

На правах рукописи

ЛЕЙРИХ Анна Николаевна

**ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ ПОЧВОБИТАЮЩИХ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ**

03.02.08 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Берман Даниил Иосифович,

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Саулич Аида Хаматовна,
Санкт-Петербургский государственный
университет, профессор

доктор биологических наук
Бабенко Анатолий Борисович, Институт проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
ведущий научный сотрудник

доктор биологических наук, профессор
Кузнецова Наталия Александровна,
Московский педагогический государственный
университет, профессор

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт экологических
проблем Севера Уральского отделения Российской
академии наук

Защита состоится «28» марта 2013 года в 16 часов на заседании
Диссертационного совета Д212.232.08 при Санкт-Петербургском
государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург,
Университетская наб., 7/9, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке им. А.М. Горького Санкт-Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан _____

И.о. ученого секретаря диссертационного совета,
доктор биологических наук

Г.О. Черепанов

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Главная черта, объединяющая климаты России, – холодная зима. Доля территорий с положительными зимними температурами почвы ничтожна, а вечная мерзлота занимает почти 60% всей площади страны. В северной части Северной Америки – в Канаде и на Аляске – положение аналогичное. На всем пространстве Голарктики обитают тысячи видов беспозвоночных животных, приспособившихся к выживанию в морозные зимы.

Исследования устойчивости беспозвоночных животных к отрицательным температурам и механизмов ее обеспечения на физико-химическом, биохимическом и генетическом уровнях активно развиваются за рубежом. Однако к настоящему времени изучена криорезистентность лишь около 450 видов насекомых и менее 100 других беспозвоночных. В то же время отдельным модельным объектам посвящены многие десятки публикаций. Дальнейший прогресс в познании холодовых адаптаций будет определяться экологическими подходами и анализом приспособленности животных к среде обитания (Danks, 2005). Большинство статей этой направленности рассматривает резистентность беспозвоночных, зимующих в стволах деревьев или на воздухе выше линии снега. Некоторые посвящены антарктическим и высокоширотным североамериканским животным. Зимняя экология 51 вида насекомых в одном регионе изучена в окрестностях г. Тарту (Эстония) в 70-х годах XX века. Поскольку климат этого района относительно мягкий, основное внимание уделялось открыто зимующим формам, для которых оценены пределы физиологических возможностей в экстремально холодные годы. Устойчивость к низким температурам зимующих в почве беспозвоночных изучена лишь для небольшого числа видов, и эти материалы не позволяют выработать общего представления о характерных пределах их резистентности.

Преобладающая часть публикаций, касающихся холодоустойчивости беспозвоночных животных, посвящена обитателям областей Северного полушария с умеренным климатом. Исследования особенностей их существования в регионах с очень холодной зимой практически отсутствуют. Континентальные районы Северо-Востока Азии, признанного «полюса холода» Северного полушария, характеризуются продолжительной зимой, крайне низкими среднемесячными и минимальными температурами воздуха. Население беспозвоночных животных, в том числе и почвообитающих, здесь значительно обеднено по сравнению с более южными районами. Однако адаптивный потенциал организмов наиболее ярко проявляется именно в экстремальных условиях, свойственных регионам с континентальным климатом: здесь сильно выражена микроклиматическая дифференциация и велики сезонные амплитуды температур.

Отсутствие интегральных представлений о холодоустойчивости почвообитающих беспозвоночных животных в наиболее холодных зимой регионах определили следующую цель и задачи исследования.

Цель и задачи работы

Цель исследования – выявление роли холодоустойчивости в обеспечении существования почвообитающих беспозвоночных животных в условиях ультра континентального климата Северо-Востока Азии путем анализа соотношения физиологических возможностей организмов и температурных условий зимовки.

Для достижения поставленной цели сформулированы следующие задачи:

1. Определить сезонную динамику устойчивости к отрицательным температурам массовых видов из доминантных групп населения почвообитающих беспозвоночных на Северо-Востоке Азии.
2. Выявить механизмы обеспечения их холодоустойчивости.
3. Сравнить физиологические возможности изученных беспозвоночных с зимними температурными условиями в поверхностных горизонтах почв основных биотопов.
4. Охарактеризовать роль резистентности к холоду в ограничении ландшафтного распределения и географического распространения отдельных групп почвообитающих животных.

Научная новизна

Впервые на одной территории с экстремальными для северного полушария зимними температурами изучены особенности экологии, выяснены количественные характеристики холодоустойчивости 64 видов беспозвоночных животных, доминирующих в населении почв континентальных районов Северо-Востока Азии. Определена криорезистентность ряда видов, ранее не исследовавшихся в этом отношении таксонов (дождевые черви, сенокосцы, амфиподы).

Полученные данные меняют представления о криорезистентности обитателей очень холодных регионов. Характерная холодоустойчивость 10 видов насекомых, изученных на Аляске (Miller, 1982) (в основном ксилофагов, зимующих выше поверхности снега), лежит в диапазоне $-40...-70^{\circ}\text{C}$. Вопреки более суровым климатическим условиям, изученные нами почвообитающие беспозвоночные переносят лишь $-25...-30^{\circ}\text{C}$. Такая резистентность хорошо согласуется со значениями температур в местах зимовки, защищенных слоем снега, растительного опада и почвы от экстремального выхолаживания. Проведенный анализ устойчивости к низким температурам большого числа видов почвообитающих беспозвоночных из разных таксонов показал, что преобладающим механизмом холодоустойчивости насекомых служит переохлаждение. Однако и среди насекомых, и, в особенности, в других таксонах доля устойчивых к замерзанию или зимующих в состоянии защитной дегидратации организмов на Северо-Востоке Азии выше, чем это отмечено в умеренной зоне северного полушария.

