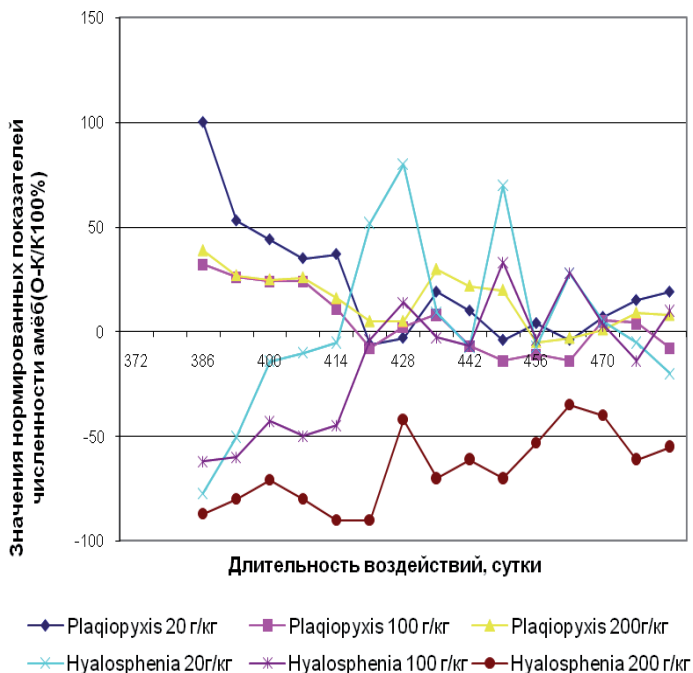


Рисунок 4.21. Изменение показателей численности представителей двух групп ракообразных амёб: родов *Plagiopyxis* и *Hyalosphenia* при различных концентрациях нефти в восстановительный период на участках суходольного луга.

Таким образом, на основании проведённых исследований по хроническому влиянию нефтезагрязнений на сообщества ракообразных амёб можно выделить закономерности адаптации сообществ простейших к хроническим факторам. Существуют несколько адаптивных последовательностей в изменении структуры и численности сообществ. Первый этап: снижение количества особей сообществ, увеличение амплитуды и частоты колебаний численности видов. Второй период характеризуется: вымиранием, цистированием неустойчивых видов простейших, временными смещениями и диссинхронизацией сезонных динамик. Третий этап: частичное восстановление численности тестаций, появление антикорреляционных зависимостей в колебательном режиме сезонных динамик численности групп сообществ. Четвёртый этап: восстановление численности выживших видов сообществ, дифференциация уровней численности амёб: на доминантные, субдоминантные, рецессивные и т.д. Пятый этап: повышение численности выживших

видов, установлении новой иерархии видов и синхронизация колебаний сезонной динамики составляющих видов сообщества. Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим и при снижении интенсивности действующих факторов способен к восстановлению.

К особенностям адаптаций сообществ животных к хроническим факторам можно отнести развитие, усиление колебаний численности и диссинхронизацию колебательных динамик внутри сообществ. Адаптации сообществ к хроническим факторам, как и физиологические адаптации осуществляются в колебательном режиме, начинаются и заканчиваются колебательными процессами численности при реализации новой структуры сообществ. В основе колебательных процессов лежит борьба за питание и степень устойчивости видов сообщества к воздействию факторам.

Колебательные процессы адаптивных реакций при хроническом действии факторов происходит в результате рассогласования подсистемных уровней, обладающих различной степенью устойчивости. В основе колебаний лежат динамические процессы оптимизации устойчивых состояний при действии факторов. Осуществляется подстройка и отбор каждой из подсистем к новым условиям.

4.4. Влияние нефтезагрязнений на раковинных амёб влажного луга

Динамики изменений численности двухкамерных раковинных амёб в почвах влажного луга при действии нефти с концентрацией (20 г/кг), представленные на рис.4.22, свидетельствует о значительном снижении численности амёб в течение первых 21 суток нефтезагрязнений. Последующее повышение численности простейших происходит в колебательном режиме и остаётся на более низком уровне по отношению к контрольной группе. Необходимо отметить отсутствие периода резистентности характерного для амёб сухоходольного луга при аналогичном уровне нефтезагрязнений, что указывает на более выраженный негативный эффект влияния нефти в условиях повышенной влажности.

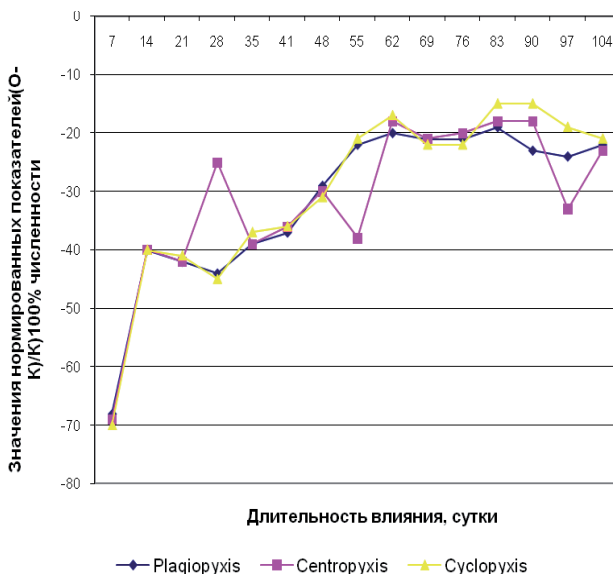


Рис. 4.22. Изменение численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (20г/кг) почв влажного луга.

Повышение уровня нефтезагрязнений почв влажного луга до 200 г/кг (рис.4. 23) приводит к более выраженной депрессивной стадии. Что выражается в снижении численности амёб, нивелировании колебательных процессов и незначительном расслоении сезонных динамик. Влияние нефти в условиях повышенной влажности почв приводит к плёночному поверхностному растеканию и снижению в почве кислорода. Снижение почвенной концентрации кислорода является доминирующим фактором уменьшения численности аэробов и несущественно зависит от исходной концентрации нефти, достаточной для образования тонкой нефтяной плёнки. Токсические последствия первичных нефтезагрязнений отходят на второй план и не проявляются в дифференцированной изменчивости численности тестаций в зависимости от их морфологических особенностей, что характерно для аналогичных загрязнений почв суходольного луга.



Рис. 4.23. Изменения численности двухкамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (200г/кг) почв влажного луга.

Анализ представленных среднестатистических данных изменений численности однокамерных раковинных амёб (рис.4.24) при 20 г/кг нефтезагрязнений, позволяет заметить более выраженный депрессивный период в первые 7 суток и колебательный характер относительного восстановления численности. Восстановление численности сообществ амёб начинается с 14 суток последствия и не достигает контрольного уровня в течение всего периода наблюдений, аналогично изменениям численности двухкамерных амёб (Рис.4.22).

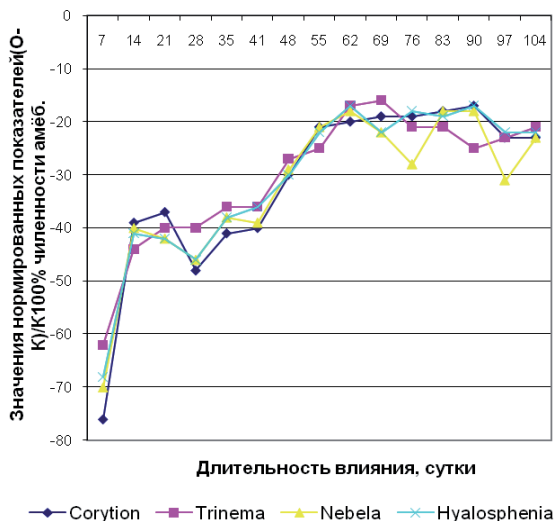


Рисунок 4.24. Изменение численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (20г/кг) влажного луга.

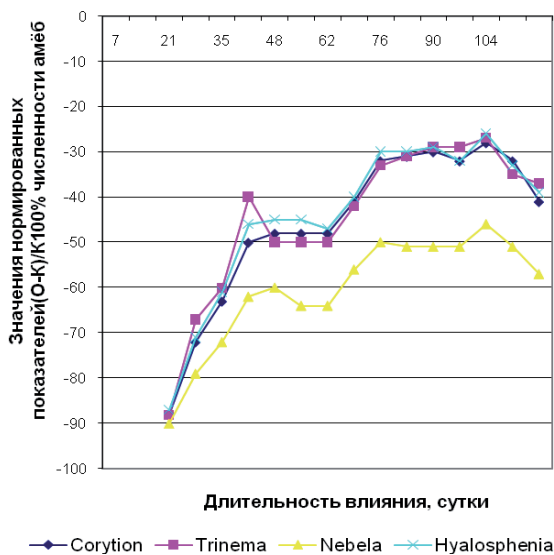


Рисунок 4.25. Изменения численности однокамерных раковинных амёб при нефтезагрязнениях (200г/кг) почв влажного луга.

Увеличение вносимой концентрации нефти до 200 г/кг (рис.25) приводит к снижению численности тестаций на 90%, замедленной динамике восстановления численности их и не выраженными колебательными процессами. Необходимо

также отметить более выраженные негативные процессы действия нефтезагрязнений характерные для представителей рода *Nebela*.



Рисунок 4.26. Изменения численности раковинных амёб в восстановительный период при нефтезагрязнениях(20 г/кг) почв влажного луга.

Представленные на рис. 4.26 данные по изменению численности тестаций в восстановительный период через год в почвах влажного луга выявили повышение численности относительно контрольных групп на 8-12% и десинхронизированный колебательный характер сезонных динамик. Колебания численности двухкамерных раковинных амёб соответствуют численности однокамерных амёб. Морфологические особенности в строении раковин тестаций не отражаются на адаптациях простейших в условиях повышенной влажности. Не наблюдаются характерные сезонные изменения численности амёб, динамика которых в большей степени зависит от эффективности питания и концентрации растворённого кислорода. Аналогичный характер динамики численности отмечается и при увеличении вносимой дозы нефти до 200г/кг (рис.4. 27). Следовательно, низкий уровень численности тестаций независимый от их морфологических особенностей относительно аналогичной ситуации в почвах суходольного луга объясняется недостаточным количеством растворённого кислорода и ограниченностью кормовой базы.

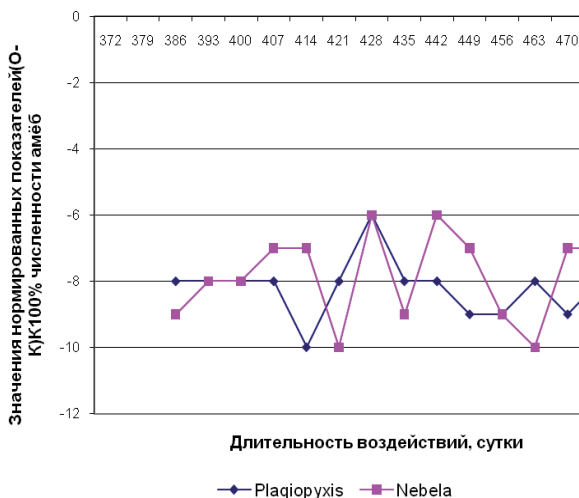


Рисунок 4.27. Изменение численности раковинных амёб влажного луга при нефтезагрязнениях (200 г/кг).

Таким образом, проведённые исследования по влиянию различных концентраций нефтезагрязнений влажного луга на численность раковинных амёб выявили дифференцированную устойчивость различных видов тестаций. Для выживших видов амёб характерно не дифференцированное снижение численности, обусловленное в главной степени уменьшением концентрации кислорода в почве. Восстановительный период в анаэробных условиях негативно отражается на развитии различных групп микроорганизмов, что приводит к относительно невысокому уровню численности и раковинных амёб. Нефтезагрязнения почв влажного луга в диапазоне концентраций: 20г/кг-200г/кг изменяют структуру сообществ раковинных амёб. При действии нефти происходит значительное снижение численности тестаций с последующим периодом восстановления. Повышенные концентрации нефти оказывают влияние на длительность восстановительного периода простейших. В условиях влажного луга снижение растворенного кислорода при распространении нефтяной эмульсии рассматривается в качестве доминирующего фактора, приводящего к снижению численности раковинных амёб независимо от их морфологического строения.

4.5. Результаты полевых исследований по влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб

В производственных условиях на одном из нефтедобывающих районов Томской области, Советском месторождении взяты пробы на нефтезагрязненных более двадцати лет участках. Изменения численности почвенных простейших в зависимости от остаточной концентрации нефти в заболоченных участках торфяных почв на Советском месторождении представлены в таблице 4.8.

Таблица 4.8

Изменение численности и видового разнообразия раковинных амёб в зависимости от остаточной концентрации нефти в почве.

Концентрация нефти в почве, г/кг	Численность раковинных амёб(экз/г).	Количество видов раковинных амёб
Контроль	12000 ± 200	20
5 ± 2	6325 ± 150	10
15.4 ± 6	3750 ± 175	6
35 ± 7	2000 ± 90	4
174 ± 11	625 ± 90	2

Анализ данных, представленных в таблице 4.8, позволяет выявить численность раковинных амёб и видовое разнообразие адаптированных к нефтезагрязнениям тестаций в верхнем 10 см слое почвы. Так, при концентрации 174 г/кг нефтепродуктов в почвенном слое, количество раковинных амёб составляет 625 ± 90 экз/г. Снижение концентрации нефтепродуктов до $15,4 \pm 6$ г/кг, приводит к значительному повышению численности раковинных амёб до 3750 ± 175 экз/г. При концентрации нефтепродуктов, равной 5 г/кг, количество раковинных амёб составляет 6325 ± 150 . На обследуемых участках было выявлено 20 видов и сортов раковинных амёб, относящихся к 13 родам и 7 семействам (таблица 4.9).

Таблица 4.9

Встречаемость видов раковинных амёб на заболоченных участках торфяных почв Советского нефтяного месторождения.

Виды раковинных амёб	Остаточная концентрация нефти, г/кг					Морфотипы
	0	5	15	28	174	
<i>Arcella discoides</i> Ehrenberg 1840	+	+	+			Уд*
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg 1832	+					Уд
<i>A. artocrea</i> Leidy 1879	+					Уд
<i>Centropyxis orbicularis</i> Deflandre 1929	+	+	+	+	+	Плк*
<i>C. elongata</i> Deflandre 1929	+					Плк
<i>Cyclopyxis eurystoma</i> Deflandre 1929	+	+	+	+		Ц*
<i>Trigonopyxis arcula</i> Leidy 1879	+	+				Ц
<i>Heleopera petricola</i> Leidy 1879	+	+	+	+	+	Акс*
<i>Nebela dentistoma</i> Penard 1890	+					Акс
<i>Assulina muscorum</i> Greeff 1888	+	+	+			Акс
<i>A. seminulum</i> Leidy 1848	+					Акс
<i>Euglypha laevis</i> Perty 1849	+	+	+	+		Акс
<i>Placocista spinosa</i> Carter 1865	+					Акс
<i>P. lens</i> Penard 1899	+					Акс
<i>Corythion orbicularis</i> Iudina 1996	+	+				Плк
<i>C. delamarei</i> Bonnet, Thomas 1960	+					Плк
<i>Amphitrema flatum</i> Archer 1877	+	+				Ам*
<i>Trinema lineare</i> v. <i>minuskula</i> Chardez 1971	+	+				Плк

<i>T. penardi</i> Thomas, Chardez 1958	+					Плк
<i>Phryganella hemisphaerica</i> Penard 1902	+					Ц

Примечания: Уд – уплощенно-дисковидный морфотип; Плк – плагиостомный с козырьком; Ц – центrostомный; Акс – акростомный сжатый; Ам – амфистомный.

Основную массу обнаруженных видов тестаций, сообщества которых в течение двадцати лет адаптировались в нефтезагрязнённых торфяных почвах, составляют представители семейств *Centropyxidae*, *Euglyphidae* и *Trinematidae*. Раковинки обнаруженных видов относятся к 5 морфологическим типам (таблица 4.9), что свидетельствует об их значительном разнообразии. Больше 80% составляют акростомные (Акс) и плагиостомные (Плк) формы. Анализ данных, представленных в таблице 4.9, позволяет выявить зависимость увеличения видового разнообразия раковинных амёб с уменьшением концентрации нефтепродуктов. Так, при концентрации 174 г/кг нефтепродуктов в почвенном слое, видовое разнообразие раковинных амёб представлено всего двумя, наиболее распространёнными и устойчивыми к загрязнению видами: *Heleopera petricola*, *Centropyxis orbicularis*. Снижение концентрации нефтепродуктов в результате проведенных рекультивационных работ ($17,4 \pm 6$ г/кг), приводит к увеличению видового разнообразия. К ранее перечисленным видам добавляются *Arcella discoides*, *Assulina muscorum*, *Cyclopyxis eurystoma* и *Euglypha laevis*. При концентрации нефтепродуктов, равной 5 г/кг число видов увеличивается до десяти и включает *Amphitrema*, *Arcella discoides*, *Assulina muscorum*, *Corythion dubium*, *Centropyxis orbicularis*, *Cyclopyxis eurystoma*, *Heleopera petricola*, *Trigonopyxis arcula*, *Euglypha laevis*, *Trinema lineare*. Увеличение общего количества раковинных амёб, сопровождается повышением видового разнообразия характерного для представителей исследованного типа почв. На контрольном участке, численность сообществ составила 12000 ± 200 экз. с соответствующим увеличением видового разнообразия раковинных амёб. Необходимо отметить, что снижение концентрации нефтепродуктов в почве сопровождается и появлением представителей класса нематод и инфузур.

Следовательно, хронические нефтезагрязнения почв приводят к системным изменениям в сообществах раковинных амёб в зависимости от концентрации и длительности влияния. В зависимости от длительности влияния нефти рассматриваются четыре основные стадии развития адаптаций сообществ тестаций.

1. Стадия резистентности в течение первых шести суток, в течение которых сохраняется исходный уровень численности амёб.
2. Стадия снижения численности и видового разнообразия сообществ, которая наблюдается в течение последующих восьми суток и осуществляется в колебательном режиме.
3. Депрессивная стадия цистирования и вымирания, при которой происходит подавление развития, размножения, значительное снижение численности и видового разнообразия простейших.
4. Восстановительная стадия характеризуется повышением численности и видового разнообразия адаптированных к нефтезагрязнениям тестаций пропорционально деградации нефтезагрязнений, происходит в колебательном режиме.

Устойчивость амёб и их выживаемость существенно зависят от их морфологических особенностей: наличия двойной камеры в строении раковин. Виды двухкамерных амёб характеризуются повышенной относительно однокамерных тестаций выживаемостью, и способностью к более быстрому восстановлению своей численности.

В результате проведённых исследований по хроническому влиянию нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб можно выделить основные про-

цессы в изменении структуры и численности элементов сообществ животных.

Первый процесс характеризуется увеличением амплитуды и частоты колебаний сезонных динамик численности видов сообществ. Второй - временным смещением и диссинхронизацией сезонных динамик численности родов рако-винных амёб. Третий - развитием аperiodических зависимостей в колебательных процессах сезонных динамик численности видовых групп сообществ. Дифференциация уровней численности на доминантные, субдоминантные, депрессивные и вымирающие виды. Вымирание неадаптированных групп и построение новой структуры сообществ. Четвёртый-восстановительный: повышение численности выживших видов, синхронизация колебаний сезонных динамик численности составляющих видов сообществ и восстановление или построение новой структуры сообществ. Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим и при уменьшении действующих факторов способен к восстановлению.

Для сообществ характерно динамическое состояние численности входящих в него видов животных, которые формируют иерархическую систему, определяемую ресурсом питания и прессом хищников. Входящие в сообщество виды характеризуются различной устойчивостью к действию различных факторов. Под влиянием хронических факторов в сообществах увеличивается амплитуды колебаний численности, колебания диссинхронизируются, не совпадают, становятся непериодичными. Происходит распад синхронной структуры сообществ. Выстраивается новая иерархия структуры сообщества по степени устойчивости к действующим факторам видов. Наблюдается снижение амплитуды колебаний, восстановление периодизации и синхронизации колебаний численности видов. Адаптация сообщества завершена.

К особенностям адаптаций сообществ животных к хроническим факторам можно отнести усиление колебаний численности и диссинхронизацию колебательных динамик внутри сообществ. Адаптации сообществ начинаются и заканчиваются колебательными процессами численности при реализации новой структуры сообществ. В основе колебательных процессов лежит борьба за питание и различная степень устойчивости видов сообщества к воздействующим факторам.

ГЛАВА 5. АДАПТАЦИИ СООБЩЕСТВ КОЛОВРАТОК К НЕФТЕЗАГРЯЗНЕНИЯМ.

Коловратки (*Rotatoria*) являются основными представителями микрозоопланктона пресноводных вод Западной Сибири (Галковская, Вежновец и др., 2001) и используются для биологического анализа уровня загрязнения вод. Сообщества коловраток характеризуются значительными изменениями численности в зависимости от внешних условий. Видовая устойчивость и цикличность размножения коловраток позволяют им успешно выживать при изменении условий среды обитания. Популяционные механизмы устойчивости сообществ коловраток практически не исследовались. В наших исследованиях, проведённых совместно с М. В. Ковальской (Карташев, Смолина, Ковальская, 2011, Карташев, Ковальская, 2012) рассмотрена устойчивость сообществ коловраток к хроническому влиянию нефтезагрязнений.

Для оценки влияния нефти на коловраток проведены опыты в лабораторных условиях, на полигоне в контролируемых природных условиях и наблюдения в естественных условиях при разливах нефти. В лабораторных условиях использовались стеклянные сосуды объёмом 3 л. В аквариумы помещали донный слой высотой 0,015 м и заливали водой из водоема до 3 л. при комнатной температуре +20 °С. Концентрация нефтезагрязнений составляли: 20 и 100 г/л воды при параллельном контроле. Контролем служили аквариумы с незагрязненной водой и донным слоем. Отбор проб осуществляли через каждые трое суток. Пробы микрозоо-

планктона отбирали методом водозачерпывания (Бакаева, 2006). Загрязнение опытных аквариумов проводилось товарной нефтью: плотность 0,8235 г/см³, содержание серы общей 0,3 %, массовая доля воды 0,14 %, массовая доля парафина 2,8 %, массовая доля сероводорода менее 2,0 ppm, содержание органических хлоридов менее 1 ppm. Обработку фаунистического материала осуществляли микроскопированием проб и препаратов. При идентификации организмов руководствовались общепринятыми определителями. Количественное развитие ротаторий определяли с учетом методических рекомендаций (Кутикова 1970). Полученные данные по количеству коловраток в пробе пересчитывались на 1 л.

Полученные результаты исследований после статистической обработки представлены в таблицах. Анализ данных, представленных в таблице 5.1, позволяет считать, что из десяти исследуемых видов хорошо представленными являются: *Polyarthra dolichoptera* и *Dicranophorus lütkeni*, численность которых увеличивается в течение периода исследований. Для других видов характерна высокая вариабельность численности в зависимости от периода наблюдений.

Таблица 5.1

Среднестатистические данные численности и видовой структуры сообществ коловраток в контрольных опытах (колич. особей/л.)

Сутки / Вид	1	4	7	10	13	16	19 сутки
<i>Cephalodella pigmentata</i>	-	-	80 ± 35	-	-	-	-
<i>Synchaeta pectinata</i>	-	-	-	-	-	40 ± 25	120 ± 57
<i>Polyarthra dolichoptera dolichoptera</i>	200 ± 124	40 ± 18	160 ± 78	80 ± 30	200 ± 10	400 ± 17	480 ± 235
<i>Dicranophorus lütkeni</i>	-	40 ± 21	40 ± 18	200 ± 10	40 ± 18	80 ± 30	80 ± 35
<i>Dicranophorus grandis</i>	-	-	-	-	-	40 ± 25	40 ± 21
<i>Asplanchna brightwelli</i>	-	-	-	40 ± 21	-	-	-
<i>Lepadella (s. Str.) ovalis</i>	-	40 ± 25	-	40 ± 21	-	40 ± 25	40 ± 18
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	-	-	-	-	-	80 ± 30	160 ± 78
<i>Keratella irregularis angulifera</i>	-	-	480 ± 20	240 ± 78	-	-	-
<i>Keratella irregularis wartmanni</i>	680 ± 38	-	-	-	120 ± 57	-	120 ± 73

Таблица 5.2

Численность коловраток (колич./л) при действии нефти с концентрацией 20 г/л.

Сутки / Вид	1	4	7	10	13	16	19 сут.
<i>Polyarthra dolichoptera dolichoptera</i>	40 ± 18	40 ± 25	5 ± 10	3 ± 4	3 ± 5	-	-
<i>Keratella quadrata reticulata</i> Carlin	40 ± 21	5 ± 7	-	-	-	-	-
<i>Keratella irregularis wartmanni</i>	240 ± 10	20 ± 30	10 ± 12	6 ± 7	8 ± 10	120 ± 73	-

Представленные в таблице 5.2 результаты исследований по влиянию нефтезагрязнений с концентрацией 20 г/л на численность коловраток свидетельствуют о снижении численности коловраток при действии нефти. Из десяти представленных видов беспозвоночных в контрольных условиях сохранились два вида и частично проявился в первые сутки ранее не отмеченный вид. В седьмые и тринадцатые сутки встречаемость коловраток статистически недостоверна. К 16 суткам сохраняется только один вид коловраток – *Keratella irregularis wartmanni*, для которого характерно снижение численности популяции в 4-13 сутки с последующей адаптацией и частичным восстановлением.

Таблица 5.3

Численность коловраток (числ./л.) при действии нефти с концентрацией 100 г/л.

Сутки / Вид	1	4	7	10	13	16	19
<i>Asplanchna brightwelli</i>	-	-	-	120 ± 73	-	-	-
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	-	-	-	-	-	-	200 ± 12
<i>Keratella irregularis angulifera</i>	-	80 ± 35	-	-	-	-	-
<i>Keratella irregularis wartmanni</i>	560 ± 2	-	-	-	-	-	-
<i>Keratella serrulata curvicornis</i>	-	-	-	120 ± 57	-	-	-

Анализ среднестатистических данных, представленных в таблице 5.3, позволяет выявить снижение видового разнообразия коловраток в течение первых суток до 5 видов, представленных в основном видами рода *Keratella*. Адаптации видов рода *Keratella* заключаются в последовательном развитии покоящихся состояний и появлении их в 1, 4, 10 и 19 сутки наблюдений. Вспышки численности носят адаптивный характер и по времени не совпадают у разных видов. Вероятно, для каждого вида существует свой уровень устойчивости к нефтезагрязнениям, определяющий длительность покоящейся стадии. В период вспышки численности происходит отбор устойчивых особей и повышение общей устойчивости популяции видов к конкретному загрязнению.

Адаптивный механизм покоящихся стадий и кратковременных вспышек численности коловраток при действии хронических и эпизодических негативных факторов, возможно, является самым древним способом выживания живых орга-

низмов. Необходимо отметить, что для коловраток и в контрольных условиях характерен циклический тип существования: когда периоды покоя сменяются этапами массового размножения. Конкретная структура сообществ коловраток динамична, постоянно изменяется и подстраивается к внешним условиям. В процессе адаптации происходит увеличение видового разнообразия сообществ коловраток. В случае регрессионной адаптации к хронически действующим факторам наблюдается снижение видового разнообразия в зависимости от степени устойчивости выживших видов и упрощение структуры сообществ.

Таблица 5.4

Общая численность коловраток в зависимости от концентрации нефти: 20 и 100 г/л (экз./л)

Сутки	Контроль	20 г/л	100 г/л
1	880 ± 206	320±49	560 ±204
4	120 ± 49	40 ± 19	80 ± 40
7	760 ± 183	-	-
10	600 ± 141	-	240 ± 98
13	360 ± 75	-	-
16	680 ± 194	120±80	-
19	1040 ±232	-	200 ± 98

Количество видов коловраток и численность снижается после внесения нефти, происходит упрощение структуры сообщества. Виды *Keratella* наиболее устойчивы к нефтезагрязнениям, что вероятно связано с их приспособляемостью к низкому содержанию кислорода в болотных экосистемах.

5.1. Адаптации популяций солоноводных коловраток к нефтезагрязнениям.

В качестве объектов исследований использовались покоящиеся яйца солоноводных коловраток *BRACHIONUS PLICATILIS*, собранных в озере Каракуль Алтайского края. Изучение возрастной структуры популяций коловраток происходило в микроаквариумах объемом 250 мл, наполненных водой с аналогичным химическим составом исходной среды и аэрацией. Для просмотра и фотографирования коловраток пипеткой переносили на предметное стекло и накрывали покровным стеклом с пластилиновыми или восковыми ножками. После фотографирования коловраток возвращали в микроаквариумы, где они продолжали свое развитие. Подсчет и анализ коловраток проводился под микроскопом «Биомед 3» и цифровым микроскопом Motic DM-BA300 с увеличением ×400. Солоноводные коловратки брахионус пликатилис (*Brachionus plicatilis*) относятся к мельчайшим многоклеточным животным класса (Rotatoria). Загрязнения нефтью ковет с беспозвоночными проводили с каждой концентрацией в пятикратной повторности при параллельном контроле. Использовались следующие концентрации нефти: 5; 10; 20; 40; 80; 160; 320 мл/л воды. Контролем служила незагрязненная вода. Продолжительность эксперимента составляла 15 суток. Опыты проводились при комнатной температуре +20 °, со слабой продувкой воздухом аэратора. Питание коловраток осуществлялось через день пекарскими дрожжами из расчета 100 мг на 1 л воды.

Представленные на рис.5.1 среднестатистические данные изменений численности коловраток позволяют заметить, что при концентрации нефти 10 мл/л наблюдается повышение численность особей в течение 8 суток. В 12 сутки происходит увеличение численности коловраток при 10 и 20 мл/л концентрации неф-

ти. Увеличение численности может быть связано с развитием нефтебактерий или с активацией процессов размножения, что можно рассматривать в качестве адаптивной реакции коловраток к негативным воздействиям.

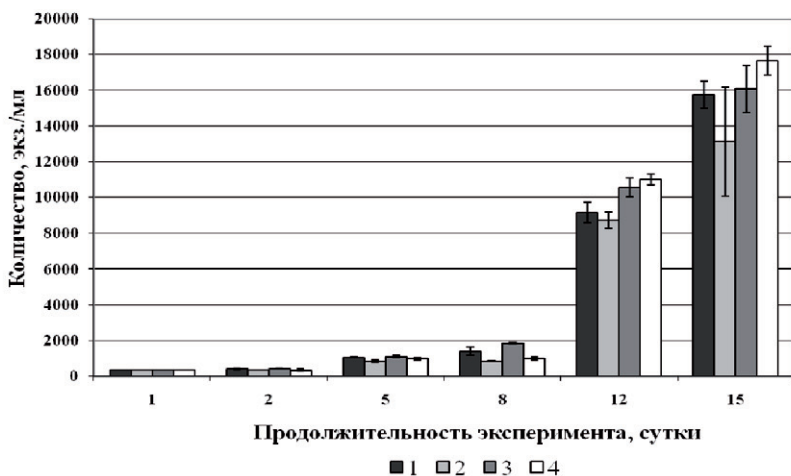


Рис. 5.1. Изменение численности коловраток в зависимости от концентрации нефти: 1 – контроль, 2 – концентрация нефти 5 мл/л, 3 – при концентрации 10 мл/л,

4 – при концентрации 20 мл/л.

При увеличении концентрации нефти до 40 мл/л в течение 10 суток происходит рост численности коловраток. Начиная с 13 суточного периода, отмечается снижение численности до $13660 \pm 158,1$ экз./мл к 15 суткам наблюдений (рис.5. 2).

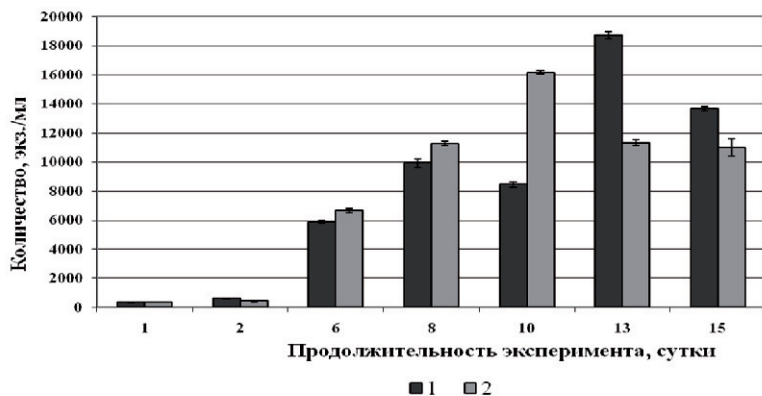


Рис. 5.2. Изменение численности коловраток в зависимости от дозы внесения нефти: 1-к – контроль, 2 – при концентрации нефти 40 мл/л

При концентрации нефти равной: 80; 160; 320 мл/л наблюдается снижение численности коловраток с четвёртых суток. (Рис.5. 3).

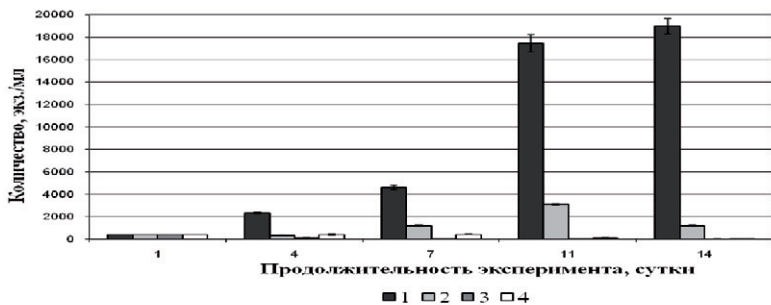


Рис. 5.3. Изменение численности коловраток в зависимости от дозы внесения нефти:

1 – контроль, 2 – при концентрации нефти 80 мг/л, 3 – при концентрации 160 мг/л, 4 – при концентрации 320 мг/л.

Возрастная структура численности коловраток в зависимости от концентрации нефти представлены в таблицах: 5.5, 5.6, 5.7.

Таблица 5.5. Изменения численности возрастных групп коловраток в зависимости от концентрации нефтезагрязнений (5; 10; 20 мг/л)

Концентрация нефти (мг/л)	Период наблюдений (сутки)					
	1	2	5	8	12	15
Количество неполовозрелых коловраток (экз./мл)						
контроль	74±2	167±39	399±72	433±126	4167±186	2084±46 3
5(мг/л)	72±2	67±9	383±48	317±48	2750±237	3250±39 5
10(мг/л)	79±3	183±45	383±24	633±36	4563±217	4416±89 9
20(мг/л)	73±3	117±24	550±47	333±36	4083±365	4750±55 3
Количество половозрелых коловраток (экз./мл)						
контроль	268±3	150±27	350±57	383±74	2625±197	10166±4 76
5(мг/л)	273±3	250±15	167±24	167±39	4417±241	6000±15 8
10(мг/л)	265±3	183±32	333±9	533±45	3729±79	8666±39 7
20(мг/л)	273±4	133±45	150±15	217±36	3500±285	6750±31 6
Количество самок коловраток с созревающими яйцами (экз./мл)						
контроль	31±2	100±15	317±9	517±92	2375±316	3500±15 8
5(мг/л)	30±2	125±7	300±41	367±32	1667±241	3875±27 6
10(мг/л)	29±2	67±9	400±41	683±48	2250±237	3000±47 4

20(мл/л)	30±3	83±18	300±11	450±27	3417±299	6167±164
----------	------	-------	--------	--------	----------	----------

Анализ данных, представленных в таблице 5.5, позволяет заметить, что количество самок с созревшими яйцами достоверно изменяется в течение всего периода наблюдений при уровне нефтезагрязнений: 5 и 10 мл/л. При концентрации нефти 20 мл/л в водном растворе наблюдается снижение численности самок в первые 8 суток последствия с последующим повышением численности коловраток в 12 и 15 сутки. Аналогичная зависимость изменений численности характерна и для неполовозрелых особей. Повышение численности исследуемых беспозвоночных при используемых уровнях нефтезагрязнений наблюдается в 12 и 15 сутки наблюдений. В тоже время численность половозрелых особей при действии нефти после существенного повышения в 12 сутки снижается ниже контрольного уровня в 15 сутки последствия. Следовательно стимулирующий эффект повышения численности коловраток при относительно небольших уровнях нефтезагрязнений в большей степени характерен для самок и неполовозрелых особей.

Таблица 5.6. Изменения численности возрастных групп коловраток при концентрации нефти 40 мл/л.