Изученные модельные группы обнаруживают, по-видимому, всё возможное разнообразие известных ныне холодовых адаптаций. Впервые в одном семействе

– жуков-щелкунов (Coleoptera: Elateridae) – и у одной зимующей стадии (личинки) обнаружены все три стратегии холодоустойчивости. В целом, таксономическая близость видов не предопределяет ни механизм холодоустойчивости, ни возможные ее пределы.

Адаптивный потенциал различных механизмов криорезистентности в холодных регионах оказывается близок: наиболее низкие переносимые почвообитающими животными температуры достигают -40°C вне зависимости от реализуемой стратегии холодоустойчивости. В комплексе адаптаций, способствующих существованию беспозвоночных в континентальном климате, определяющими служат физиолого-биохимические возможности; их недостаточность в отдельных случаях может компенсироваться «выбором» наиболее теплых биотопов.

Впервые показано влияние устойчивости к низким температурам зимовки на биотопическое распределение и формирование фауны почвообитающих беспозвоночных в регионах с вечной мерзлотой. Биотопическое распределение и географическое распространение ряда видов соответствуют степени их адаптированности к холоду.

Теоретическая и практическая значимость работы

Заключение о том, что таксономическая близость видов не предопределяет ни механизм холодоустойчивости, ни возможные ее пределы, имеет общеметодологическое значение и должно учитываться при планировании последующих исследований.

Настоящее исследование проведено в одном из самых холодных зимой регионов северного полушария. Его результаты отражают максимально возможный уровень холодоустойчивости, развиваемой изученными видами почвообитающих беспозвоночных животных. В регионах с более мягкими условиями зимовки он всегда меньше. Этот результат может быть использован для предварительных оценок возможной холодоустойчивости видов в других регионах.

Знание адаптивных возможностей широко распространенных организмов позволяет судить об их способности к расселению. Полученные характеристики холодоустойчивости конкретных таксонов представляют собой максимальные значения. Они могут быть использованы при анализе изменений фауны и населения почвообитающих беспозвоночных животных вследствие глобальных изменений климата.

Этот же аспект имеет прямой практический выход. Выявленная значительно бóльшая холодоустойчивость ряда космополитных видов (дождевые черви *Dendrodrilus rubidus tenuis* и *Dendrobaena octaedra*, слизни рода *Deroceras*), практически не ограниченных в распространении условиями зимовки, позволяет по-новому оценить их инвазионный потенциал и возможности колонизации.

Разработанные стандарты режимов акклимации и скоростей охлаждения в зависимости от размера объекта и механизма холодоустойчивости при проведении экспериментов дают возможность получить адекватные данные; они могут быть рекомендованы для использования в аналогичных исследованиях.

Защищаемые положения

1. Адаптивный потенциал различных механизмов холодоустойчивости беспозвоночных (переохлаждение, устойчивость к замерзанию, защитная дегидратация), обитающих в почвах одного из наиболее суровых зимой регионов Евразии, близок. Каждый из названных механизмов обеспечивает резистентность немногих видов до температур около -40°C (защитная дегидратация в предельном случае – вплоть до -196°C).

2. Холодоустойчивость большинства почвообитающих беспозвоночных ($-30\dots-25^{\circ}\text{C}$), подчеркнем – населяющих даже наиболее холодные регионы Голарктики, соизмерима со средними минимальными температурами в поверхностных горизонтах почвы. Этот уровень криорезистентности позволяет животным обитать практически повсеместно на Северо-Востоке, хотя в экстремально холодные годы возможна гибель значительной части популяций. Биотопическое распределение конкретных видов соответствует степени их резистентности к холоду.

3. Таксономическая близость видов не предопределяет общности уровня холодоустойчивости и механизмов, ее обуславливающих. Онтогенетические стадии вида также могут иметь разную резистентность к отрицательным температурам, определяемую разными же механизмами. У изученных насекомых резко преобладает переохлаждение. У представителей других таксонов в основе лежит устойчивость к замерзанию (слизни, дождевые черви, амфипода, многоножки) либо защитная дегидратация (яйца слизней, коконы дождевых червей); в переохлажденном состоянии зимуют лишь яйца сенокосцев и наземные улитки.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликованы 24 научных работы, в том числе 1 коллективная монография и 16 статей в рецензируемых журналах, установленных перечнем ВАК; кроме этого еще 3 таких статьи из кандидатской диссертации не учтены и не включены в приводимый список. Материалы диссертации были доложены на XIV Тихоокеанском научном конгрессе (Хабаровск, 1979); VI Всесоюзном симпозиуме «Муравьи и защита леса» (Тарту, 1979); VII Всесоюзном (Киев, 1981), II (XII) и III (XIII) Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии (Москва, 1999; Йошкар-Ола, 2002); VI Всесоюзной конференции «Общие проблемы экологической физиологии» (Сыктывкар, 1982); Всесоюзной конференции по терморегуляции (Новосибирск, 1982); X Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы Севера» (Магадан, 1983); Всероссийском совещании «Биологические основы использования полезных насекомых» (Москва, 1988); Всесоюзной конференции «Физиология морских животных» (Апатиты, 1989); IVth European Workshop of Invertebrate Ecophysiology (St. Petersburg, 2001); Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006); Второй Всероссийской конференции «Биогеография почв» (Москва, 2009); Всероссийской научной конференции «Чтения памяти академика К.В. Симакова» (Магадан, 2009); II Симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым; 8-м Коллоквиуме Российской

секции Международного союза исследователей общественных насекомых (IUSSI) (Санкт-Петербург, 2010).