Период наблюдений (сутки)	Количество неполовозрелых коловраток (экз./мл)		Количество половозрелых коловраток (экз./мл)		Количество самок коловраток с созревающими яйцами (экз./мл)	
	контроль	нефтезагрязнения	контроль	нефтезагрязнения	контроль	нефтезагрязнения
1	109±5	108±6	244±3	241±4	120±6	100±9
2	220±19	80±6	80±7	160±9	360±5	200±8
6	2420±107	2080±37	2900±56	3820±183	580±6	760±37
8	2880±88	2760±107	5400±158	4800±189	2560±126	3720±126
10	3520±126	5440±158	3120±126	9920±347	1240±94	800±31
13	8280±151	4500±132	9880±253	6040±290	560±28	780±6
15	4300±69	2980±183	8820±69	7140±322	540±19	880±88

Представленные в таблице 5.6 результаты исследований по влиянию нефти (40 мл/л) свидетельствуют о развитии стадии резистентности т.е устойчивой адаптации в популяции коловраток к соответствующей концентрации нефтезагрязнений. Так количество самок с созревающими яйцами после снижения во вторые сутки последствия увеличивается в 6 и 8 сутки, понижается в 10 и превышает контрольный уровень в 13 и 15 сутки. Минимальное количество самок коловраток с яйцами характерно 1- 2 и 13 суток. Для неполовозрелых особей характерно незначительное снижение общей численности впервые 8 суток последствия нефти, нормализация в 10 сутки с последующим статистически достоверным снижением в 13 и 15 сутки. Численность половозрелых особей

повышается со 2 суток действия нефти, достигает максимальных значений к 10 суткам последствия и статистически не отличается от контрольной группы в 13 и 15 сутки.

Таблица 5.7.

Изменения численности возрастных групп коловраток в зависимости от концентрации нефти (80; 160; 320 мл/л)

Концентрация нефти (мл/л)	Период наблюдений (сутки)				
	1	4	7	11	14
Количество неполовозрелых коловраток (экз./мл)					
контроль	139±9	675±7	1750±79	7850±363	5650±332
Нефть (80 мл/л)	137±8	125±23	450±15	1300±31	400±31
Нефть (160мл/л)	139±9	25±4	6±3	4±4	3±3
Нефть (320мл/л)	138±7	125±23	150±5	38±6	18±6
Количество половозрелых коловраток (экз./мл)					
контроль	234±10	1250±31	950±79	8600±348	8850±284
Нефть (80мл/л)	238±11	50±8	275±23	1175±34	325±55
Нефть (160мл/л)	237±11	50±7	9±6	7±5	4±3
Нефть (320мл/л)	240±12	125±9	200±31	46±6	23±9
Количество самок коловраток с созревающими яйцами (экз./мл)					
контроль	40±9	400±63	1900±94	1000±126	4450±139
Нефть (80мл/л)	38±7	150±20	475±55	625±79	475±15
Нефть (160 мл/л)	35±17	25±16	35±8	15±3	11±4
Нефть (320мл/л)	38±4	150±15	75±19	16±8	8±4

Представленные в таблице 5.7 данные по влиянию нефтезагрязнений в диапазоне 80, 160 и 320 мл/л на численность разновозрастных групп коловраток свидетельствуют о развитии депрессивной стадии, характеризующейся снижением количества особей исследуемых популяций в результате вымирания. При данных концентрациях нефти на поверхности воды образуется нефтяная пленка на протяжении всей продолжительности опыта. Для уровня нефтезагрязнений – 80 мл/л характерно торможение относительно контрольной группы динамики численности коловраток. Так количество самок за четырнадцать суток наблюдений при действии нефти увеличилось в 12 раз, в контрольной группе - в 111 раз; неполовозрелых особей в 3 раза, в контроле - в 41 раз, половозрелых при действии нефти в 1.4 раза, в контроле - в 38 раз. Вероятно, влияние нефти приводит к увеличению численности самок с созревающими яйцами, что можно рассматривать в качестве адаптивной реакции к токсикантам.

Таким образом, на основании проведённых исследований по влиянию нефтезагрязнений на коловраток в течение 15 суток можно считать, что нефтезагрязнения различных концентраций вызывает изменение численности солоноводных коловраток. Концентрации нефти порядка 20 мг/л стимулирует увеличение численности коловраток. Повышение концентрации нефти приводит к снижению численности и гибели беспозвоночных. Выявлены три стадии адаптивных реакций коловраток в зависимости от концентрации нефти: стимуляции (при концентрации нефти 20 мг/л воды), резистентности (при 40 мг/л) и депрессии (при 80; 160; 320 мг/л). Стимулирующий эффект повышения численности коловраток при относительно небольших уровнях нефтезагрязнений в первую очередь проявляется у самок с созревающими яйцами и неполовозрелых особей. Увеличение длительности наблюдений за численностью популяций коловраток выявили колебательные процессы в адаптивных реакциях популяций и сообществ коловраток.

Для оценки хронического в течение 110 дней влияния нефти на лабораторную культуру коловраток *Brachionus plicatilis* (Muller 1786) проводились исследования в контролируемых условиях. Коловратки вида *Brachionus plicatilis* относятся к планктонным формам и покрыты панцирем. В эксперименте использовали аквариумы объёмом 300 мл. опыты проводились при комнатной температуре 20 °. Исследовалась численность коловраток разных возрастных групп с концентрацией нефти 5000 мг/л воды при параллельном контроле. Контролем служили аквариумы с незагрязнённой водой. Проводились две серии исследований: опыт и параллельный контроль без аэрации, опыт и параллельный контроль с аэрацией. Аэрация воздухом осуществлялась с использованием аквариумного компрессора. Отбор проб для анализа осуществляли через каждые четверо суток. Продолжительность наблюдений составляла 110 суток. Питание коловраток осуществлялось раствором пекарских дрожжей 100 мг на 1 л воды.

. Загрязнение опытных аквариумов проводилось товарной нефтью с плотностью 0,8235 г/см³, содержанием серы 0,3 %, массовая доля воды 0,14 %, массовая доля парафина 2,8 %, массовая доля сероводорода менее 2 ppm, содержание органических хлоридов менее 1 ppm. (Карташев, Ковальская, 2012).

В первой серии опытов без аэрации нефть покрывала поверхность воды пленкой, которая препятствовала доступу воздуха и оказывала токсическое влияние на беспозвоночных. Во второй серии опытов в условиях искусственной аэрации, происходило насыщение аквариумов воздухом, наблюдалось разрушение поверхностной нефтяной плёнки и доминирование токсического влияния нефти на коловраток.

На рисунке 5.1 представлены среднестатистические данные изменений численности коловраток при действии нефти. Анализ данных, представленных на рисунке, позволяет заметить волнообразный характер динамики численности популяций коловраток в период наблюдения. Первый период повышения численности локализуется в 5-17 сутки, второй, менее выраженный подъём численности характерен для 49- 69 суточных наблюдений.

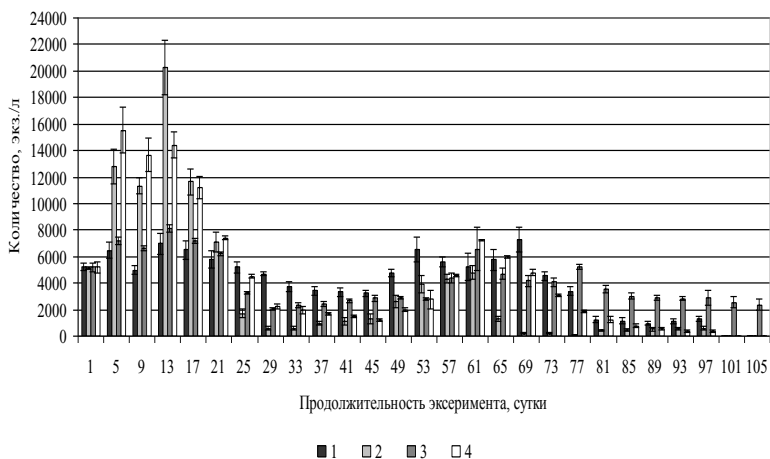


Рис.5.4. Изменение численности коловраток в зависимости от концентрации внесения нефти: 1 – контроль, 2 – при концентрации 5000 мг нефти на 1 л воды, 3 – контроль с аэрацией, 4 – при концентрации 5000 мг нефти на 1 л воды с аэрацией

Анализ результатов по влиянию нефти на различные группы коловраток без аэрации таблица 5.8 позволяет заметить общее снижение количества самок с созревающими яйцами в течение 29 суток наблюдения. Характерно, что относительно контрольной группы высокая численность самок при действии нефтезагрязнений в пятые сутки приводит к увеличению численности неполовозрелых и половозрелых особей. Начиная с 37 суток наблюдений, происходит увеличение численности самок коловраток. Снижение численности беспозвоночных происходит в опытной группе в 61 сутки, в контрольной к 69 суткам наблюдений. Начиная с 81 суток, наблюдается вымирание самок коловраток в опытной группе.

Таблица 5.8
Изменения численности коловраток при нефтезагрязнениях (5000 г/л) без аэрации.

Сутки	Количество неполовозрелых коловраток, экз./л		Количество половозрелых коловраток, экз./л		Количество самок коловраток с созревающими яйцами, экз./л	
	контроль	5000 мг/л	контроль	5000 мг/л	контроль	5000 мг/л
1	211 ± 7	133 ± 4	3263 ± 130	2533 ± 258	1754 ± 136	2467 ± 312
5	947 ± 235	3400 ± 644	5018 ± 301	8067 ± 312	1291 ± 75	1333 ± 312
9	456 ± 38	1667 ± 72	4000 ± 397	8200 ± 754	526 ± 7	1467 ± 143
13	737 ± 196	2133 ± 435	5614 ± 359	16133 ± 1083	632 ± 173	2000 ± 568
17	831 ± 212	1056 ± 123	5100 ± 416	9250 ±	561 ± 96	1340 ±

				956		298
21	1150 ± 236	765 ± 178	4253 ± 326	5800 ± 432	380 ± 64	531 ± 82
25	1296 ± 348	320 ± 56	3720 ± 286	1153 ± 354	195 ± 32	253 ± 16
29	1509 ± 98	35 ± 9	3158 ± 130	533 ± 124	35 ± 7	22 ± 6
33	1431 ± 64	63 ± 18	2231 ± 142	421 ± 58	61 ± 22	110 ± 34
37	1325 ± 96	87 ± 24	1870 ± 120	547 ± 148	227 ± 78	321 ± 42
41	1281 ± 114	110 ± 32	1600 ± 132	489 ± 136	471 ± 64	530 ± 86
45	1158 ± 228	133 ± 37	1474 ± 130	533 ± 189	596 ± 163	667 ± 189
49	925 ± 92	473 ± 52	2685 ± 96	982 ± 174	1132 ± 234	1200 ± 256
53	737 ± 113	667 ± 124	4035 ± 951	1600 ± 372	1789 ± 587	1667 ± 310
57	853 ± 122	697 ± 142	3745 ± 640	1882 ± 394	986 ± 36	1733 ± 96
61	1053 ± 169	733 ± 186	3895 ± 294	2267 ± 388	281 ± 13	1800 ± 434
65	2100 ± 422	320 ± 47	2700 ± 64	560 ± 76	962 ± 47	431 ± 57
69	3684 ± 489	35 ± 24	2211 ± 33	120 ± 26	1404 ± 391	67 ± 42
73	1350 ± 255	110 ± 36	2304 ± 120	81 ± 25	893 ± 232	35 ± 18
77	351 ± 130	15 ± 11	2561 ± 98	22 ± 16	456 ± 98	12 ± 8
81	61 ± 23	17 ± 12	982 ± 210	400 ± 124	211 ± 7	9 ± 11
85	87 ± 15	22 ± 14	765 ± 114	479 ± 152	297 ± 96	-
89	93 ± 18	35 ± 12	643 ± 96	511 ± 116	223 ± 96	-
93	110 ± 56	22 ± 15	810 ± 112	540 ± 152	195 ± 45	-
97	125 ± 67	17 ± 12	998 ± 136	583 ± 122	175 ± 38	-
101	-	-	-	-	-	-
105	-	-	-	-	-	-

Следовательно, в первые 25 дней наблюдается процесс активного созревания яиц у самок коловраток, вторая волна 37-61 сутки по численности превышает контрольную группу. С 69 суток наблюдений происходит вымирание самок коловраток. Для группы неполовозрелых коловраток (Таб.5.8) при действии нефти характерно после предварительного торможения значительное увеличение численности, превышающий контрольный уровень в 5-21 сутки наблюдений. Снижение численности беспозвоночных с последующим увеличением количества неполовозрелых особей ниже контрольного уровня происходит в 49-61 сутки и сокращение до отдельных экземпляров. В контрольной группе неполовозрелых коловраток наблюдается постепенное увеличение численности с 5 по 37 сутки, снижение количества особей с 37 по 53 сутки, увеличение численности с 57 по 69 сутки наблюдений с последующим снижением. Аналогичные тенденции изменений численности характерны и для половозрелых особей при действии нефти: значительное повышение их численности, превосходящее численность контрольных уровней в 5-13 сутки, снижение в 17- 45 сутки и повторное повышение в 45-61 сутки наблюдений с последующим снижением. В контрольной группе половозрелых особей повышение численности не так выражено и наблюдается с 5 по 13 сутки. Постепенное снижение происходит в 17-45 сутки, повторное увеличение с 49 по 61 сутки наблюдений. Для популяций коловраток характерно волнообразное изменение динамики численности, что связано с особенностями их размноже-

ния. Под влиянием нефти наблюдается увеличение амплитуды колебаний и сокращение длительности периодов повышения численности в исследованных возрастных группах, что можно рассматривать в качестве адаптивных реакций популяций коловраток. Волны адаптивного повышения численности беспозвоночных запускают самки коловраток. Большое количество особей позволяет более эффективно осуществлять отбор наиболее приспособленных к действующему фактору групп животных. Следовательно, влияние нефти без аэрации приводит к более выраженным колебаниям численности без существенных фазовых сдвигов, т.е. смещению по времени опытных максимумов относительно контрольных.

Таблица 5.9

Изменение численности коловраток при нефтезагрязнениях (5000 мг/л) с аэрацией.

Сутки	Количество неполовозрелых коловраток, экз./л		Количество половозрелых коловраток, экз./л		Количество самок коловраток с созревающими яйцами, экз./л	
	контроль	5000 мг/л	контроль	5000 мг/л	контроль	5000 мг/л
1	267 ± 72	153 ± 38	3233 ± 156	3013 ± 451	1700 ± 107	2026 ± 69
5	1267 ± 398	2436 ± 573	5400 ± 164	12500 ± 931	533 ± 129	577 ± 119
9	800 ± 62	1859 ± 138	4900 ± 223	9744 ± 1158	900 ± 12	2051 ± 69
13	867 ± 156	2500 ± 546	6433 ± 534	11026 ± 551	833 ± 250	897 ± 258
17	1200 ± 172	1980 ± 89	5200 ± 452	8500 ± 348	758 ± 87	720 ± 96
21	925 ± 148	1533 ± 184	4655 ± 133	5321 ± 145	650 ± 102	567 ± 94
25	811 ± 105	921 ± 154	2100 ± 232	3250 ± 255	387 ± 87	355 ± 82
29	600 ± 62	513 ± 119	1467 ± 124	1538 ± 119	33 ± 17	192 ± 60
33	763 ± 98	400 ± 68	1433 ± 158	1225 ± 143	113 ± 38	325 ± 96
37	870 ± 120	325 ± 74	1330 ± 206	853 ± 67	230 ± 47	500 ± 104
41	986 ± 64	147 ± 32	1225 ± 147	633 ± 85	455 ± 36	720 ± 98
45	1133 ± 248	64 ± 12	1133 ± 62	385 ± 25	600 ± 18	769 ± 119
49	750 ± 56	235 ± 47	995 ± 149	527 ± 104	1157 ± 114	1230 ± 312
53	167 ± 31	641 ± 138	1233 ± 39	641 ± 119	1400 ± 62	1474 ± 417
57	985 ± 178	915 ± 122	2150 ± 196	1860 ± 154	1250 ± 246	1800 ± 87
61	2500 ± 465	1987 ± 60	3167 ± 589	3141 ± 179	900 ± 217	2115 ± 60
65	1273 ± 312	987 ± 116	2200 ± 218	2330 ± 143	1237 ± 212	2675 ± 112
69	250 ± 64	185 ± 74	1633 ± 341	1731 ± 775	2300 ± 31	2885 ± 298
73	327 ± 56	159 ± 62	2500 ± 236	1125 ± 225	1250 ± 116	1800 ± 231
77	500 ± 31	128 ± 112	3733 ± 124	833 ± 186	967 ± 93	897 ± 119
81	633 ± 96	97 ± 36	2100 ± 189	733 ± 98	829 ± 106	423 ± 84
85	867 ± 250	67 ± 45	1433 ± 235	641 ± 72	733 ± 199	64 ± 36
89	667 ± 125	45 ± 23	1433 ± 298	410 ± 84	763 ± 135	123 ± 26
93	763 ± 274	22 ± 18	1457 ± 322	270 ± 68	600 ± 123	110 ± 38

97	833 ± 312	13 ± 14	1400 ± 270	308 ± 64	667 ± 129	64 ± 36
101	773 ± 296	-	1237 ± 284	-	557 ± 97	-
105	800 ± 310	-	967 ± 258	-	600 ± 164	-

Анализ среднестатистических данных по влиянию нефти на популяцию коловраток в аэрируемых условиях (Таб.5.9) позволяет выявить повышенную выживаемость коловраток. Для самок с яйцами характерно увеличение численности с 1 по 13 сутки, и 41-69 сутки наблюдений. В опытных сериях количество самок с яйцами превышает контрольный уровень в течении 73 суток, что приводит к двум подъемам численности неполовозрелых и половозрелых коловраток. Элиминация самок происходит в 101 сутки. В контрольной группе самок наблюдается снижение численности в 3-41 сутки. Волна подъема проявляется в 49-69 сутки с последующим постепенным снижением численности животных. Для неполовозрелых коловраток под влиянием токсических компонентов нефти характерно наличие двух выраженных подъёмов численности: 5-13 и 49-61 сутки наблюдений. Вымирание неполовозрелых особей происходит в 101-105 сутки. В контрольной серии повышение численности неполовозрелых особей происходит в 5-21 и 57-65 сутки наблюдений. Относительно высокий уровень численности неполовозрелых особей наблюдается в течение всего периода наблюдений. Для половозрелых коловраток с 5 по 21 сутки наблюдается повышение численности, превышающее контрольный уровень. Второй подъём численности происходит в 49-77 сутки с последующим снижением и элиминацией половозрелых особей. В контрольных условиях увеличение численности половозрелых коловраток происходит в 5-21 и 53-81 сутки с сохранением относительно высокого уровня численности за весь период наблюдений.

Таким образом, на основании проведённых исследований впервые установлена статистически достоверная зависимость увеличения численности коловраток при неблагоприятных изменениях среды обитания. Повышенную численность беспозвоночных обеспечивает ускоренное развитие яиц. В качестве неблагоприятных факторов можно рассматривать недостаток кислорода и влияние нефтезагрязнений. Адаптивные реакции численности популяций коловраток носят волнообразный затухающий во времени характер. Показано, что влияние нефти приводит к более выраженным колебаниям, сокращениям периодов длительности высокой численности без существенных фазовых сдвигов, т.е. смещению по времени опытных максимумов относительно контрольных. Установлено, что токсическое влияние нефти при недостатке кислорода оказывает более выраженное негативное влияние во всех исследованных возрастных группы коловраток.