Вклад автора. Автор принимал непосредственное участие на всех этапах работы – в планировании исследований, разработке методических подходов и научного оборудования, сборе и содержании животных; выполнил основной объем экспериментов, обработку, анализ и интерпретацию данных.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из Введения, 2 обзорных глав, 6 глав с изложением экспериментальных материалов и их обсуждения, Выводов. Рукопись на 348 стр. включает 59 рисунков и 27 таблиц. Список литературы содержит 387 источников, из них 188 на иностранных языках.

Благодарности

Пользуюсь случаем выразить признательность научному консультанту д.б.н., профессору Д.И. Берману за инициацию этого труда и постоянное внимание к его выполнению. Благодарю коллег по лаборатории А.В. Алфимова, З.А. Жигульскую, Ю.М. Марусика, Е.Н. Мещерякову за многолетнее плодотворное сотрудничество; А.А. Поплоухина – за обеспечение бесперебойной работы разнообразного лабораторного оборудования; А.П. Бельгер, Г.В. Кузьминых – за техническую помощь и моральную поддержку. Я признательна всем специалистам, определявшим видовую принадлежность животных и бескорыстно делившимся знаниями по биологии изучаемых объектов – Е.П. Бессолицыной, Л.Л. Будниковой, Т.С. Всеволодовой-Перель, Е.М. Данциг, Н.Т. Залеской, И.Г. Крицкой, Л.А. Прозоровой, Я.И. Старобогатову.

Исследования выполнены при поддержке грантов РФФИ 01-04-48921-а, 04-04-48187-а, 07-04-00362-а, 07-04-07028-д, 10-04-00425-а; ДВО РАН № 06-III-A-06-174.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Основные представления о холодоустойчивости беспозвоночных

В главе приведены определения основных терминов, применяемых в мировой литературе по холодоустойчивости беспозвоночных животных, и рассмотрены особенности трех известных к настоящему времени механизмов холодоустойчивости. Охарактеризованы физико-химические факторы, участвующие в обеспечении переохлаждения (*freeze avoidance*, *freeze intolerance*, *freezing susceptibility*), устойчивости к замерзанию (*freeze tolerance*) и защитной дегидратации (*protective dehydration*).

Глава 2. Материал и методы

Исследована холодоустойчивость массовых видов из доминантных групп беспозвоночных – 12 видов муравьев (Hymenoptera: Formicidae), 13 видов жуков-щелкунов (Coleoptera: Elateridae), 11 видов прямокрылых (Orthoptera: Acrididae, Tetrigidae), 9 видов брюхоногих моллюсков (Geophila: Agriolimacidae, Euconulidae, Discidae, Pupillidae, Oxychilidae, Vertiginidae), 3 вида многоножек

(Chilopoda: Geophilidae, Lithobiidae). Кроме того, изучены представители некоторых таксонов, достигающие высокой численности на Северо-Востоке: сенокосцы (Opiliones: Phalangiidae), амфиподы (Amphipoda: Talitridae), дождевые черви (Oligochaeta: Lumbricidae, Moniligastridae). Дополнительным критерием выбора объектов служила возможность прижизненного определения их видовой принадлежности.

Среди изученных нами организмов выявлены носители трех ныне известных механизмов холодоустойчивости. Методические подходы при работе с ними различаются. Для зимующих в переохлажденном состоянии животных температура максимального переохлаждения (T_n) представляет собой нижнюю летальную температуру, которую они еще могут кратковременно перенести; замерзание же ведет к гибели. T_n несложно измерить термопарой, которая регистрирует сопровождающее кристаллизацию выделение тепла. Однако в большом числе случаев смертность беспозвоночных при постоянных низких температурах зависит от времени экспозиции. Поэтому применительно к каждой группе организмов выяснено соотношение температуры, при которой погибает половина особей при длительном (более суток) воздействии ($ЛТ_{50\%}$), и средней T_n и таким образом оценена возможность использования последней в качестве достаточной характеристики.

Для зимующих в замерзшем состоянии животных T_n не имеет экологического смысла и лишь указывает на вероятный механизм обеспечения холодоустойчивости. В таком случае, как и для животных, использующих механизм защитной дегидратации, основной характеристикой служит $ЛТ_{50\%}$.

Характеристики холодоустойчивости весьма лабильны, зависят от режима акклимации, а также длительности и условий содержания (хранения) животных перед экспериментами. Все эти факторы учитывались нами, для уточнения воздействия некоторых из них на определяемые характеристики проводились специальные эксперименты.

Детальное описание термопар, методов их калибровки, термостатного оборудования, обоснование режимов акклимации и скоростей охлаждения, а также методов анализа химических веществ, приведено в наших публикациях (Берман и др., 1984, 1989, 2002, 2007) и тексте диссертации.