5.2 Влияние нефтезагрязнений на видовую устойчивость планктонных коловраток

Исследовалась устойчивость коловраток в природных контролируемых условиях к нефтезагрязнениям у видов, распространённых в водоёмах Западной Сибири. В экспериментальных условиях изучалось влияние на коловраток нефти с концентрацией: 250, 500, 1000 и 2000 мг/л воды. Для оценки влияния нефти на коловраток проводились опыты в естественных условиях. В углублениях почвы помещались пластмассовые емкости овальной формы объемом 30 л. Вода и донные отложения брались из прибрежных зон р. Томь. Емкости заполнялись донным слоем и водой. Наблюдения проводились за численностью различных видов коловраток с концентрациями нефти: 250 мг/л, 500 мг/л 1000 мг/л и 2000 мг/л во-

ды при параллельном контроле в течение 120 суток. Диапазон отобранных концентраций нефтезагрязнений характерен для водоёмов Сибири при аварийных разливах нефти. Отбор проб осуществляли каждые четверо суток методом водо-зачерпывания. Загрязнение водоёмов проводилось товарной нефтью: плотностью 0,8235 г/см³, содержание серы общей 0,3 %, массовая доля воды 0,14 %, массовая доля парафина 2,8 %, массовая доля сероводорода менее 2 ppm, содержание органических хлоридов менее 1 ppm.

Изменения динамики численности коловраток под влиянием нефти представлены в таблицах.

Таблица 5.10.

Среднестатистические значения численности (экз./л) коловраток в контрольных опытах

Сутки	Название вида					
	<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Polyarthra longiremis</i>	<i>Notholca squamulata frigida</i>	<i>Brachionus calyciflorus anuraeiformis</i>	<i>Filinia longiseta</i>	<i>Keratella cochlearis macracantha</i>
Контроль						
1	772 ± 172	400 ± 114	550 ± 152	428 ± 179	140 ± 174	345 ± 25
5	346 ± 125	448 ± 179	544 ± 164	296 ± 95	424 ± 268	114 ± 46
9	576 ± 208	530 ± 174	627 ± 232	524 ± 262	532 ± 228	96 ± 39
13	224 ± 115	168 ± 58	800 ± 219	288 ± 103	244 ± 96	64 ± 34
17	64 ± 36	94 ± 42	464 ± 224	64 ± 34	74 ± 34	32 ± 17
21	52 ± 27	64 ± 34	140 ± 67	32 ± 19	40 ± 18	32 ± 19
25	64 ± 22	32 ± 17	64 ± 34	30 ± 15	32 ± 16	30 ± 16
29	72 ± 34	28 ± 15	32 ± 17	32 ± 17	40 ± 18	32 ± 17
33	94 ± 39	20 ± 11	28 ± 15	40 ± 21	50 ± 24	22 ± 12
37	98 ± 46	28 ± 15	32 ± 17	44 ± 19	40 ± 18	30 ± 17
41	100 ± 57	34 ± 18	30 ± 16	48 ± 25	32 ± 13	40 ± 19
45	86 ± 33	32 ± 16	42 ± 18	50 ± 27	32 ± 17	44 ± 21
49	72 ± 31	44 ± 23	48 ± 25	44 ± 19	40 ± 18	50 ± 24
53	84 ± 35	64 ± 31	50 ± 23	50 ± 29	44 ± 19	48 ± 25
57	90 ± 44	72 ± 34	62 ± 33	64 ± 29	50 ± 24	60 ± 28
61	78 ± 42	110 ± 49	52 ± 27	70 ± 36	74 ± 32	40 ± 19
65	66 ± 31	120 ± 57	64 ± 29	62 ± 30	108 ± 47	50 ± 26
69	72 ± 36	138 ± 71	72 ± 33	72 ± 31	74 ± 32	44 ± 21
73	92 ± 46	160 ± 73	60 ± 27	80 ± 41	50 ± 23	50 ± 24
77	110 ± 52	185 ± 87	60 ± 32	64 ± 35	92 ± 39	40 ± 19
81	74 ± 32	208 ± 110	72 ± 31	60 ± 28	124 ± 51	44 ± 21
85	72 ± 36	282 ± 104	64 ± 34	70 ± 31	150 ± 58	52 ± 29
89	60 ± 26	544 ± 289	62 ± 35	72 ± 33	216 ± 97	62 ± 33
93	52 ± 24	622 ± 234	50 ± 24	80 ± 36	308 ±	52 ± 27

					142	
97	64 ± 28	736 ± 378	40 ± 21	62 ± 31	352 ± 153	50 ± 24
101	76 ± 36	368 ± 169	50 ± 23	64 ± 34	421 ± 164	62 ± 31
105	100 ± 47	96 ± 39	56 ± 24	74 ± 32	450 ± 185	74 ± 32
109	110 ± 52	72 ± 34	50 ± 21	80 ± 39	510 ± 216	80 ± 39
113	90 ± 43	86 ± 40	40 ± 29	92 ± 41	632 ± 289	70 ± 36
117	80 ± 36	100 ± 54	82 ± 33	100 ± 43	600 ± 235	72 ± 35
121	80 ± 39	90 ± 43	128 ± 62	70 ± 37	540 ± 164	70 ± 36

Примечание: x – среднее экз./л количество коловраток в 1 литре воды

Зоопланктон исследуемых малых водоемов состоит из 6 видов коловраток: *Synchaeta pectinata*, *Polyarthra longiremis*, *Notholca squamula frigida*, *Brachionus calyciflorus anuraeiformis*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis macracantha*, распространенных в Западной Сибири. В контрольных и опытных вариантах присутствовали все 6 видов коловраток, относящихся к планктонными формам. Для данных видов характерна повышенная способность находится в водной толще за счет неподвижных выростов панциря (*Notholca*, *Keratella*, *Brachionus*) и прыгательные движения за счет подвижных выростов тела (*Polyarthra*, *Filinia*). Виды *Notholca squamula frigida*, *Brachionus calyciflorus anuraeiformis*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis macracantha* имеют панцирь. В сообществах в контрольных емкостях наиболее обильными видами являются *Filinia longiseta* (25 %), *Polyarthra longiremis* (23 %) и *Notholca squamula frigida* (17 %). К второстепенными видам можно отнести *Synchaeta pectinata*, *Brachionus calyciflorus anuraeiformis* и *Keratella cochlearis macracantha* (16, 12, 7 %) соответственно.

Результаты динамики численности коловраток при хроническом действии нефти (250 мг/г) представлены в табл. 5.11.

Таблица 5.11. Численность различных видов коловраток (экз./л) при действии нефти с начальной концентрацией 250 мг/л

Сутки	Виды коловраток					
	<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Polyarthra longiremis</i>	<i>Notholca squamula frigida</i>	<i>Brachionus calyciflorus anuraeiformis</i>	<i>Filinia longiseta</i>	<i>Keratella cochlearis macracantha</i>
250 мг/л						
1	880 ± 218	440 ± 161	566 ± 172	440 ± 200	186 ± 82	304 ± 110
5	311 ± 119	46 ± 19	292 ± 64	372 ± 160	64 ± 22	96 ± 33
9	125 ± 38	20 ± 11	372 ± 146	88 ± 27	42 ± 18	32 ± 17
13	264 ± 119	-	136 ± 54	108 ± 42	60 ± 21	12 ± 8
17	112 ± 49	-	96 ± 34	96 ± 33	20 ± 11	20 ± 11

21	62 ± 21	-	264 ± 108	80 ± 29	32 ± 16	30 ± 16
25	54 ± 23	-	176 ± 84	88 ± 32	40 ± 17	12 ± 8
29	50 ± 21	-	88 ± 27	90 ± 31	46 ± 21	20 ± 11
33	32 ± 17	-	240 ± 96	72 ± 27	40 ± 17	20 ± 11
37	-	-	536 ± 220	80 ± 29	62 ± 22	20 ± 13
41	-	-	88 ± 27	32 ± 16	60 ± 24	30 ± 16
45	-	-	108 ± 39	-	64 ± 23	32 ± 16
49	-	-	42 ± 19	-	70 ± 29	40 ± 18
53	-	-	50 ± 21	-	76 ± 31	40 ± 20
57	-	-	54 ± 23	-	80 ± 29	32 ± 16
61	-	-	70 ± 29	-	76 ± 34	34 ± 18
65	-	-	64 ± 28	-	70 ± 27	30 ± 15
69	-	-	70 ± 32	-	60 ± 25	46 ± 21
73	-	-	92 ± 37	-	60 ± 22	20 ± 12
77	-	-	112 ± 42	-	76 ± 23	32 ± 17
81	-	-	85 ± 36	-	88 ± 61	60 ± 22
85	-	-	76 ± 21	-	176 ± 82	76 ± 21
89	-	-	82 ± 32	-	264 ± 161	80 ± 26
93	-	-	108 ± 46	-	216 ± 93	96 ± 35
97	-	-	90 ± 31	-	176 ± 86	108 ± 41
101	-	-	98 ± 33	-	112 ± 45	96 ± 33
105	-	-	108 ± 43	-	88 ± 47	90 ± 31
109	-	-	112 ± 46	-	76 ± 21	96 ± 37
113	-	-	132 ± 106	-	80 ± 29	108 ± 39
117	-	-	176 ± 73	-	96 ± 39	112 ± 41
121	-	-	352 ± 172	-	108 ± 43	120 ± 55

Примечание: среднее (экз./л) количество коловраток в 1 литре воды

Влияние нефтезагрязнений с концентрацией 250 мг/л приводит к изменению структуры исследуемых сообществ в зависимости от длительности действия и видовой устойчивости беспозвоночных. Наблюдается снижение численности всех видов коловраток, начиная с 5 суточного периода нефтезагрязнений. В 9 и 33 сутки происходит элиминация видов: *Polyarthra longiremis* и *Synchaeta pectinata*, в 49 сутки практически элиминируется *Brachionus calyciflorus anuraeiformis*. На низком уровне численности находятся и популяции: *Notholca squamula frigida*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis macracantha*, до 81-105 суток, когда происходит восстановление численности популяций. Следовательно, в зависимости от длительности действия нефтезагрязнений происходит сокращение видового разнообразия сообществ коловраток и снижение численности популяций. Для устойчивых к нефти популяций коловраток характерно повышение численности, снижение, отбор наиболее устойчивых особей и частичное или полное восстановление.

Таблица 5.12. Численность видов коловраток (экз./л) при действии нефти с концентрацией 500 мг/л

Сутки	Виды коловраток					
	<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Polyarthra longiremis</i>	<i>Notholca squamula frigida</i>	<i>Brachionus calyciflorus anuraeiformis</i>	<i>Filinia longiseta</i>	<i>Keratella cochlearis macracantha</i>
500 мг/л						
1	820 ± 226	432 ± 114	540 ± 128	408 ± 125	132 ± 43	326 ± 68
5	64 ± 29	20 ± 11	300 ± 140	196 ± 82	32 ± 16	28 ± 14
9	72 ± 31	-	32 ± 19	56 ± 23	20 ± 12	72 ± 29
13	176 ± 55	-	32 ± 17	20 ± 11	-	78 ± 31
17	42 ± 19	-	208 ± 98	-	-	50 ± 22
21	20 ± 12	-	104 ± 46	-	-	22 ± 10
25	-	-	76 ± 29	-	-	32 ± 17
29	-	-	64 ± 26	-	-	28 ± 12
33	-	-	60 ± 22	-	-	22 ± 10
37	-	-	66 ± 23	-	-	28 ± 14
41	-	-	50 ± 21	-	-	12 ± 7
45	-	-	52 ± 23	-	-	22 ± 10
49	-	-	42 ± 19	-	-	20 ± 9
53	-	-	66 ± 23	-	-	-
57	-	-	70 ± 32	-	-	-
61	-	-	66 ± 23	-	-	-
65	-	-	32 ± 14	-	-	-
69	-	-	28 ± 12	-	-	-
73	-	-	12 ± 7	-	-	-
77	-	-	44 ± 14	-	-	-
81	-	-	70 ± 26	-	-	-
85	-	-	85 ± 36	-	-	-
89	-	-	104 ± 72	-	-	-
93	-	-	85 ± 34	-	-	-
97	-	-	52 ± 46	-	-	-
101	-	-	55 ± 21	-	-	-
105	-	-	61 ± 19	-	-	-
109	-	-	67 ± 22	-	-	-
113	-	-	70 ± 26	-	-	-
117	-	-	92 ± 31	-	-	-
121	-	-	104 ± 56	-	-	-

Примечание: среднее (экз./л) количество коловраток в 1 литре воды

Анализ результатов исследований по влиянию нефтезагрязнений с концентрацией 500 мг/л, представленных в табл.5.10, позволяет выделить аналогичную зависимость снижения численности всех исследуемых видов. Адаптация и частичное восстановление численности популяции наблюдается только у *Notholca squamula frigida*. Сокращается и период существования неустойчивых видов коловраток до 5, 11 суток.

Таблица 5.13. Численность видов коловраток (экз./л) при действии нефти с концентрацией 1000 мг/л

Сутки	Виды коловраток					
	<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Polyarthra longiremis</i>	<i>Notholca squamula frigida</i>	<i>Brachionus calyciflorus anuraeiformis</i>	<i>Filinia longiseta</i>	<i>Keratella cochlearis macracantha</i>
1000 мг/л						
1	886 ± 248	448 ± 128	528 ± 150	398 ± 137	148 ± 39	328 ± 118
5	112 ± 49	12 ± 8	616 ± 211	22 ± 11	176 ± 55	96 ± 46
9	50 ± 23	-	106 ± 31	-	88 ± 36	60 ± 24
13	22 ± 10	-	88 ± 25	-	-	50 ± 21
17	-	-	176 ± 67	-	-	42 ± 19
21	-	-	352 ± 172	-	-	60 ± 24
25	-	-	108 ± 41	-	-	32 ± 15
29	-	-	76 ± 29	-	-	-
33	-	-	50 ± 21	-	-	-
37	-	-	32 ± 14	-	-	-
41	-	-	20 ± 9	-	-	-
45	-	-	-	-	-	-
49	-	-	-	-	-	-
53	-	-	-	-	-	-
57	-	-	-	-	-	-
61	-	-	-	-	-	-
65	-	-	-	-	-	-

Примечание: среднее (экз./л) количество коловраток в 1 литре воды

Увеличение концентрации нефтезагрязнений до 1000 мг/л табл.5.13 приводит к снижению численности всех видов коловраток и вымиранию сообщества к 41 суткам наблюдений. Наиболее устойчивыми являются *Notholca squamula frigida* и *Keratella cochlearis macracantha*, элиминация которых наблюдается после 25 и 41 суток воздействия нефти.

Таблица 5.14. Численность видов коловраток (экз./л) при действии нефти с концентрацией 2 г/л

Сутки	Виды коловраток					
	<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Polyarthra longiremis</i>	<i>Notholca squamula frigida</i>	<i>Brachionus calyciflorus anuraeiformis</i>	<i>Filinia longiseta</i>	<i>Keratella cochlearis macracantha</i>
2000 мг/л						
1	965 ± 250	466 ± 146	587 ± 162	386 ± 96	130 ± 49	320 ± 98

5	112 ± 54	32 ± 17	165 ± 74	30 ± 16	10 ± 6	96 ± 46
9	30 ± 13	-	76 ± 24	-	-	20 ± 11
13	-	-	65 ± 20	-	-	32 ± 16
17	-	-	130 ± 64	-	-	12 ± 8
21	-	-	65 ± 20	-	-	-
25	-	-	30 ± 16	-	-	-
29	-	-	20 ± 11	-	-	-
33	-	-	12 ± 7	-	-	-
37	-	-	-	-	-	-
41	-	-	-	-	-	-
45	-	-	-	-	-	-
49	-	-	-	-	-	-

Примечание: \bar{x} – среднее (экз./л) количество коловраток в 1 литре воды

Аналогичная ситуация снижения численности коловраток наблюдается и при действии нефти с концентрацией 2000 мг/л. Полное вымирание сообщества коловраток наступает в течении 41 суток. К наиболее устойчивым видам относятся: *Notholca squamula frigida* и *Keratella cochlearis macracantha*.

Следовательно, нефтезагрязнения в диапазоне концентраций: 250-2000 мг/л оказывают негативное влияние на сообщества планктонных видов коловраток. При действии нефти происходит снижение численности и сокращение видового разнообразия беспозвоночных. Выявлены наиболее устойчивые к нефтезагрязнениям виды коловраток: *Notholca squamula frigida* и *Keratella cochlearis macracantha*. Выделена область адаптивных концентраций нефти в пресноводных водоёмах для коловраток, соответствующая концентрации 250 мг/л. В адаптивных концентрациях нефти наблюдается восстановление численности и формирование жизнеспособных популяций коловраток.

Анализ количества органотрофных бактерий выявил повышение их количества в нефтезагрязнённых водоёмах. Повышенное относительно контрольных условий количество бактерий наблюдается в 7-е, 15-е и 25-е сутки, что вероятно приводит к дополнительной стимуляции размножения коловраток.

При анализе общей численности сообществ коловраток в загрязнённых и незагрязнённых водоёмах, (таб.5.18) необходимо отметить асинхронность периодов активного размножения в опытных контрольных сообществах коловраток. Два периода активного размножения происходят в контрольных водоёмах: в 3 и 27 сутки и три в опытных: в 5, 9 и 43 сутки наблюдений. Наблюдается значительное превышение численности особей при вспышках размножения в опытных водоёмах.

Влияние нефтезагрязнений с концентрацией 250 мг/л приводит к изменению структуры сообществ коловраток в зависимости от длительности действия и видовой устойчивости. Для первичной реакции всех видов коловраток характерно кратковременное повышение численности с последующим снижением и переходом в колебательный режим. Происходит вымиранием неустойчивых видов. Некоторые виды коловраток способны сохраняться, откладывая яйца в ил, или переходят в покоящееся состояние анабиоза. В 9 и 33 сутки происходит элиминация видов: *Polyarthra longiremis* и *Synchaeta pectinata*. В 49 сутки практически элиминируется *Brachionus calyciflorus anuraeiformis*. На низком уровне численности находятся популяции: *Notholca squamula frigida*, *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis macracantha*. Начиная с 81-105 суток, наблюдается восстановление численности популяций адаптированных видов. Следовательно, при действии нефтезагрязнений происходит сокращение видового разнообразия сообществ коловраток и снижение численности популяций.