Большинство беспозвоночных собрано в естественных местообитаниях в окрестностях стационара «Абориген» Института биологических проблем Севера ДВО РАН в бассейне верховьев Колымы; часть видов слизней, сенокосцев, дождевых червей – в окрестностях Магадана, Хабаровска и в Подмосковье. Для получения яиц животных содержали в культуре. Зимние исследования проводили на беспозвоночных, собранных поздней осенью; их разделяли на серии и помещали в контейнеры с подходящей по составу и влажности почвой. Акклимировали при максимально приближенном к природному температурном режиме, для чего хранили их в почвенном шурфе с естественным ходом температуры, но не ниже -10°C , что соответствует минимальным температурам почвы наиболее теплых биотопов. Муравьев зимой извлекали непосредственно из помеченных с осени гнезд. Животных выбирали из почвы в холодном

помещении и хранили до измерений при температуре около -10°C не более суток.

Серии для определения T_n состояли в зависимости от доступности материала из 30-60 особей. Для определения порогов переносимых температур выборки по 20-50 особей экспонировали при 3-8 температурах с шагом $3-5^{\circ}\text{C}$. Всего изучено 37 видов насекомых (48 зимующих стадий) и 27 видов (42 стадии, из которых 12 не холодоустойчивы) других беспозвоночных. Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Office Excel.

Содержание воды рассчитывали после высушивания образца до постоянной массы при температуре 60°C . Количество суммарных полиолов определяли спектрофотометрически по цветной реакции формальдегида, образующегося при перийодатном окислении полиолов, с ацетилацетоном (Vaskovsky, Isay, 1969); глюкозы – также спектрофотометрически о-толуидиновой методикой (Pryce, 1967). Гликоген экстрагировали 30%-ным раствором едкого калия, количественно определяли по глюкозе, образующейся после кислотного гидролиза 2 N серной кислотой (Мосин, Петрова, 1980). Извлечение суммарных липидов проводили смесью гексана с ацетоном (Hara, Radin, 1978), количественное определение – нефелометрически (Canal et al., 1972). Качественный состав полиолов определяли микротонкослойной хроматографией со свидетелями. Разделение проводили на пластинах с силикагелем (Кейтс, 1975), пропитанных фосфорнокислым натрием в системе «изопропиловый спирт : ацетон : вода» в соотношении 6 : 3 : 1 (Lato et al., 1969), проявляли анилинфталатом (Хроматография ..., 1965).

Глава 3. Природные условия

Описаны природные условия в верховьях Колымы в окрестностях стационара «Абориген» Института биологических проблем Севера ДВО РАН (150°в.д. , 62°с.ш.). Дана краткая характеристика климата, основных ландшафтов, температур в поверхностных горизонтах почвы, где проходит зимовка большей части беспозвоночных.

В верховьях Колымы при среднемесячной температуре воздуха в январе -34°C и среднем из абсолютных минимумов -51°C (метеостанция Усть-Омчуг) в силу различного сочетания факторов, формирующих зимний термический режим почвенных горизонтов, минимальные температуры в верхнем 20-ти см слое почвы составляют от -10 до -40°C . Продолжительность периода с отрицательными среднесуточными температурами около 7 месяцев (с октября до начала мая) как в воздухе, так и в верхнем 20-ти см слое почвы. В районе работ повсеместно распространена многолетняя мерзлота, мощность протаивающих за теплый сезон грунтов варьирует от 0.3 до 3.5 м (Алфимов, 1984, 1985).

На рассматриваемой территории господствуют лиственничные редколесья и редины, а на выпуклых хорошо дренированных элементах рельефа – кедровый стланик. В ландшафтный фон небольшими пятнами вкраплены ольховники, осинники, березняки, разного рода луга, в том числе ксерофитные, и реликтовые степи.

Глава 4. Холодоустойчивость некоторых массовых насекомых

Муравьи. Изученные нами на Северо-Востоке Азии 12 видов муравьев зимуют на стадии имаго (род *Formica*), либо имаго и личинок старших возрастов (*Leptothorax*, *Camponotus*, *Myrmica*). Наиболее холодоустойчивы *L. muscorum*, *L. acervorum* и *C. herculeanus* (средние T_n соответственно $-37...-44$, $-38...-43$ и $-37...-40^{\circ}\text{C}$); менее устойчивы виды рода *Myrmica* ($-27...-32^{\circ}\text{C}$) и *F. gagatoides* ($-27...-30^{\circ}\text{C}$), наиболее чувствительны к холоду *F. candida* ($-24...-25^{\circ}\text{C}$), *F. lemani* ($-20...-24^{\circ}\text{C}$), *F. exsecta* ($-19...-22^{\circ}\text{C}$), *F. sanguinea* ($-17...-18^{\circ}\text{C}$) (рис. 1). По величине сезонных изменений и механизмам обеспечения холодоустойчивости выделяются две группы. У первой (*L. acervorum*, *L. muscorum*, *C. herculeanus*, все виды рода *Myrmica*) T_n от лета к зиме меняются максимально на $22-30^{\circ}\text{C}$, в основном за счет снижения температуры замерзания (T_z); во второй группе (род *Formica*) – на $6-12^{\circ}\text{C}$, причем в большей мере из-за увеличения глубины переохлаждения; T_z меняется лишь на $1-6^{\circ}\text{C}$.

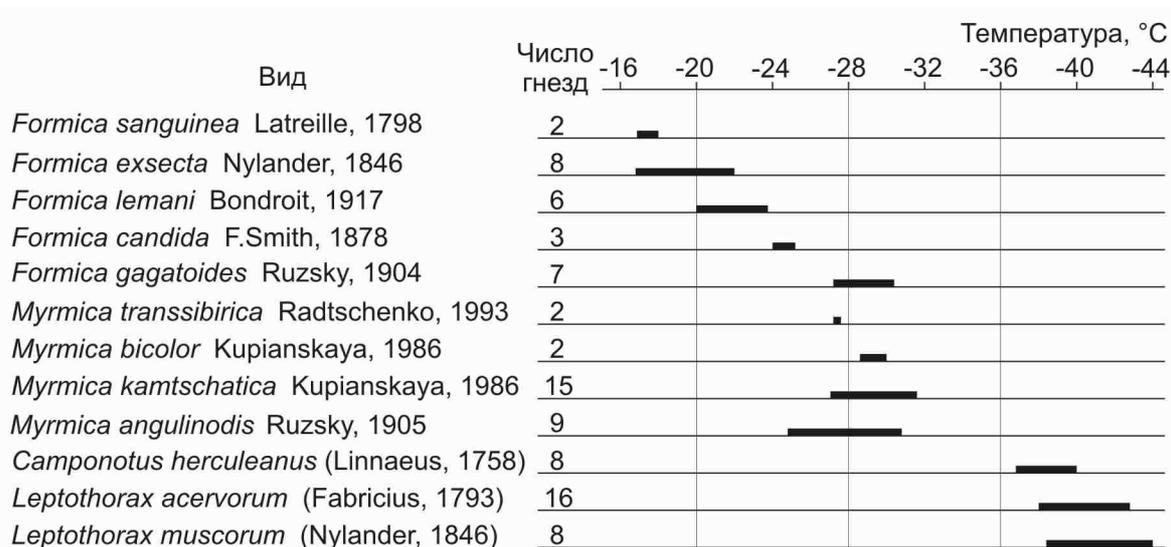


Рис. 1. Диапазон средних значений температуры максимального переохлаждения зимующих рабочих особей из отдельных гнезд 12 обитающих на Северо-Востоке Азии видов муравьев.

Длительно переносимые муравьями температуры превышают средние T_n на $3-5^{\circ}\text{C}$, что свидетельствует о стабильности состояния переохлаждения. В летнее время у муравьев рода *Formica* $LT_{50\%}$ равна температурам замерзания или выше их (зимой она всегда ниже). Основным показателем сезонного увеличения холодоустойчивости этой группы видов наряду с понижением T_n служит стабилизация состояния переохлаждения.

Температурным характеристикам холодоустойчивости свойственна значительная вариабельность как в летнее время, так и зимой. T_n большей части особей в каждом гнезде распределены в широком диапазоне, составляющем около $15-20^{\circ}\text{C}$ для видов рода *Formica* и $12-15^{\circ}\text{C}$ для остальных. Подобная изменчивость холодоустойчивости особей в пределах одного гнезда служит свидетельством гетерогенности популяции и может быть связана с близкими к экстремальным условиями обитания на Северо-Востоке. Отсутствие аналогичных материалов из центральных частей ареала не позволяет с уверенностью говорить об этом.

Снижение T_n у муравьев первой группы определяется накоплением значительных количеств полиолов (10-20%), выполняющих функции антифризов. Во второй группе лишь у наиболее холодоустойчивого вида *F. gagatoides* они обнаруживаются зимой (до 2%). Характерными холодозащитными веществами для всех *Formica* служат сахара (3-6%). Свой вклад в увеличение осмотической концентрации жидкостей тела вносит также уменьшение содержания воды в зимующих насекомых.

Успешность зимовки определяется не только физиолого-биохимическими возможностями исследованных видов муравьев, но и поведенческими механизмами. Условно можно выделить три группы, использующие разные адаптивные пути; эти же группы отражают разную степень лимитированности биотопического распределения. Очень высокая резистентность к холоду позволяет видам группы I (*C. herculeanus*, *L. acervorum* и *L. muscorum*) зимовать непосредственно у поверхности почвы. В группе II (*F. gagatoides*, *M. kamtschatica*, *M. bicolor*, *M. angulinodis*) недостаточность физиолого-биохимических возможностей компенсируется поведенческими адаптациями, а именно, выбором территорий, на которых зимовочные камеры могут быть устроены в почве на большей глубине. Группа III включает наиболее чувствительные к холоду виды, которые существует лишь в особых, благоприятных для них условиях в небольшом числе местообитаний; физиолого-биохимические возможности группы невелики (Берман и др., 2007).

Жуки-щелкуны. Изученные нами 13 видов жуков-щелкунов демонстрируют три различных механизма адаптации к перенесению низких зимних температур.

Большая их часть зимует в состоянии переохлаждения. Это личинки и имаго *Orithales serraticornis* (Paykull, 1800), *Selatosomus melancholicus* (Fabricius, 1798), *Sericus brunneus* (Linnaeus, 1758), личинки *Ampedus* sp., *Limonius koltzei* Reitter, 1895, *Prosternon sericeum* (Gebler, 1824), *Selatosomus gloriosus* (Kishii, 1955), *Selatosomus impressus* (Fabricius, 1792). В летнее время T_n личинок этих видов, как правило, составляют в среднем от -3.5°C (*P. sericeum*) до -11°C (*Ampedus* sp.), а наиболее низкие значения отдельных особей достигают $-13...-15^{\circ}\text{C}$; T_z лежат около $-2...-3^{\circ}\text{C}$. Зимой T_n имаго *O. serraticornis* составляют -27.5°C , *S. brunneus* – -26.4°C , большинства личинок – от -26.5°C до -31.2°C (рис. 2) при T_z $-10... -13^{\circ}\text{C}$. Пороги переносимых температур определены лишь у личинок *O. serraticornis* и *L. koltzei* – половина особей погибает в течение суток при -25°C . T_n личинок от лета к зиме меняется на $20-25^{\circ}\text{C}$, а T_z - на $8-12^{\circ}\text{C}$. Для зимующих личинок этой группы видов характерно наличие значительных количеств липидов: от 6.2% (*S. brunneus*) до 17% (*O. serraticornis*), при отсутствии запасов гликогена. Специфических холодозащитных веществ немного – от 0.2% полиолов у *S. brunneus* до 0.9% у *P. sericeum*, глюкозы – 0.1-0.3%. Содержание воды зимой снижается у *O. serraticornis* на 4-8%, у *P. sericeum* на 10%, у остальных видов не определялось.