На основании проведённых исследований в диапазоне концентраций нефтезагрязнений: 250-2000 мг/л установлено негативное влияние нефти на сообщества планктонных коловраток, приводящее к сокращению видового разнообразия. Выявлены наиболее устойчивые к нефтезагрязнениям виды коловраток: *Notholca squamula frigida* и *Keratella cochlearis macracantha*. Определена область адаптивных концентраций нефти в пресноводных водоёмах для коловраток в пределах 500-250 мг/л. В адаптивных диапазонах концентраций нефти наблюдается восстановление численности и формирование жизнеспособных сообществ коловраток. Для устойчивых к нефти популяций коловраток характерны следующие адаптивные этапы: активное размножение, волнообразное изменение численности, отбор наиболее устойчивых особей и частичное или полное восстановление численности сообществ с новой структурой выживших популяций.

В загрязнённых водоёмах после внесения бензина (5г/л-10 г/л) наблюдается активное размножение коловраток, снижение и повторное размножение. Появляются и новые виды, предварительно не наблюдаемые в исследуемых водоёмах: *Filinia cornuta cornuta*, *Notholca squamula frigida*. Вероятно, происходит массовое размножение малочисленных видов. Количество видов в загрязнённом бензином водоёме ниже, чем в контроле.

При экспериментальных исследованиях популяций лабораторной культуры коловраток (*Brachionus plicatilis*) при действии нефти на различные возрастные группы без аэрации установлено снижение количества самок с созревающими яйцами в течение первых 29 суток наблюдения, которое сменяется увеличением в 37 сутки. Аналогичный волнообразный процесс характерен и для контрольной группы животных.

Следовательно, нефтезагрязнения стимулируют выход молодых особей из яиц и появление половозрелых особей. Значительное повышение численности половозрелых особей наблюдается в 5-13 сутки, снижение в 17- 45 сутки и повторное повышение в 45-61 сутки наблюдений с последующим снижением. В контрольной группе половозрелых особей повышение численности не так выражено и наблюдается с 5 по 13 сутки, постепенное снижение происходит в 17-45 сутки, повторное увеличение с 49 по 61 сутки наблюдений. Циклические изменения численности коловраток в опытных и контрольных группах совпадают по длительности. Для популяций коловраток характерно волнообразное изменение динамики численности, что связано с особенностями их размножения. При ухудшении условий существования под влиянием нефти наблюдается увеличение амплитуды численности без изменений длительности периодов колебаний в исследованных возрастных группах, что можно рассматривать в качестве адаптивных реакций популяций коловраток. Повышение уровня токсичности приводит к изменениям периодов колебаний численности популяций коловраток и диссинхронизации колебаний численности.

Необходимо отметить, что аналогичные колебательные адаптивные процессы наблюдаются в коре надпочечных желёз в онтогенезе белых мышей и популяции дрожжей при действии хронических факторов. Вероятно, можно говорить о характерной волнообразной феноменологии развития адаптивных реакций при хроническом действии факторов.

Повышение уровня загрязнённости стимулирует активный процесс размножения всех выживших видов коловраток. После вымирания и сокращения численности неустойчивых видов следует следующий этап активного размножения, отбора устойчивых видов и особей и заселения ими зоны обитания. В качестве неблагоприятных факторов можно рассматривать недостаток кислорода, влияние нефтезагрязнений и других неблагоприятных факторов.

Исследованиям адаптации популяций дрожжей к хроническим факторам относятся фундаментальные работы В. А. Калюжина (1987, 1989, 1990, 2007, 2010, 2011) в недостаточной мере известные и оценённые научной общественностью. В. А. Калюжин изучал адаптации популяций дрожжей к хроническим факторам: температура, pH, ДНФ, лимитирование питательными веществами. В температурной адаптации наблюдаются аналогичные стадии, характерные при дефиците питания: торможение, активации и нормализации скорости размножения, характерные для адаптации дрожжей при изменении температуры с 14 до 30 градусов. Переход между адаптивными стадиями осуществляется в колебательном режиме.

Разрабатываемая нами концепция динамической адаптации биосистем различных уровней организации при действии хронических факторов включает: увеличение амплитуды колебаний показателей, изменения частоты колебаний в сторону увеличения, десинхронизацию внутрисистемных процессов и установление устойчивого режима колебаний или стационарного состояния биосистемы.

Глава 6. Хроническое влияние магнитных полей на живые организмы.

Представление о том, что геомагнитное (ГМП) поле является экологическим фактором среды, необходимым для нормального функционирования биосферы, высказанное томским ученым П.В. Савостиным (1928), подтверждается и современными магнитобиологическими исследованиями. В 1975 г. Блейкмор открыл бактерии, непосредственно реагирующие на ГМП и перемещающиеся вдоль силовых линий, т.е. обладающие магниточувствительностью, или магнитотаксисом (Карташев, 2000)

Таблица 6.1.

Минералы железа, образующиеся вследствие биохимических процессов. (Хайнц А. Ловенстам, Джозеф Л. Киршвик, 1989)

Минералы	Таксоны	Механизм минерализации	Локализация минерала ((в типичных случаях)
<i>1. Оксиды</i> Магнетит (Fe ₃ O ₄)	Бактерии Простейшие. Моллюски Членистоногие Хордовые	Минерализация опосредованная остовом Неизвестен Минерализация опосредованная остовом Неизвестен Минерализация опосредованная остовом	Внутриклеточные магнитосомы Неизвестна Внеклеточно, в зубах хитонов В брюшке медоносных пчел В надрешетчатой кости тунца, в голове голубя
Ферригидрит (5Fe ₂ O ₃ · 9H ₂ O)	Бактерии Грибы Растения Животные	Минерализация опосредованная остовом Аналогично Аналогично Аналогично	В бактериоферритиновых мицеллах В ферритиновых мицеллах В мицеллах фитоферритина В ферритиновых мицеллах

Лепидокроцит (δ -FeOOH)	Губки Моллюски	Биоиндуцированная минерализация Минерализация опосредованная остовом	В спонгиновых гранулах В зубах хитонов
Гетит (α -FeOOH)	Моллюски	Минерализация опосредованная остовом	В зубах блюдечек
Аморфные оксиды трехвалентного железа	Бактерии Простейшие Кольчатые черви Моллюски	Неизвестен Неизвестен Минерализация опосредованная остовом Неизвестен	Непостоянная/неизвестная В цементе фораминифер В цементе трубок полихет В желудочных пластинках брюхоногих
Аморфный ильменит	Бактерии	Биоиндуцированная минерализация	На поверхности кожи голотурий
2. Сульфиды Пирит (FeS ₂)	Бактерии	Биоиндуцированная минерализация	Внеклеточная
Гидротроилит (FeS · nH ₂ O)	Бактерии	Биоиндуцированная минерализация	Внеклеточная
3. Сульфаты Ярозит KFe ₃ [(SO ₄) ₂ (OH) ₆]	Бактерии	Биоиндуцированная минерализация	Внеклеточная, показана только в лабораторных условиях
4. Фосфаты Аморфный гидрат фосфата трехвалентного железа	Кольчатые черви Моллюски Иглокожие	Минерализация опосредованная остовом Минерализация опосредованная остовом Аналогично	В грудных щитках видов <i>Sternaspis</i> В зубах хитонов В кожных гранулах голотурий

В основе магниточувствительности биосистем лежат процессы биоминерализации, т.е. биохимические реакции, в результате которых организмы образуют твердые минеральные включения. Образование магнетита, обладающего ферромагнитными свойствами, происходит с помощью специализированных биохимических систем, механизм которых кодируется геном бактерий. Микроорганизмы образуют кристаллы магнетита с размерами от 0,05 до 0,1 мкм, которые соответствуют одиночному магнитному домену. В свете современных исследований про-

цесс биоминерализации характерен для широкого класса организмов и лежит в основе геотропизма и магниторецепции. В пресноводных водоемах обнаружены бактерии различных морфологических типов, обладающих способностью перемещаться в направлении к южному полюсу. В морской воде содержатся микроорганизмы типа коковидных бактерий диаметром ~ 2 мкм, зеленоватые шаровидные диаметром около 5 мкм и яйцевидные размерами 15 мкм. Для всех этих микроорганизмов при $mV_0/kT > 1$ магнитотаксис представляет собой более эффективный механизм направленного перемещения организмов, чем хемотаксис. К тому же суточные, месячные, годовые вариации и инверсии геомагнитного поля (ГМП) содержат информацию о состоянии магнитосферы, географической широте и времени. Локальные магнитные аномалии могут быть использованы в качестве ориентиров при миграциях животных.

В случае биоиндуцированной минерализации минерал образуется вследствие взаимодействия конечных продуктов метаболизма организма с окружающей средой. В другом случае – “минерализации, опосредованной органическим остовом”, имеются специальные пространственные структуры в организме животного и биохимические реакции, обеспечивающие и контролирующие процесс минерализации. У моллюсков внутренний компонент аналогичной специализированной структуры состоит из белка типа фибрина или хитина, который покрыт слоями вещества с повышенной кислотностью. Поверхностные слои являются носителями центров кристаллизации, обеспечивают соответствующую ориентацию кристаллографических осей и регулируют рост кристаллов. В эволюционном аспекте первым, вероятно, возник механизм биоиндуцированной минерализации железа в докембрии около 2,4 млрд. лет назад. Начиная с раннего кембрия возникает механизм минерализации железа, опосредованный органическим остовом, который широко распространился среди самых различных групп животных в течение фанерозойского периода. Следовательно, механизм образования современного биогенного магнетита возник на ранних стадиях эволюции организмов, что является доказательством экологической и эволюционной роли электромагнитных факторов естественной среды. (Кишвинк и др., 1989)

Наличие у Земли постоянного магнитного поля объясняют конвективными движениями проводящего жидкого вещества в земном ядре, в частности гидромагнитным динамо, динамоэффект – самовозбуждение магнитных полей вследствие движения проводящей жидкости или газовой плазмы. Принимая гипотезу, согласно которой возраст геомагнитного поля сравним с возрастом Земли, рассмотрим геологическое прошлое геомагнетизма.

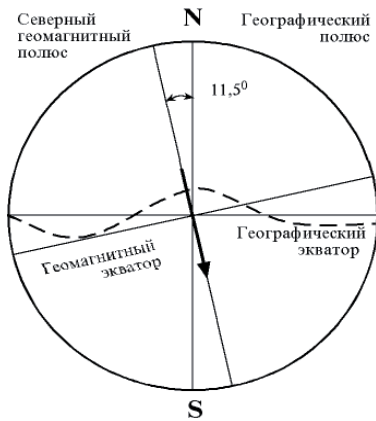


Рис. 6.1. Схематическое расположение географических и геомагнитных полюсов

Аналогично тому, как этапы биологической эволюции можно проследить по окаменелым органическим останкам, история магнитного поля Земли воспроизводится по палеомагнитным данным. Окаменелые твердые породы в процессе остывания приобретают естественную остаточную намагниченность, направление которой совпадает с вектором ГМП, соответствующего временному периоду образования пород. Остаточная намагниченность создается магнитными материалами: оксидами железа и титана, которые в небольших количествах содержатся практически во всех породах (Киришвинк Дж. и др., 1989). Анализ палеомагнитных данных позволил установить как изменение ГМП по напряженности, так и изменение полярности вектора ГМП, т.е. инверсии. При инверсии дипольного геомагнитного поля сохраняются либо направление вектора поля, при снижении до нуля напряженности с последующей противоположной ориентацией поля, либо сохранение напряженности при повороте вектора ГМП на 180 градусов. Средняя продолжительность периодов переполусовки составляет около 10.000 лет. Хронологическая шкала изменения полярности за последние 80 миллионов лет позволяет количественно оценить число инверсий ГМП для каждой геологической эпохи. Процесс переполусовки ГМП продолжается около 4000–5000 лет, и соответствующее снижение напряженности поля может быть равно данному интервалу или длиться в 2–4 раза больше. Необходимо отметить, что с периодами инверсии ГМП достаточно хорошо коррелируют многие показатели биосферы. Показано, что эпохи вымирания и возникновения различных видов морской микрофауны совпадают с инверсиями ГМП.

Во внутренних областях магнитосферы магнитное поле удерживает, как в магнитной ловушке, потоки быстрых частиц с большой энергией. Высокоэнергетические частицы образуют радиационные пояса Земли. Магнитное поле Земли является своеобразным экраном, которое препятствует проникновению в биосферу заряженных космических частиц. Изменения геомагнитного поля коррелируют с интенсивностью потока заряженных космических частиц.

Кеннек и Уоткинс выявили зависимость между геомагнитными инверсиями и вулканической активностью и климатом планеты. Рейд и др. выдвинули гипотезу, согласно которой увеличение потока заряженных частиц в период инвер-

сий в верхних слоях атмосферы приводит к уменьшению стратосферного озона и к увеличению интенсивности ультрафиолетовой радиации. В качестве одной из основных гипотез гибели биосферы Марса рассматривается разрушение магнитного поля планеты, озонового экрана и потери атмосферы.

К настоящему времени накопилось сравнительно большое количество данных, свидетельствующих о том, что многие биологические объекты способны воспринимать вектор геомагнитного поля. В исследованиях Ф. Брауна и его сотрудников, работающих в Северо-западном университете США, объектом исследования являлись планарии, улитки и некоторые другие животные, обнаружившие высокую чувствительность к слабым магнитным полям. Животные могли различать компасные направления в отсутствие обычных ориентиров, например освещения.

В результате проведенных исследований установлено, что подопытные животные (планарии, моллюски) способны ориентироваться в пространстве и различать географическое направление. В зависимости от времени суток моллюски движутся: утром западнее заданного (северного) направления, затем их движение начинает отклоняться к востоку по мере приближения к полудню. К вечеру движение моллюсков снова имеет западное направление. В искусственном магнитном поле (МП), в четыре раза превышающем по напряженности геомагнитное (1,7 Э), направление движения моллюсков не меняется при сохранении направления силовых линий магнита с направлением ГМП, но угол отклонения от средней линии возрастает.

Опыты показали, что чувствительность планарий и моллюсков к изменению направления магнитного поля достигает своего максимума в пределах от 0,1 до 1 Э. Следует отметить, что моллюски, например, обладают своеобразной инерцией, которая выражается в том, что после воздействия горизонтальным полем, более сильным чем геомагнитное, животные реагируют на поле Земли более слабым поворотом на запад, чем до воздействия. Эффект воздействия полем сохраняется в течение некоторого времени (по крайней мере 3–5 мин) после того, как прекращено действие этого поля.

Нами была проведена серия исследований по выявлению биологических особенностей адаптаций в реакциях дрожжевых грибов при действии магнитных полей, сравнимых по напряженности с ГМП (Карташев, Калюжин, Мигалкин, 1978; Мигалкин, Калюжин, Карташев, 1979; Карташев, 2000, Карташев, Большаков, 2005). В качестве тест-объекта использовались дрожжи (*Scaccharomyces cerevisiae*), интенсивность обменных процессов которых, оценивали по количеству выделившегося углекислого газа.

На первом этапе определялась чувствительность исследуемой реакции к постоянному магнитному полю (ПМП), и зависимость характера ответных реакций от пространственной ориентации вектора ПМП. Во второй серии опытов исследовались частотно-амплитудная зависимость реакций дрожжевой культуры в диапазоне от 0,01 Гц до 100 кГц. В третьей серии изучалось влияние сочетанных частотно-зависимых МП. В результате исследований влияний разнонаправленных постоянных магнитных полей (ПМП) на интенсивность брожения дрожжей при значениях напряженности поля 0,12; 0,25; 0,5; 1; 2; 4; 8 и 16 Эрстед (Э) установлено: статистически достоверные изменения реакции брожения наблюдаются в области 0,5 Э. Эффекты, зависящие от ориентации вектора ПМП располагаются в области 0,5–2 Э; увеличение напряженности поля выше 4 Эрстед приводит к ускорению брожения независимо от ориентации вектора ПМП (рис.6.3). В зависимости от угла наклона вектора поля выявлены следующие зависимости: при ориентации вектора ПМП параллельно вектору ГМП (геомагнитного поля)

наблюдается ускорение брожения дрожжей, в случае противоположной ориентации – торможение. Следовательно, в зависимости от величины напряженности ПМП качественно изменяется характер ответных реакций биосистем: в области 0,5–2 Э – зависящие от пространственной ориентации вектора поля, больше 4 Э независимые от ориентации ПМП.

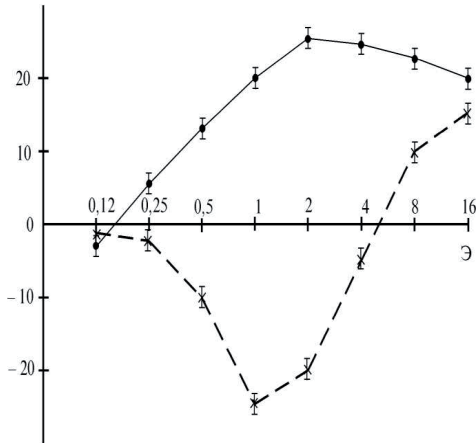


Рис. 6.2. Изменение среднестатистических показателей интенсивности брожения дрожжей при действии постоянного магнитного поля (ПМП):

- ПМП, направленное параллельно ГМП (0°);
- - - ПМП, направленное антипараллельно ГМП (180°) и горизонтально

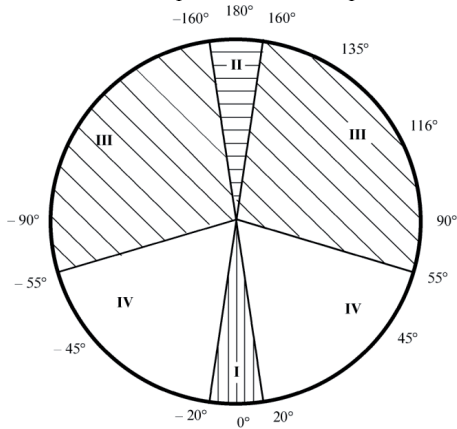


Рис.6.3. Зависимость интенсивности брожения дрожжей от ориентации вектора ПМП:

- 0° – направление вектора ПМП вертикально вниз;
- 180° – направление вектора ПМП вертикально вверх;
- 1, 2, 3, 4- Типы ответных реакций интенсивности брожения дрожжей.

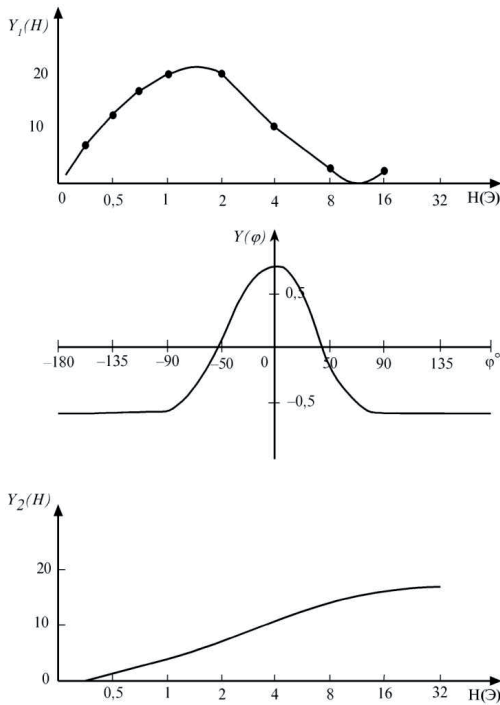


Рис.6.4. Характер теоретических зависимостей адаптивных реакций дрожжей при действии ПМП ($y_1(H)$, $y(\varphi)$ и $y_2(H)$).