Во вторую группу входят способные переносить замерзание личинки *Denticollis varians* (Germar, 1846) и имаго *Hypnoidus hyperboreus* (Gyllenhal, 1827). T_n летом составляют у первых $-6...-7^{\circ}\text{C}$, у вторых – -3.8°C , T_z около -2°C . У зимующих насекомых T_n понижаются до -9°C . Пороги переносимых

температур у имаго *H. hyperboreus* не определялись, но после зимовки при температурах до -15°C выжило 80% особей. Устойчивость *D. varians* к воздействию низких температур очень велика: при температурах до -35°C смертности не наблюдается, при -40°C погибает 30-40% особей. Холодоустойчивость личинок *D. varians* не связана с накоплением полиолов; снижение содержания воды в зимнее время не достоверно, накопление глюкозы также отсутствует, количество липидов велико – 11.2%.

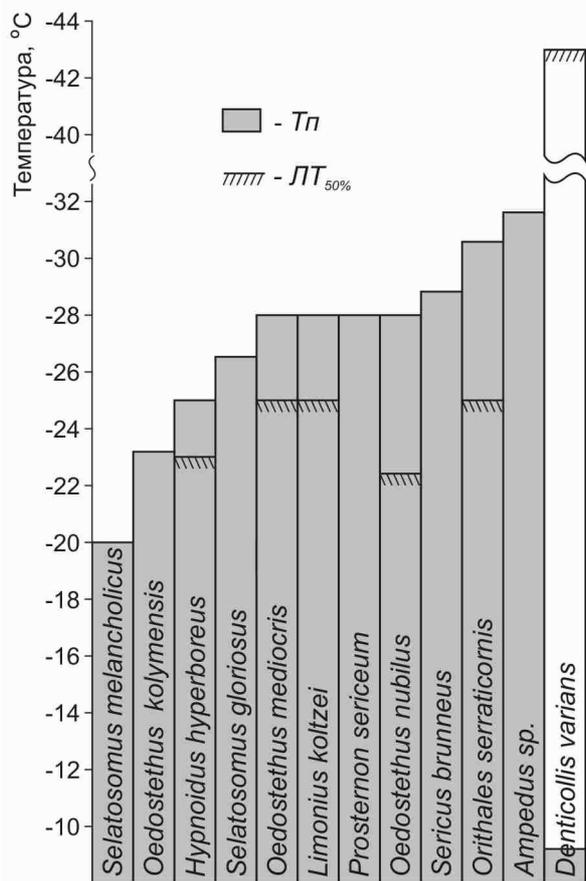


Рис. 2. Температура максимального переохлаждения (T_n) и пороги 50% смертности (LT_{50}) при суточной экспозиции личинок массовых видов шелкоунов зимой. Личинки *D. varians* устойчивы к замерзанию.

Третья группа включает личинок рода *Oedostethus* и *H. hyperboreus*, зимующих в состоянии защитной дегидратации. Зимние T_n составляют -23.2°C у *Oe. kolymensis* Dolin et Bessolitzina, 1990, -25.7°C у *H. hyperboreus*, -27.9°C у *Oe. nubilus* (Bessolitzina, 1974) и *Oe. mediocris* (Gurjeva, 1972), и близки к T_n видов первой группы. Они достигаются не путем переохлаждения, а за счет очень сильного снижения T_z – до -20°C у *Oe. kolymensis* и $-25...-26^{\circ}\text{C}$ у остальных. Собственно переохлаждение у большинства видов с $5-7^{\circ}\text{C}$ летом уменьшается до $1-2^{\circ}\text{C}$ зимой. Подобный эффект обеспечивается путем сочетания нескольких факторов. Во-первых, содержание резервных липидов составляет у *Oe. mediocris* и *Oe. nubilus* 18-25%, уровень глюкозы также несколько повышен (0.45%), и наблюдается накопление полиолов – от 3% у *H. hyperboreus* до 4.8% у *Oe. mediocris* и *Oe. nubilus*. Основную же роль в увеличении концентрации гемолимфы, и тем самым – в снижении

температуры замерзания, играет значительное уменьшение содержания воды в теле этих личинок – до $44.1 \pm 4.5\%$ у *Oe. nubilus* и $43.1 \pm 3.2\%$ у *Oe. mediocris* против 60-65% в летнее время.

Определение устойчивости к длительному воздействию низких температур проводилось у *H. hyperboreus*, *Oe. mediocris* и *Oe. nubilus*. Как и у видов первой группы, гибель половины выборки после экспозиции в течение суток отмечена при $-23...-25^{\circ}\text{C}$, но устойчивость отдельных особей выше, так как около 10% личинок выживает и при -31°C .