Последующий анализ позволил выделить три составляющих адаптивного процесса гликолиза дрожжей в геомагнитном пространстве.

Первая составляющая ответных реакций существенно зависит от ориентации вектора поля и характеризуется увеличением эффекта в области 0,5–2 Э с последующим затуханием ~ 8 Э (рис. 7.5, $y_1(H)$). Процессы такого рода аппроксимируются зависимостями типа:

$$y_1(H) = a \cdot H \cdot e^{-aH},$$

где H – напряженность ПМП; a и σ – константы.

Вторая составляющая зависимых от ориентации ПМП ответных реакций $y(\varphi)$ и характеризуется зависимостью типа:

$$y(\varphi) = K e^{-c\varphi^2} - 1,$$

где φ – угол рад; c – коэффициент анизотропности биообъекта.

Следовательно, характер ответных реакций первого типа, зависимый от пространственной ориентации вектора ПМП, может быть представлен в виде

$$y_1(H, \varphi) = aH e^{-aH} (K e^{-c\varphi^2} - 1).$$

Третья составляющая адаптивного процесса биосистем характеризуется постепенным ускорением брожения дрожжей с выходом на плато при напряженности порядка 8 и 16 Э ($y_2(H)$) и может быть представлен в виде

$$y_2(H) = A(1 - e^{-gH}),$$

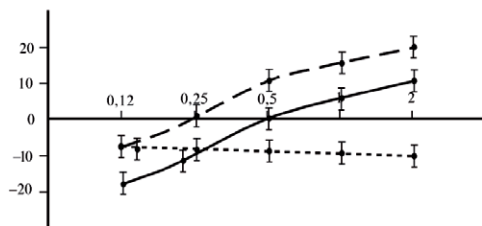
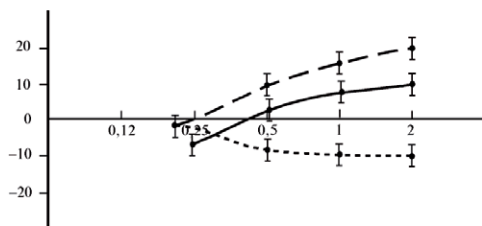
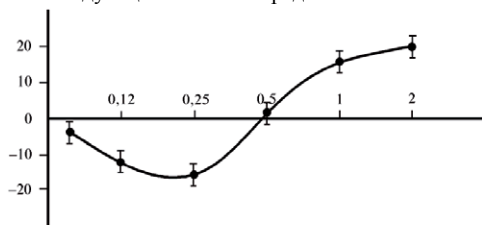
где H – напряженность ПМП; A и g – константы.

Следовательно, основные закономерности адаптивных реакций биосистем при действии постоянных магнитных полей могут быть представлены в виде трёх процессов.

Зависимые от векторной ориентации силовых линий магнитных полей адаптивные реакции биосистем локализуются в диапазоне напряженностей одного порядка (5 Э) со средней напряжённостью геомагнитного поля - (0,5 Э). Увеличение напряжённости постоянных магнитных полей выше 5 Эрстед приводит к независимым от векторных характеристик адаптивным реакциям биосистем.

Следовательно, векторные значения ПМП в пределах 5 Э являются экологически значимыми и представляют информацию о состоянии магнитосферы и инверсиях ГМП. Механизм восприятия векторной направленности ГМП сформировался на уровне одноклеточных организмов, закрепился генетически на уровне биоминерализации ферромагнетиков и характерен для всех биосистем.

Экспериментальные результаты, полученные при действии переменных магнитных полей (ПеМП) при напряжённостях от 0,06 до 2 Э в области фиксированных частот: 0,01; 0,1; 10; 50; 100; 200 и 400 Гц на интенсивность брожения дрожжей, позволили считать, что характер ответных реакций в исследованном диапазоне не зависит от частоты поля в исследованном диапазоне. Для удобства последующего анализа среднестатистическая кривая зависимости ответных реак-



ций исследуемой биосистемы от напряженности в частотном диапазоне 0,01–400 Гц представлена на рис.7.6. Проведённое сравнение полученной зависимости с изменениями по влиянию разнонаправленных постоянных магнитных полей (ПМП) на скорость брожения позволяет выявить общий характер в динамике адаптивных процессов. При значениях напряженности ПМП равных 0,25; 0,5; 1 и 2 Э, результирующая кривая, полученная при алгебраической суммации двух кривых ПМП, аналогична изменениям ответных реакций дрожжей под влиянием ПеМП.

а

Рис. 6.5. Изменения интенсивности брожения дрожжей при действии магнитных полей: абсцисса – напряженность поля, Э; ордината – разница в количестве выделившегося при брожении CO_2 в условных единицах между опытной и контрольной сериями:

а – изменение интенсивности гликолиза дрожжей при действии ПеМП с частотами: 0,01; 0,1; 10; 50; 100; 200 и 400 Гц;

б – изменение интенсивности брожения дрожжей при влиянии разнонаправленных ПМП: — вниз; --- вверх; — результирующая кривая;

в – влияние ПеМП, разнонаправленных полупериодов на интенсивность брожения дрожжей с частотами 0,1 и 50 Гц: — ПеМП направленные вниз; ---- – ПеМП, направленные вверх; результирующая теоретическая кривая.

В связи с тем, что при действии ПМП в области напряженности 0,5 Э происходит в зависимости от ориентации вектора поля ускорение или замедление брожения дрожжей, а под влиянием ПеМП $\sim 0,5$ Э изменений не наблюдается, высказана гипотеза о суммации эффектов при действии разнонаправленных полупериодов ПеМП. Гипотеза основывалась на предположении о том, что под влиянием синусоидальных ПеМП в частотном диапазоне 0,01–400 Гц изменения в интенсивности брожения, вызываемые в первом полупериоде колебаний, нивелируются противоположно направленным полем во втором полупериоде, приводя, таким образом, к нейтральному суммарному эффекту. Следовательно, биосистема дрожжевых грибов воспринимает переменные магнитные поля в исследованном диапазоне частот аналогично восприятию постоянных разнонаправленных магнитных полей.

Аналогичная алгебраическая суммация адаптивных реакций характерна и для напряженностей – 0,25; 1 и 2 Э. С целью проверки гипотезы проведены экспериментальные исследования по влиянию однополярных сигналов, образующихся в результате однополупериодного выпрямления. Среднестатистические данные, представленные на Рис.7.6 и полученная результирующая кривая хорошо согласуются с высказанными предположениями. Действительно, в частотном диапазоне 0,01–400 Гц при напряженностях, соизмеримых с ГМП (0,12; 0,25; 0,5 и 1 Э), при действии разнонаправленных ПеМП наблюдаются аналогичные зависимости в развитии ответных реакций биосистем как при действии разнонаправленных ПМП и синусоидальных ПеМП. В связи с тем, что выявленные нами закономерности прослеживаются до частот равных 400 Гц, микроинтервалы времени, в пределах которых восприятие переменных магнитных полей обусловлено экологически сложившимся биологическим механизмом восприятия постоянного геомагнитного поля, не превышают 10^{-3} секунд. Необходимо отметить, что фазность эффектов под влиянием ПеМП в большей степени зависит от величины и направленности отклонений суммарного поля от средней напряженности ГМП.

Экологическое значение средней напряженности земного поля (0,5 Э) заключается в том, что величина ГМП является в экологическом отношении точкой отсчета, отклонения от которой приводят к изменению суммарной интенсивности такой универсальной для всех биосистем адаптивной реакции, как гликолиз. Подтверждением высказанного положения являются обобщенные нами эмпирические закономерности: характер ответных реакций биосистем под влиянием вертикально ориентированных ПеМП аналогичен суммарному действию разнонаправленных ПМП. Характер ответных реакций биосистем при действии горизонтально направленных ПеМП аналогичен суммарному влиянию горизонтально направ-

ленных ПМП. Установлено, что под влиянием синусоидальных ПеМП в частотном диапазоне 0,01–400 Гц изменения в интенсивности брожения, вызываемые в первом полупериоде колебаний, нивелируются противоположно направленным полем во втором полупериоде, приводя, таким образом, к нейтральному суммарному эффекту. Следовательно, биосистема воспринимает переменные магнитные поля в исследованном диапазоне частот аналогично восприятию постоянных разнонаправленных магнитных полей и биологическим механизмом восприятия ПеМП аналогично восприятию разнонаправленных ПМП не превышают 10^3 секунд.

Естественным является и предположение, что в процессе эволюции у живых организмов сформировалась основанная на биогеометрическом магнетизме специализированная адаптивная биохимическая система, отслеживающая отклонения от геомагнитного поля в электромагнитном фоне по интенсивности, направленности и изменяющая биологические процессы.

Таким образом, проведенные исследования подтвердили представление о том, что значение напряженности и векторная направленность магнитного поля Земли являются экологически значимыми факторами в эволюции биосферы.

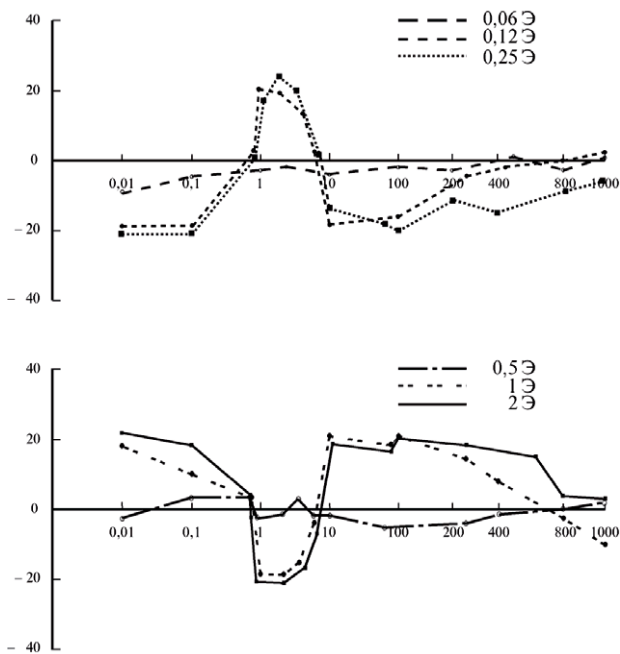


Рис.6.6. Амплитудно-частотные характеристики показателей интенсивности брожения дрожжей в зависимости от частоты ПеМП при фиксированных напряженностях 0,06, 0,12, 0,25 и 0,5; 1; 2 Э.

Представленные на рис.6.7 амплитудно-частотные зависимости изменения интенсивности брожения дрожжей при действии ПеМП в диапазоне частот от 0,01 до 1000 Гц позволили выделить частотнозависимые эффекты в диапазоне: 1,2 и 3 Гц, ограниченные переходными областями отсутствия изменений реакций к

ПеМП: (0.7-0.9 Гц и 3-5.Гц). В относительно узком частотном диапазоне наблюдается диаметрально противоположная направленность изменений интенсивности брожения дрожжей под влиянием переменных магнитных полей (1-3 Гц). При действии ПеМП, полученных методом полупериодного выпрямления с частотой 2 Гц разнонаправленность эффектов брожения дрожжей проявляется при напряжённости 0.5 Э, которая противоположна как по отношению к действию постоянного магнитного поля так и переменного. В области 0.25 и 1 Э для частот 1-3 Гц характер ответных реакций не зависит от полярности магнитного поля. Вероятно, переменное магнитное поле с частотой 2 Гц несёт информацию о подготовительных и начальных этапах инверсии магнитного поля Земли. Возможно, что инверсия постоянного магнитного поля Земли сопровождается колебаниями ГМП в частотном интервале 1-3 Гц. Переменное поле в диапазоне 2 Гц распространяется практически без затухания по всей биосфере и информация об инверсионных процессах ГМП становится доступной для всех биосистем.

Экологическое значение средней напряженности земного поля (0,5 Э) заключается в том, что величина ГМП является в экологическом отношении точкой отсчета, отклонения от которой по напряжённости и направлению силовых линий приводят к изменению интенсивности универсальной для всех биосистем адаптивной реакции гликолиза.

Показано, что в диапазоне: 1,2 и 3 Гц, ограниченном переходными областями отсутствия реакций к ПеМП: (0.7-0.9 Гц и 3-5.Гц) наблюдается инверсия адаптивных реакций биосистем. В относительно узком частотном диапазоне происходит диаметрально противоположная направленность изменений интенсивности брожения дрожжей. При действии ПеМП, полученных методом полупериодного выпрямления с частотой

2 Гц разнонаправленность эффектов брожения дрожжей проявляется при напряжённости 0.5 Э. Направленность интенсивности брожения противоположная по отношению к постоянному и переменному магнитному полю сохраняется в области частот: 1-3 Гц. В области 0.25 и 1 Э для частот 1-3 Гц характер ответных реакций не зависит от полярности магнитного поля. Отсутствие векторных зависимостей и инверсия полярностей в направленности интенсивности гликолиза при действии полупериодных ПеМП на частоте 2 Гц свидетельствует о нарушении биологического механизма реакции на векторные характеристики ГМП. Аналогичные изменения вероятно происходят при действии сигнала, подтверждающего нарушения в системе векторных параметров магнитного поля Земли.

Вероятно, переменное магнитное поле с частотой 2 Гц несёт информацию о подготовительных и начальных этапах инверсии магнитного поля Земли. Возможно, что инверсия постоянного магнитного поля Земли сопровождается колебаниями ГМП в частотном интервале 1-3 Гц. Переменное поле в диапазоне 2 Гц распространяется практически без затухания по всей биосфере и информация об инверсионных процессах ГМП становится доступной для биосистем. Одним из известных механизмов восприятие магнитных полей является процесс биоминерализации ферромагнетиков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адаптации животных к хроническим факторам окружающей среды рассматриваются в качестве одного из механизмов эволюционных изменений биосистем. Широко исследуются алгоритмы сформировавшихся адаптивных процессов (Шварц, 1980, Дильман, 1987). Значительно меньше известно о биологических механизмах становления и формирования адаптивных процессов. В рассмотренных нами поведенческих реакциях, онтогенезе млекопитающих, популяций, сообществ беспозвоночных и дрожжевых грибов прослеживаются частные и универсальные процессы адаптации.

Постнатальный онтогенез животных представляет собой развёртывание генетической программы индивидуального развития организма с целью оптимальной реализации воспроизводства и сохранения преимуществ вида. Физиологические системы млекопитающих обеспечивают развитие и приспособление животных к меняющимся условиям окружающей среды. Выявленные в наших исследованиях статистические зависимости возрастных динамик гистоморфологических показателей физиологических систем: крови, щитовидной и надпочечных желёз, сперматогенеза позволили выделить четыре типа интегральных показателей - компонент постнатального развития млекопитающих. Первая компонента включает: рост, увеличение массы тела и соответствующих им показателей, характеризующийся аллометрической возрастной динамикой. Для второй интегральной возрастной составляющей – пролиферативной активности характерна активация в постэмбриональном периоде с последующим снижением в течение жизни. Третья компонента связана с дифференцировкой клеток и в колебательном режиме изменяется в постнатальном развитии животных. Четвёртая составляющая, включающая интенсивность эндокринных процессов, носит колебательный характер возрастной зависимости, чувствительна к влиянию факторов и обеспечивает соответствие реакций физиологических систем и окружающей среды.

Следовательно, постнатальный онтогенез животных может быть представлен в виде динамических процессов роста и увеличения массы тела, клеточного деления, интенсивность которых снижается в зависимости от возраста и волнообразных изменений дифференцировки тканей и эндокринных систем, синхронизирующих разнонаправленные процессы развития организма. Вероятно, характер колебательных физиологических изменений определяет степень устойчивости организма к внешним воздействиям и продолжительность индивидуальной жизни животных и человека. Усиление интенсивности неблагоприятных факторов приводит к увеличению аплитуды и частоты колебаний физиологических систем.

Изучение хронических факторов, по продолжительности воздействий сравнимых с периодом индивидуальной жизни животных, позволило выявить особенности физиологических адаптаций в постнатальном развитии животных. Длительное влияние переменного электрического поля приводит к кумулятивным изменениям физиологических систем, наиболее выраженным в критические периоды ювенильного и инволюционного периодов животных. Кумулятивные изменения в системе сперматогенеза при действии электрического поля выражаются в снижении количества сперматозоидов и сокращении длительности активного периода сексуальной деятельности животных.

Постоянная цеолитовая подкормка стимулирует физиологические процессы в молодом возрасте млекопитающих, менее эффективна на этапе половозрело-

сти и приводит к негативным процессам в старости. Исследования выявили негативные последствия длительного применения цеолитов в среднем и старом возрасте, которые проявляются в снижении уровня сексуальной активности, численности сперматозоидов и дисбалансе в системе крови животных. Необходимо подчеркнуть, что сбалансированность внутренней среды организма, и введение, как и необоснованное выведение биологических активных веществ оказывает негативное воздействие на физиологическое состояние животных и человека.

Изучение длительного влияния зоопрепаратов на физиологическое состояние мышей в молодом, среднем и старом возрасте выявило волнообразный характер адаптивных реакций. В начальный период действия наблюдается повышение исследуемых показателей, которое сменяется угнетением. Поэтому при регламентации каждого из зоопрепаратов в качестве биологических добавок необходимо учитывать не только безопасную физиологическую дозу, но и длительность использования биологически активных добавок для каждого возрастного периода животных и человека. Профилактическое при облучении, предварительное введение препарата приводит к повышению радиорезистентности и более мягкому развитию адаптивных реакций организма млекопитающих при действии относительно небольших доз ионизирующего излучения.

Выделены четыре составляющие адаптационного процесса в постнатальном онтогенезе млекопитающих. Первая составляющая, ответственная за изменения роста и массы тела, при действии хронических факторов варьирует в пределах интенсивности ростовых процессов. Вторая компонента аналогична возрастной динамике пролиферативной активности, и длительное влияние факторов приводит к изменениям её возрастной динамики, ускоренному торможению и старению организма. В третьей составляющей присутствуют адаптивные процессы дифференцировки клеток тканей. Для неё типичен волнообразный характер развития адаптивных реакций в постнатальном онтогенезе животных, и внешние воздействия приводят к сдвигам и десинхронизации колебательных возрастных показателей состояния организма. Аналогичный десинхронизирующий характер возрастных адаптаций проявляется и в эндокринных процессах, частота и амплитуда которых изменяются при действии хронических факторов на развивающийся организм. Возрастная устойчивость в различные периоды индивидуальной жизни животных и человека оказывает корректирующее влияние на интенсивность и успешность адаптаций в постнатальном онтогенезе.