Таким образом, большинство подробно обследованных видов личинок шелкоунов, несмотря на разные механизмы обеспечения холодоустойчивости, имеют зимние T_n около $-26...-28^{\circ}\text{C}$ и способны длительно переносить $-22...-25^{\circ}\text{C}$.

Лишь *D. varians*, зимующий в замерзшем состоянии, выдерживает температуры ниже -40°C .

Прямкрылые. Из 16 отмеченных в бассейне верхней Колымы видов прямкрылых холодоустойчивость определяли у яиц 10 видов настоящих саранчовых и личинок 1 вида тетрикса. Яйца саранчовых, как и яйца всех изученных до настоящего времени насекомых, зимуют в состоянии переохлаждения.

Наиболее высокие *Tn* яиц в конце лета оказались у *Chorthippus biguttulus* (Linnaeus, 1758) – в среднем $-27.7 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$ (7 обследованных кладок с *Tn* от $-23.0 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ до $-34.0 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$). В кладках этого вида 8-15 яиц, однако из-за повреждений при разборке для измерений холодоустойчивости использовалось меньшее их число. Несколько более низкие значения получены для яиц *Aeropus sibiricus* (Linnaeus, 1767) – средняя *Tn* 214 яиц из 24 кладок составила $-30.8 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$. У *Bryodema tuberculatum* (Fabricius, 1775) *Tn* 187 яиц из 8 кладок достигла -32.2°C , но средние значения для яиц из отдельных кладок также сильно варьировали ($-25...-35^{\circ}\text{C}$). Близкую холодоустойчивость (-32.5°C) показали яйца *Primnoa polaris* (Miram, 1928) и *Aeropedellus variegatus* (Fischer von Waldheim, 1846). *Tn* остальных пяти видов оказались немногим ниже и распределены в узком интервале: -34.4°C у *Melanoplus frigidus* (Boheman, 1846), -34.8°C у *Chorthippus fallax* (Zubovski, 1900), -34.7°C у *Podismopsis gelida* (Miram, 1931), -35.0°C у *Chorthippus montanus* (Charpentier, 1825) и -35.5°C у *Stethophyma grossum* (Linnaeus, 1758) (рис. 3).

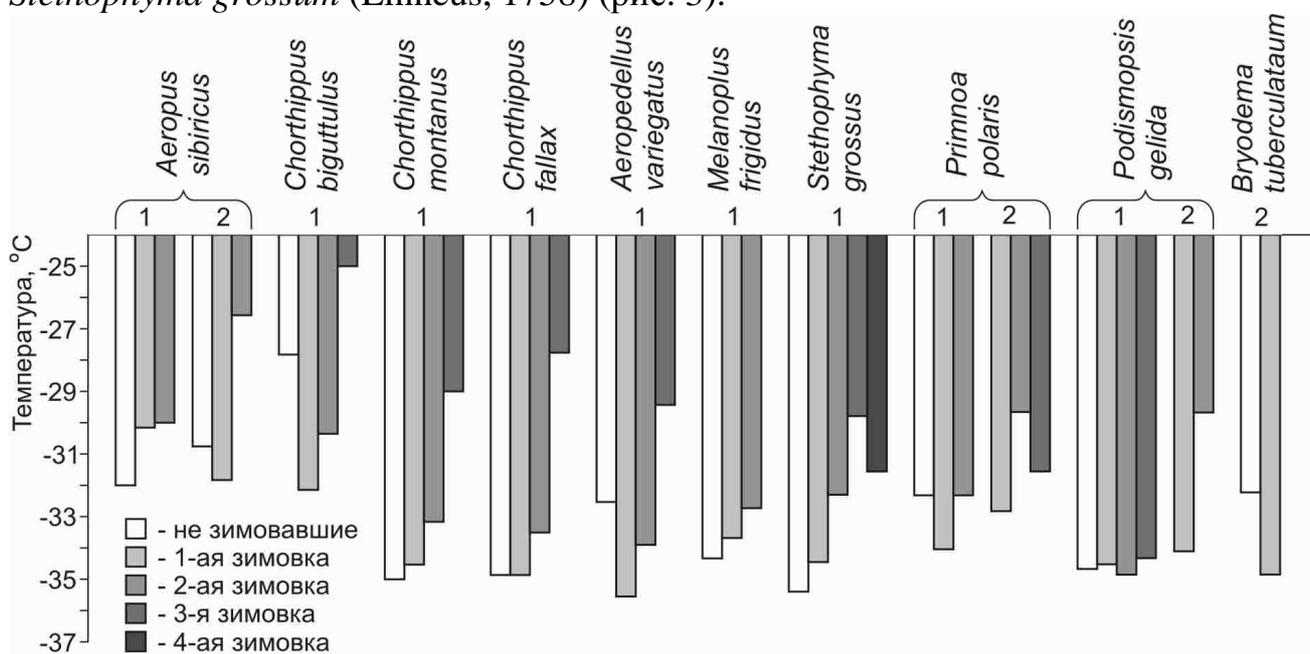


Рис. 3. Изменение температуры максимального переохлаждения яиц саранчовых при многолетнем хранении. 1, 2 – яйца, полученные в разные годы.