Таким образом, можно выделить основные черты возрастной адаптации млекопитающих при действии хронических факторов. Первичные нарушения проявляются в изменениях ритмических показателей: нарушается частота и амплитуда, происходит десинхронизация возрастной динамики нейроэндокринных показателей и дифференцировки клеток. Рассогласование возрастных процессов пролиферации и дифференцировки клеток приводит к изменениям в развитии и росте животных. Нарушения возрастной динамики пролиферативных процессов стимулирует онкологических процессов, и ускоряет старение организма животных и человека.

Вероятно, колебательные физиологических процессы связны с устойчивостью организма млекопитающих к внешним воздействиям, продолжительностью индивидуальной жизни животных и процессами видообразования. Эндокринные физиологические процессы и интенсивность дифференцировки различных тканей и органов можно рассматривать в качестве физиологических регуляторов индивидуальной и видовой адаптации животных. Хроническое влияние внешних факторов приводит к изменениям колебательных процессов, нормы реакции, устойчи-

вости, физиологическим и морфологическим трансформациям организма животных.

Придерживаясь геномной регуляции старения организмов, развиваемой В. П. Скулачёвым (2013), нами предложена гипотеза о том, что физиологическая реализация гена старения выражается в инверсии показателей каждой из физиологических систем млекопитающих в постнатальном онтогенезе. Нормированные профили каждой из физиологических систем состояния животных в старом возрасте инвертированы относительно профиля физиологического состояния молодых животных. Показатели с относительно высоким уровнем значений понижаются, физиологические показатели с относительно низкими уровнями значений повышаются. Процесс инверсии растянут в постнатальном развитии, динамика развития инверсионных процессов специфична для каждой физиологической системы и проявляется при сравнении нормированных профилей состояний молодых и старых животных. Генетически детерминированный инверсионный механизм старения млекопитающих обеспечивает плавный переход к гомеостазу старения и в зависимости от видовых и индивидуальных особенностей может варьировать в широких временных пределах.

Результаты исследований влияния хронических факторов на структуру ловчих сетей пауков-кругопрядов позволяют считать, что различные виды воздействий изменяют поведение пауков, что отражается в изменении структуры и конфигурации ловчих сетей. В зависимости от интенсивности действующих факторов и их длительности нарушения в поведении пауков, оцениваемые по изменениям в структуре ловчих сетей, носят адаптивный или необратимый характер. Адаптивные изменения поведения пауков разнообразны, повторяемы и периодичны. Нарушения локализуются в ловчих и свободных областях сетей пауков, существенно зависят от вида воздействий и их интенсивности. Так на автодорогах изменяются размеры ловчих сетей, снижается уровень их структурированности. При действии химических веществ увеличивается количество изменений в структуре ловчей зоны. Радиоактивные факторы приводят к нарушениям поведения пауков: появлению значительного количества отклонений в структуре ловчей зоны, искривлению или перекрыванию радиусов, а также отклонениям в других областях ловчих сетей пауков кругопрядов.

При действии внешних факторов, превышающих адаптивный уровень, независимо от вида воздействий ловчие сети становятся неструктурированными, нарушаются геометрические пропорции, пауки прекращают плести сети, мигрируют из опасных районов или погибают. Хронические влияния, развивающиеся в пределах адаптивного поведения, изменяют наиболее вариабильные поведенческие элементы пауков при строении ловчей зоны. Изменённые и закреплённые естественным отбором поведенческие алгоритмы встраиваются в структуру общего стереотипа поведения и стимулируют процессы видообразования животных. Следовательно, влияние хронических факторов в пределах адаптивной нормы приводит к постепенному развитию в колебательном режиме новых особенностей поведения, физиологических свойств и изоляции популяций паукообразных. Влияние факторов превышающих уровни адаптации приводит к разрушению поведенческих алгоритмов построения ловчих сетей, миграции, вымиранию неприспособленных особей, отбору устойчивых особей и видообразованию.

Выявлен комплекс адаптивных поведенческих реакций дождевых червей, проявляющийся при хроническом загрязнении почвы нефтепродуктами. В первом случае поведенческие реакции остаются без изменений и животные погибают. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет в среднем для нефти - 15%; бензина и дизельного топлива - 89%. Во втором случае дождевые

черви поднимаются до границы просачивания нефтепродуктов в почве, начинают двигаться вдоль нее в поисках чистой почвы и выживают. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет в среднем 60% - для нефти, 10% - для бензина и дизельного топлива. В третьем случае дождевые черви проходят слой почвы, загрязненный сырой нефтью, перпендикулярно границе просачивания, выходят на поверхность и погибают. Количество червей, отнесенных к данной реакции, составляет в среднем 25% - для нефти, 1% - для бензина и дизельного топлива. Восстановление численности популяций дождевых червей при действии нефтезагрязнений происходит за счет горизонтальной, частично возвратной, колебательной миграции червей с границ загрязнений. Скорость формирования фауны почв при нефтезагрязнениях в значительной степени определяется процессами деградации химических загрязнений в почве. Дождевые черви на загрязненные нефтью территории мигрировали через 90 дней после внесения загрязнений. Восстановление численности дождевых червей происходит в колебательном режиме параллельно снижению остаточной концентрации нефтепродуктов. При равных дозах внесения, бензин приводит к большей смертности дождевых червей, чем дизельное топливо и нефть.

Следовательно, для адаптивного поведения животных при хроническом влиянии факторов характерно изменения вариабильных элементов поведения, повторяющиеся отклонения от основного стереотипа с неоднократным возвращением к нему и выбором оптимальных алгоритмов поведения.

Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб приводит к адаптивным трансформациям сообществ. Первый этап характеризуется усилением колебательных процессов сезонных динамик видов, дифференцированным снижением численности в зависимости от устойчивости родов в сообществе к нефти. На втором этапе в зависимости от морфологической и физиологической устойчивости тестаций происходит формирование различных групп по степени их устойчивости к загрязнениям. Вымирают неприспособившихся виды, усиливается конкуренция выживших групп амёб с различной степенью устойчивости. Конкурирующие группы видов реализуют тактику асинхронных колебаний сезонных динамик численности. Происходит увеличение амплитуды, изменение частоты и десинхронизация колебаний численности видов тестаций в группах сообществ. Наблюдается расслоение каждой из групп по степени их устойчивости на уровне родов и видов. Просматриваются развитие колебательных и асинхронных процессов в динамике численности животных на уровне видов.

Третий этап адаптации проявляется в построении новой структуры сообществ амёб. Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим, при снижении интенсивности и времени действия факторов способен к восстановлению. Многолетние нефтезагрязнения на заболоченных торфяных почв Западной Сибири приводят к формированию новых, с относительно небольшим видовым спектром, устойчивых сообществ раковинных амёб.

Адаптивные реакции сообществ коловраток при действии нефтезагрязнений приводят к динамическим изменениям в структуре сообществ. Повышение уровня загрязнённости стимулирует волнообразный процесс размножения всех выживших видов коловраток. После вымирания и сокращения численности неустойчивых видов наблюдается период активного размножения, отбор устойчивых видов и особей, заселения ими зоны обитания и перестройка структуры сообществ. В качестве неблагоприятных факторов можно рассматривать недостаток кислорода, влияние нефтезагрязнений и других загрязнителей. Адаптивные реакции численности популяций коловраток при действии хронических факторов носят волнообразный затухающий характер. Установлено, что токсическое влияние нефти при

недостатке кислорода оказывает более выраженное негативное влияние во всех исследованных возрастных группах коловраток. Необходимо отметить, что улучшение внешних условий коловратки увеличивают численность, стремясь воспользоваться благоприятными условиями. Вероятно, каждый вид коловраток размножается с определённым периодом, который варьирует в зависимости от внешних условий. В результате колебательные подъёмы численности различных видов не накладываются друг на друга в стационарном сообществе. Действие негативных факторов приводит к смещению пиков численности отдельных видов, к нарушениям атоколебательной структуры сообщества и конкуренции.

Следовательно, на любой раздражитель популяции коловраток реагируют значительным увеличением численности, возможно избыточным. Во второй стадии происходит снижение общей численности коловраток и дифференцировка видов по степени их устойчивости до адекватного действующему фактору уровня. В третьей стадий наблюдается очередной подъём численности, происходит восстановление первоначальной численности в результате адаптации выживших видов и популяции к воздействию фактору. В случае дезадаптации происходит вымирание или спорообразование популяций на каждом из этапов последовательного размножения.

Коловратки относятся к наиболее древним многоклеточным животным и генетически закреплённые механизмы адаптации вероятно заложены в развитии всего комплекса адаптивных реакций животных. Необходимо отметить, что основные черты динамической адаптации: увеличение амплитуды колебаний, изменения частота в сторону увеличения, десинхронизация внутрисистемных процессов и установление устойчивого режима колебаний прослеживаются и на уровне простейших организмов: дрожжи, раковинные амёбы. В онтогенезе млекопитающих наблюдаются аналогичные колебательные процессы развития адаптивных реакций физиологических систем. Вероятно, колебательный характер динамической адаптации можно рассматривать в качестве основного механизма адаптации животных при хроническом действии факторов.

Коцепция динамической адаптации животных, разрабатываемая нами, рассматривает последовательность развития адаптивных реакций при действии хронических факторов: торможение, активация, нормализация. Каждый из этапов триады функционирует в колебательном режиме, выбирая оптимальный уровень реагирования. В зависимости от интенсивности и длительности действующих факторов изменяется амплитуда и частота колебаний показателей. Возможно развитие нескольких вариантов: изменения амплитуды колебаний и периодичности при незначительном варьировании частоты, изменения частоты без увеличения амплитуды, изменения частоты и амплитуды, диссинхронизация колебаний адаптивных показателей биосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аكوпова Т.С., Гриценко А.Н., Максимов В.М. Экология, нефть и газ. М.: Наука, 1997. 598 с.
- Аксенов В.С., Камьянов В.Ф., Титов В.И. Гетероатомные компоненты нефтей. Новосибирск: Наука, 1983. 237 с.
- Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж. et al. Молекулярная биология клетки: В 3-х т. Т. 1. (Molecular Biology of the Cell. Second edition) Уотсон. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Мир, 1994.
- Алексеев Д.А. Элементный состав раковин почвенных тестаций // Современные проблемы протозоологии: Матер. III Всесоюз. съезда протозоол. Вильнюс, 1982. С. 20.
- Артемьева Т.И., Жеребцов А.Л. Влияние нефтяного загрязнения на педобионтов природоклиматических зон. Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере. Сыктывкар, 1999, С. 16–17.
- Бакаева Е. Н. Гидробионты в оценке качества вод суши / Е. Н. Бакаева, А. М. Никаноров – Ин-т вод. проблем РАН. – М. : Наука, 2006. – 239 с.
- Бардик Д.Л., Леффлер У.Л. Нефтехимия / Пер. с англ. М.: ЗАО «Олимп-Бизнес», 2001. 416 с.
- Баскурян А.К., Карташев А.Г. Возрастные показатели системы крови белых мышей // Гематология и трансфузиология. М., 1986. Т. 31, №8. С. 46–49.
- Бейер Т.В., Крылов М.В., Серавин Л.Н., Старобогатов Я.И. Протисты: Руководство по зоологии. СПб.: Наука, 2000, Ч. 1. 679 с.
- Бобров А.А. Раковинные амебы и закономерности их распределения в почвах // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1130–1137.
- Борисович Т.М. К протистофауне почв, загрязненных нефтью // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Киев: Наук. думка, 1981, С. 36–37.
- Борисович Т.М. Влияние нефтяного загрязнения на почвенных простейших // Матер. докл. IX Междунар. коллоквиума по почвенной зоологии. Вильнюс, 1985. С. 43.
- Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. Экология почвенных беспозвоночных. М. Наука, 1973, С. 3–40,
- Бушов Ю.В. Психофизическая устойчивость человека в особых условиях деятельности: оценка и прогноз. Томск, 1992. 177 с.
- Воронцова З.А. Системный анализ морфофункциональных изменений в щитовидной железе при хроническом воздействии электромагнитных полей: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Гос. науч.-исслед. испытат. ин-т военной медицины МО РФ. Тула, 2004. 34 с.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. М. Наука, 1997. 102 с.
- Гайнулина М.К. Природные цеолиты в рационах норок // Зоотехния. 2003. №5. С. 13–16.
- Галковская Г. А., Вежновец В. В., Зарубов А. И., Молотков Д. В. Коловратки (Rotifera) в водных экосистемах Беларуси. Минск: БГУ, 2001. 185 с.

- Гельцер Ю.Г. Простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты (систематика, экология). М.: Изд-во МГУ, 1993. 175 с.
- Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Почвенные раковинные амебы и методы их изучения. М.: Изд-во МГУ, 1985. 79 с.
- Гольберг Е.Д. Справочник по гематологии. ТГУ, Томск, 1989, 468 с.
- Городецкая И.В., Божко А.П. Значение малых доз экзогенных тиреоидных гормонов в сохранении свободнорадикального гомеостаза миокарда и тиреоидного статуса в условиях антагонистических стрессов // Здоровоохранение. 2000. №1. С. 13–15.
- Гончаренко Е.Н., Кудряшов Ю.Б. Химическая защита от лучевого поражения. М.: Изд-во МГУ, 1985. 147 с.
- Григорьев Ю.Г., Васина А.Л. Электромагнитные поля и население. М., 2003. 116 с.
- Гриценко А.И., Аكوпова Г.С., Максимов В.М., Экология. Нефть и газ. М., Наука. 1997, 598 с.
- Дильман В.М. Четыре модели медицины. Л.: Медицина, 1987. 288 с.
- Држевецкая И.А. Эндокринная система растущего организма. М., Высшая школа, 1985. 240 с.
- Догель В.А. Общая протистология. М.: Советск. Наука. 1951. 603 с.
- Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. – М.: Наука, 2004. 348 с.
- Звягинцев Д.Г., Гузев В.С., Левин С.В. Изменения в комплексе почвенных микроорганизмов при антропогенных воздействиях // Успехи почвоведения. Сов. почвоведы на 13 Междунар. конгрессе почвоведов в Гамбурге, 1986. М., 1986. С. 64–68.
- Иванов А.В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Изд-во ЛГУ, 1965. – 304 с.
- Иванова Л.А., Карташев А.Г. Влияние переменного электрического поля промышленной частоты на семенники белых мышей // Физиол. ж. Киев, 1991. Т. 37, №6. С. 71–78.
- Калюжин В.А. Ответная реакция турбидостатной культуры дрожжей на быстрое однократное изменение температуры культивирования // Микробиология. – 1987. – Т. 56, вып. 1. – С. 78-83.
- Калюжин В.А. Термотолерантность дрожжей и ее экологическое значение // Журнал общей биологии. – 1987. – № 2. – С. 195-199.
- Калюжин В.А. Ответная реакция на тепловой стресс у турбидостатной культуры дрожжей в лимитированных и нелимитированных условиях // Микробиология. – 1987. – Т. 56, вып. 2. – С. 259-263.
- Калюжин В.А. Лимитированная турбидостатная культура дрожжей в условиях теплового стресса // Известия АН СССР. Серия биологическая. – 1989. – № 5. – С. 786-791.
- Калюжин В.А. Влияние быстрого повышения концентрации 2,4-динитрофенола на рост турбидостатной культуры дрожжей // Микробиология. – 1990. – Т. 59, вып. 5. – С. 756-762.
- Калюжин В.А. Влияние 2,4-динитрофенола на устойчивость турбидостатной культуры дрожжей к тепловому шоку // Микробиология. – 1998. – Т. 67, № 4. – С. 476-481.

- Калюжин В.А. Рост турбидостатной культуры дрожжей при высокой концентрации растворенных веществ в стационарном режиме и в условиях осмотического шока // Микробиология. – 1998. – Т. 67, № 5. –С. 607-612.
- Калюжин В.А., Калюжина О.В. Влияние концентрированных растворов солей тяжелых металлов на физиологические и кинетические показатели микроорганизмов // Вестник Томского государственного университета. – 2007. – № 298. – С. 218-222.
- Калюжин В.А. Переходные процессы у дрожжей *S.cerevisiae*. М.,2011, 235 С.9. – С. 148–151.
- Карпов С.А. Система протистов. Омск: ОмГПУ, 1990. 215 с.
- Карташев А.Г., Иванова Л.А. Хроническое действие переменного электрического поля на эндокринную систему белых мышей // Гигиена и санитария. М.: Медицина, 1988. №5. С. 9–12.
- Карташев А.Г., Баскурян А.К. Хроническое действие цеолитов на систему крови белых мышей. Физиологический ж. 1994.Т.40. №1. С.61-65.
- Карташев А.Г., Электромагнитная экология. ТГУ, Томск, 2000, 276 с.
- Карташев А.Г., Большаков М. А. Основы электромагнитной экологии. ТГУ, Томск, 2005, 206 с.
- Карташев А.Г., Экологические аспекты нефтедобывающей отрасли Западной Сибири. ТУСУР, Томск. 2007.-218 с.
- Карташев А.Г.,Карташева А.А. Структура ловчих сетей пауков-кругопрядов. ТУСУР, Томск, 2009. 120 с.
- Карташев А.Г., Влияние хронических факторов в постнатальном онтогенезе животных. – Томск, В-Спектр, 2010, 122 с.
- Карташев А.Г., Смолина Т.В. Влияние нефтезагрязнений на почвенных беспозвоночных животных.-Томск, В-Спектр, 2011, 146 с.
- .Карташев А. Г., Ковальская Т. В., Ковальская М. В. Влияние нефтезагрязнений на фауну беспозвоночных болотных экосистем // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее / Материалы Третьего Международного полевого симпозиума (Ханты-Мансийск, 27 июня – 5 июля 2011) / Под ред. акад. С. Э. Вомперского – Новосибирск, 2011. С. 174-175
- Карташев А. Г., Ковальская М.В. Влияние нефтезагрязнений на коловраток. Сибирский экологический журнал, 4 (2012) С. 505-510.
- Карташев А.Г., Козлов К.С., Грязнов А.Г. Влияние нефтезагрязнений на выживаемость дождевых червей. Сибирский экологический ж. 2006. №5. С. 629–637.
- Карташев А.Г., Смолина Т.В. Влияние нефти на популяцию раковинных амёб (*Rhizopoda, Testacea*) в условиях искусственного загрязнения. Зоологический ж., М. 2007. Т. 85, №11. С. 1027–1033.
- Кишвинк Дж.,Джонсон Д., Мак-Фадден Б. Биогенный магнетит и магниторецепция. Мир.,М., 1989, 510 с.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов, т.1, Л., Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 657 с.
- Козлов К.С., Антонова Е.В. Кариопатологические изменения амёбоцитов дождевых червей под влиянием дизельного топлива. Сб. Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных экосистемах. Днепрпетровск, 2003. С. 37–40,

- Козлов К.С., Карташев А.Г. Изменение численности и поведенческих реакций дождевых червей в условиях загрязнения почв нефтью. Сибирский экологический ж. 2004. № 4. С. 463–466.
- Корганова Г.А. Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Testacea): фауна, экология, принципы организации сообществ: Дис. ... д-ра биол. наук. 1997. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. 343 с.
- Корганова Г.А. К вопросу о системе простейших и таксономическом положении раковинных амёб (Rhizopoda, Testacea) // Успехи современной биологии. 2004. Т. 124. № 5. С. 443–456.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. 2. Прокариоты и низшие эвкариоты. СПб.: Наука, 1998. 357 с.
- Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970.
- Коловратки (таксономия, биология и экология): материалы Междунар. науч. конф. по коловраткам. Борок, 6-8 декабря 2005 г., 346 с.
- Лапшина Е.Д. Блойтен В. Типы нарушений и естественное восстановление растительности олиготрофных болот на нефтяных месторождениях Томской области. Сибирский ботанический журнал. Новосибирск, 1999. Т.1, №1. С. 129–140.
- Лейкок Дж. Ф., Вайс П.Г. Основы эндокринологии. М.: Медицина, 2005. 250 с.
- Лепинис А.К., Гельцер Ю.Г., Чибисова О.И., Гептнер В.А. Определитель Protozoa почв европейской части СССР. Вильнюс, 1973. 172 с.
- Лукьянцев С.В. Фауна и экология пауков (Arachneda, Aranei) подзоны южной тайги Западной Сибири дис.канд. биол. наук. – Томск, 1999. – 125 с.
- Марусик Ю.М. Сравнительное изучение сетей пауков-кругопрядов (Aranei: Araneidae, Tetragnathidae, Uloboridae) Лагодехского заповедника. Вестн. зоол. – 1987. – Вып. 3. – С. 83–86.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Раковинные амёбы в водных экосистемах поймы реки Суры (Среднее Поволжье). Структура Сообщества // Зоологический журнал. 2006. Т. 85. № 12. С. 1395–1404.
- Макаров Ю.А., Горховенко Н.Е. Влияние цеолитов Вагинского месторождения на биохимический статус бройлеров // Сибирский вестник сельскохозяйственных наук. 2006. № 4. С. 57–61.
- Мальцев Б.М. Влияние природных цеолитов на репродуктивную функцию животных / Ветеринария. 1999. № 2. С. 350–356.
- Меерсон Ф.З., Пшенникова М.Г. Адаптация к стрессовым ситуациям и физическим нагрузкам. М.: Медицина, 1988. 256 с.
- Михайлов К.Г. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) территорий бывшего Советского Союза. М. Зоологический музей МГУ. 1997, 416 с.
- Мигалкин И.В., Карташев А.Г., Иванова Л.А., Баскурян А.К. Количественные критерии оценки стадий постнатального периода развития млекопитающих // Физиологический ж. Киев, 1991. Т. 37, №2. С. 93–99.
- Молодова Л.П. Особенности распространения почвенной мезофауны вблизи нефтяной скважины. Экология. 1980, №3. С. 89–91.
- Никитина З.И., Голодяев Г.П. Экология микроорганизмов и санация почв техногенных территорий. Владивосток, Дальнаука, 2003. 179 с.
- Новицкий В.В., Козлов Ю.А., Лаврова В.С., Шевцова Н.М. Гемопоз, гормоны, эволюция. Новосибирск, Наука, 1997, 432 с.

- Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биоценозов южной тайги. М. Наука, 1974. 231 с.
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М., Наука, 1979, 272 с.
- Пиковский Ю.И. Природные и техногенные потоки углеводов в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1993. 208 с.
- Плеханов Г.Ф. Основные закономерности низкочастотной электромагнитобиологии. Томск, 1990. 187 с.
- Плотников В.В. Экология Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень, 1997. 208 с.
- Попков В.К., Воробьев Д.С., Лукьянцева Л.В., Рузанова А.И. Бассейн реки Васюган как модель пойменно-речной системы для изучения влияния нефтяного загрязнения на водные сообщества. Эколого-биохимические исследования в бассейне Оби. Томск, 2002. С. 220–245.
- Рябикова Т.П. Пауки-кругопряды сем. Araneidae юга Западной Сибири. – Новосибирск, 1990. – 23 с.
- Рябикова Т.П. К фауне пауков-кругопрядов (Arachneda, Aranei) юга Западной Сибири. Пауки и насекомые Сибири. – Новосибирск, 1985. С. 9–13.
- Савостин П.В. Исследования поведения ротирующей растительной плазмы в постоянном магнитном поле. Томск. Изв. ТГУ 1928. Т.29 Вып.4. С.207–220
- Селье Г. На уровне целого организма: Пер. с англ. М., 1972.
- Синой Оуян, Воронцова З.В., Перов Ю.Ф. Морфофункциональная реакция коры надпочечников на воздействие низкочастотного магнитного поля // Мед. физика. 2005. № 4 (28). С. 47–49.
- Скуртова И.В. Опасные и вредные производственные факторы, характеризующие работы на воздушных линиях электропередачи сверхвысокого напряжения // Наука – производство – технология – экология: сб. матер. Всерос. науч.-техн. конф. В 8 т. Т. 4. Киров: ВятГУ, 2006. С. 117–122.
- Слоним А.Д. О физиологических механизмах природной адаптации животных и человека. М.; Л., 1964.
- Скулачѳв В., Скулачѳв М., Жизнь без старости. Изд.Эскмо. 2013. 256 с.
- Соловьев и др. Опыт использования цеолитов для коррекции гемостатических нарушений при стресс-воздействиях. Челябинск, 2004. Уро РАН Известия. №5. С. 32–37.
- Тарабаев Ч.К. О трофоэкологии пауков. Фауна и экология пауков СССР : тр. ЗИН АН СССР, 1985, т. 139. – Л, С. 99–104.
- Тыщенко В.П. Определитель пауков Европейской части
- СССР. Л. : Наука, –1971. – 281 с.
- Тыщенко В.П. Ловчие сети пауко-кругопрядов. Зоол.ж. 1984,Т.63, № 6, С. 839-847.
- Тыщенко В.П. Ловчие сети пауков-кругопрядов. 3. Географическая изменчивость сетей у *Araneus marmoreus* / В.П. Тыщенко, Ю.М. Марусик // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64, № 12. – С. 1816–1822.
- Угрюмов М.В. Механизмы нейрэндогенной регуляции. М.: Наука, 1999. 299 с.
- Хавинсон В.Х., Анисимов В.Н. Пептидные биорегуляторы и старение / Отв. ред. И.П.
- Хаусман К. Протозоология. М.: Мир, 1988. 334 с.

- Хайнд Р. Поведение животных. М.: МИР, 1975. 848 с.
- Хайнц А. Ловенстам, Джозеф Л, Киршвик. Биоминерализация железа: геобиологический подход. В книге Биогенный магнитит и магниторецепция. М, изд. МИР, 1989. С. 15-29.
- Хэм А, Кормак Д. Гистология. М., Мир, 1983.
- Чижов Б.Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского округа. Тюмень, 1998, 250 с.
- Шенборн В. Изучение эволюции на примере ракообразных амёб (Testacea) // Журн. общ. биол. 1971, Т. 32. № 5. С. 530–540.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. Наука. М. 1980. 277 с.
- Breed A.L. The fate of the intact orb web of the spider *Araneus diadematus* / A.L. Breed, V.D. Levine, D.B. Peakall, P.N. Witt // Journal of Arachnology. – 1964. – Vol. 7, № 3. – P. 259–295.
- Booth R.K. Testate amoebae as paleoindicators of surface-moisture changes on Michigan peatlands: modern ecology and hydrological calibration // J. Paleolimnol. 2002. Vol. 28. P. 329–348.
- Chacon. Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with consideration of how orb webs trap prey /
- Chacon, W.G. Eberhard // Bull Br. Arachnology. – 1980. – Vol. 5. – P. 29–38.
- Heal O.W. Observations on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum* // J. Anim. Ecol. 1964. Vol. 33. P. 395–412.
- Kishaba K., Mitchell E.A.D. Changes in testate amoebae (Protists) communities in a small raised bog. A 40-year study // Acta Protozool. 2005. Vol. 44. P. 1–12.
- Johanson R.R. The effect of DDT on the Webs of Aranea diademata / R.R. Johanson // New. Soc. Fauna Flora Fenn. – 1967. – Vol. 43. – P. 100–104.
- Johanson R.R. Influence of DDT C1 on Web-Building in Aranea diademata / R.R. Johanson // New. Soc. Fauna Flora Fenn. – 1972. – Vol. 48. – P. 5–11.
- Eberhard W.G. Photography of orb webs in the field / W.G. Eberhard // Bul. Brit. Arachnology. – 1976. – Vol. 3, No. 7. – P. 200–204.
- Eberhard W.G. Behavioral characters for the higher classification of orb-weaving spiders; Evolution / W.G. Eberhard. – 1982. – 36(5). – P. 1067–1095.
- Eberhard W.G. Web-building behaviour of anapid, symphytognathid and mysmenid spiders (Araneae) / W.G. Eberhard // Journal of Arachnology. – 1986. – 14(3). – P. 339–355.
- Eberhard W.G. Early stages of orb construction by *Philoponella vicinia*, *Leucauge mariana* and *Nephila clavipes* (Araneae, Uloboridae and Tetragnathidae) and their phylogenetic implications / W.G. Eberhard // Journal of Arachnology. – 1990. – 18(2). – P. 205–234.
- Foelix R.F. Biology of Spiders, Harvard University Press /
- R.F. Foelix. – 1982. – 450 p.
- Herberstein M.E. Asymmetry in spider orb-webs: a re
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R. et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukariot. Microbiol. 2005. Vol. 52. P. 399–432.
- Bonnet L. Types morphologiques, écologie et evolution de la thégue chez les Thécamoebiens // Protistologica. 1975. Vol. 11, № 3. P. 303–378.

- Booth R.K. Testate amoebae as paleoindicators of surface-moisture changes on Michigan peatlands: modern ecology and hydrological calibration // J. Paleolimnol. 2002. Vol. 28. P. 329–348.
- Charman D.J., Hendon D., Woodland W.A. The identification of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in peats. QRA Technical Guide. 2000, №. 9. London Quaternary Research Association. 147 p.
- Charret R. Contribution a l'étude cytologique et biologique de *Hyalosphenia papilio* Leidy (Rhizopoda, Testacea) // Bull. biol. France et Belgique. 1964. Vol. 98. P. 369–390.
- Corliss J.O. An interim utilitarian («Usre-friendly») hierarchial classification and characterization of the protists // Acta Protozool. 1994. Vol. 33. P. 1–51.
- Snell T. W., Moffat B. D., Janssen C., Persoone G. Acute toxicity Tests Using Rotifers. IV. Effects of Cysts Age, Temperature and Salinity on the Sensitivity of *Brachionus calyciflorus*. J. Ecotoxicol // J. Envir. Safety. 1991. 24, P. 308–317.
- Snell T. W., Janssen C. R. Microscale toxicity testing with rotifers. In Wells, P. G., K. Lee & Ch. Blaise (eds), Microscale Testing in Aquatic Toxicology, Advances, Techniques and Practice. CRC Press. 1998, P. 409–422.
- Ferrando M. D., Andreu-Moliner E. Acute toxicity of toluene, hexane, xylene and benzene to the rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus plicatilis* // J. Bull. Envir. Cont. Toxic. 1992. 49, P. 266–271.
- Snell T. W., Moffat B. D., Janssen C., Persoone G. Acute toxicity Tests Using Rotifers. IV. Effects of Cysts Age, Temperature and Salinity on the Sensitivity of *Brachionus calyciflorus*. // J. Ecotoxicol Envir. Safety. 1991. V. 24, P. 308–317.
- Snell T. W., Janssen C. R. Microscale toxicity testing with rotifers. In Wells, P. G., K. Lee & Ch. Blaise (eds), Microscale Testing in Aquatic Toxicology, Advances, Techniques and Practice. CRC Press. 1998, P. 409–422.
- Sandoval C.P. Plasticity in web design in the spider. *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type / C.P. Sandoval // Funct. Ecol. – 1994. – Vol. 8. – P. 701–707.
- Sherman P.M. The orb-web: an energetic and behavioural estimator of a spider's dynamic foraging and reproductive strategies / P.M. Sherman // Anim Behav. – 1994. – Vol. 48. – P. 19–34.
- Tso I.M. Stabilimentum-decorated webs spun by *Cyclosa conica* (Araneae: Araneidae) trapped more insects than undecorated webs / I.M. Tso // Journal of Arachnology. – 1998. – Vol. 26. – P. 101–105.
- Takebe H., Shida T., Kato M., Masada E. Biological and health effects from exposure to pore-line frequency electromagnetic fields. Tokyo, 2001. 368 p.
- Witt P.N.: Die Wirkung von Substanzen auf den Netzbau der Spinne als biologischer Test – Springer / P.N. Witt. – Verlag, Berlin. 1956. – P. 81–95.
- Witt P.N. Changes in orb-webs of spiders during growth (*Araneus diadematus* Clerk and *Neosconavertebrata* McCook) / P.N. Witt, R. Baum // Behaviour. – 1960. – Vol. 16. – P. 309–318.
- Zshokke S. Web construction behaviour of the orb weaving spider *Araneus diadematus* Cl. / S. Zshokke. Dissertation, Universität Basel. 1994. – 177 P.
- . Zshokke S. Factors influencing the size of the orb web in *Araneus diadematus* / S. Zshokke // In: Proceedings of the 16th European Colloquium of Arachnology (Zabka M, ed). – 1997. – P. 329–334.

- . Zshokke S. Radius construction and structure in the orb-web of *Zilla diodia* (Araneidae) / S. Zshokke // *Journal of Comparative Physiology*. – 2000. – Vol. 186. – P. 999–1005.
- Zshokke S. Form and function of the orb-web / S. Zshokke // In: *European Arachnology*. – 2002. – P. 99–120.
- . Zshokke S. Unfreezing the behaviour of two orb spiders / S. Zshokke, F. Vollrath // *Physiology & Behavior*. – 1995. – Vol. 58. – P. 1167–1173.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Влияние хронических факторов на поведение пауков	4
1.1. Распространение пауков- кругопрядов	4
1.2. Структура ловчих сетей пауков семейства Araneida	6
1.3. Экологическое значение ловчих сетей пауков	7
1.4. Структура ловчих сетей Singa Hamata	10
1.5. Структура ловчих сетей Cyclosa conica	16
1.6. Структура ловчих сетей Larinioides cornutus	21
1.7. Структура ловчих сетей Larinioides patagiatus	26
1.8. Структура ловчих сетей Araneus marmoreus	31
1.9. Структура ловчих сетей Araneus quadratus	36
1.10. Структура ловчих сетей Araneus nordmanni	41
1.11. Структура ловчих сетей Araneus diadematus	45
1.12. Структура ловчих сетей Tetragnatha extensa	50
1.13. Стратегия поведения пауков при строительстве ловчих сетей	55
1.14. Биотопическая изменчивость структуры ловчих сетей	57
1.15. Возрастная структура ловчих сетей пауков рода Araneus	65
1.16. Влияние хронических антропогенных факторов на структуру ловчих сетей Larinioides patagiatus	67
1.17. Влияние радиоактивных загрязнений на структуру ловчих сетей пауков-кругопрядов	75
Глава 2. Хроническое влияние нефти и нефтепродуктов на поведение дождевых червей	79
2.1. Влияние нефтезагрязнений на поведение дождевых червей в лабораторных условиях	79
2.2. Влияние нефти и нефтепродуктов на поведение и численность дождевых червей в природных условиях	86
Глава 3. Влияние хронических факторов в постнатальном онтогенезе живо- ных	111
3.1. Возрастная динамика показателей системы крови белых мышей	111
3.2. Постнатальное развитие системы сперматогенеза белых мышей	117
3.3. Постнатальное развитие надпочечных желёз белых мышей	121
3.4. Постнатальное развитие щитовидной железы белых мышей	125
3.5. Интегральные процессы постнатального развития млекопитающих	127
3.6. Хроническое действие переменного электрического поля в постнатальном развитии животных	130
3.7. Хроническое влияние переменного электрического поля на систему крови белых мышей	131
3.8. Влияние переменного электрического поля на сперматогенез животных	133
3.9. Хроническое влияние переменного электрического поля на состояние надпочечников	136
3.10. Влияние переменного электрического поля на щитовидную железу животных	139

3.11. Хроническое влияние кормовых адсорбентных добавок-цеолитов в постнатальном онтогенезе животных.....	141
3.12. Влияние цеолитовой подкормки на состояние надпочечников и щитовидных желёз животных.....	143
3.13. Влияние цеолитов на систему крови белых мышей.....	145
3.14. Влияние цеолитовой подкормки на систему сперматогенеза белых мышей.....	147
3.15. Морфофункциональное состояние печени белых мышей, получавших с пищей цеолиты.....	149
3.16. Влияние зоопрепарата на физиологическое состояние белых мышей.....	151
3.17. Влияние зоопрепарата на систему крови белых мышей.....	152
3.18. Влияние зоопрепарата на систему сперматогенеза белых мышей.....	157
3.19. Влияние зоопрепарата на надпочечные железы мышей.....	158
3.20. Влияние зоопрепарата на состояние щитовидной железы.....	162
3.21. Особенности возрастной адаптации млекопитающих.....	165
Глава 4. Влияние хронических нефтезагрязнений на ракообразных амёб.....	173
4.1. Биология ракообразных амёб.....	173
4.2. Влияние нефтезагрязнений на сообщества ракообразных амёб.....	183
4.3. Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества амёб суходольного Луга.....	190
4.4. Влияние нефтезагрязнений на ракообразных амёб влажного луга.....	207
4.5. Результаты полевых исследований по влиянию нефтезагрязнений на сообщества ракообразных амёб.....	212
Глава 5. Адаптации сообществ коловраток к нефтезагрязнениям.....	215
5.1. Адаптации популяций солоноводных коловраток к нефтезагрязнениям.....	218
5.2. Влияние нефтезагрязнений на видовую устойчивость планктонных коловраток.....	227
Глава 6. Хроническое влияние магнитных полей на живые организмы.....	235
Заключение.....	246
Список литературы.....	251
Оглавление.....	259

**More
Books!** 



yes
i want morebooks!

Покупайте Ваши книги быстро и без посредников он-лайн – в одном из самых быстрорастущих книжных он-лайн магазинов! окружающей среде благодаря технологии Печати-на-Заказ.

Покупайте Ваши книги на
www.more-books.ru

Buy your books fast and straightforward online - at one of world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at
www.get-morebooks.com