К концу первой зимовки наиболее сильно увеличилась (на 4.5°C) холодоустойчивость яиц *C. biguttulus*, несколько меньше (на $2-3^{\circ}\text{C}$) – *P. polaris*, *B. tuberculatum* и *A. variegatus*; у остальных видов изменения не превышали 1°C по сравнению с раннеосенними значениями. В результате наименее холодоустойчивыми оказались яйца *A. sibiricus* ($-30.0...-31.8^{\circ}\text{C}$), *C. biguttulus*

(-32.1°C) и *P. polaris* (-32.9°C); у остальных видов *Tn* лежат в интервале -33.7...-35.6°C. Как показано для *C. fallax* (НАО, Kang, 2004a), у зимующих яиц саранчовых $LT_{50\%}$ совпадает со средним значением *Tn*, что дает основания ожидать отсутствие смертности вплоть до -25°C у *A. sibiricus* и до -29...-31°C у группы наиболее холодоустойчивых видов.

Практически у всех видов *Tn* яиц, зимующих второй и третий раз, повышается. Некоторое уменьшение холодоустойчивости яиц при "старении" кубышек связано скорее с ухудшением их состояния и увеличением доли нежизнеспособных яиц, нежели со стадиями развития. Выявленная холодоустойчивость обеспечивает благополучную зимовку яиц исследованных видов в большинстве биотопов региона.

Химический состав яиц определяли однократно во время их первой зимовки. У всех видов выявлено высокое содержание липидов, количество которых в разных навесках яиц одного вида варьирует незначительно и составляет около 7.5% у *A. variegatus*, 10.5% – у *A. sibiricus*; 15% – у *M. frigidus*. Отмечены также небольшие запасы гликогена – от 0.4 до 1.9%. В отличие от *Locusta migratoria* (Замбин, 1939), ни у одного изученного нами вида глюкозы не обнаружено. Содержание полиолов в яйцах обследованных видов невелико, максимально 0.8% у *A. variegatus*.

У *Tetrix fuliginosa* (Zetterstedt, 1828), в отличие от настоящих саранчовых, зимуют не яйца, а нимфы разных возрастов и имаго. Летняя холодоустойчивость постэмбриональных стадий невелика. *Tn* личинок и имаго составила -5.0...-6.5°C при *Tz* -1.3...-1.6°C, летом замерзание губительно для насекомых. Яйца обладают большей способностью к переохлаждению (*Tn* -18.0±1.2°C, n=20). Зимой *Tn* и *Tz* *T. fuliginosa* понизились лишь на 1°C, но появилась способность переносить замерзание.

За время зимовки в «мягких» условиях гибель насекомых в разных сериях составляла от 6 до 35% (в среднем 20%), а в приближенных к природным (с минимальной температурой до -24°) – даже несколько меньше – около 8% (рис. 4). Гибель лишь 18-24% особей при -43...-44°C свидетельствуют о том, что

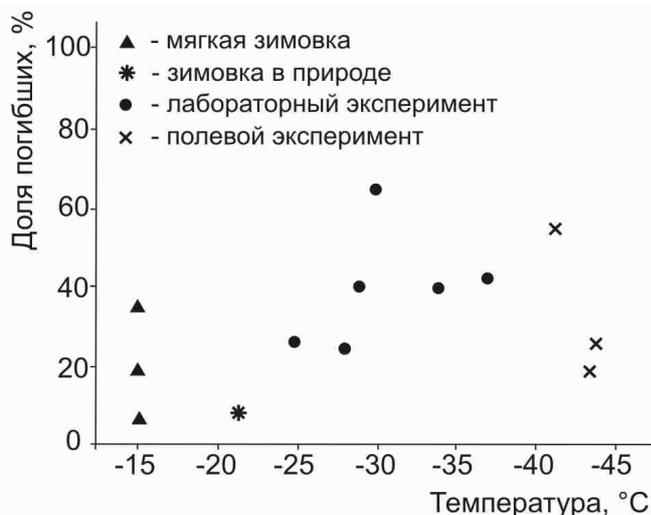


Рис. 4. Зависимость смертности *T. fuliginosa* от температуры зимовки при длительной экспозиции.

пороги 50 и 100%-ной смертности лежат, видимо, значительно ниже.

Накопления у тетриков холодозащитных веществ зимой не обнаружено – содержание полиолов и глюкозы составляет 0.3-0.4%, гликогена – уменьшается с 2.4 до 0.7%, липидов – практически неизменно (около 8%). Некоторое снижение содержания воды (до 69.6±0.7% против 72.9±0.8% летом) также не может быть ответственно за способность тетриков в замерзшем состоянии переносить столь низкие температуры (Берман и др., 1989).

Выявленная в эксперименте устойчивость к холоду, при сопоставлении с распределением минимумов на поверхности почвы в нашем регионе, свидетельствует о полной независимости биотопического размещения тетрикса от зимних температурных условий даже в экстремально холодные годы.

Глава 5. Холодоустойчивость представителей других классов членистоногих животных

Сенокосцы. Под Магаданом встречаются два вида сенокосцев – *Mitopus morio* (Fabricius, 1799) и *Homolophus arcticus* Banks, 1893. Здесь они практически повсеместны и обычны в травяных группировках нижней части гор. В верховьях Колымы *M. morio* встречается исключительно по долинам рек и ручьев, а *H. arcticus* в континентальных районах всюду редок. Эти сенокосцы имеют однолетний цикл развития, зимуют только их яйца (Лейрих и др., 2009).

Осенью *Tn* яиц сенокосцев составляют -25.5 у *M. morio* и -29.6 у *H. arcticus*, снижаясь до -28.2 и -30.1°C , соответственно, у акклиматизированных при -10°C яиц.

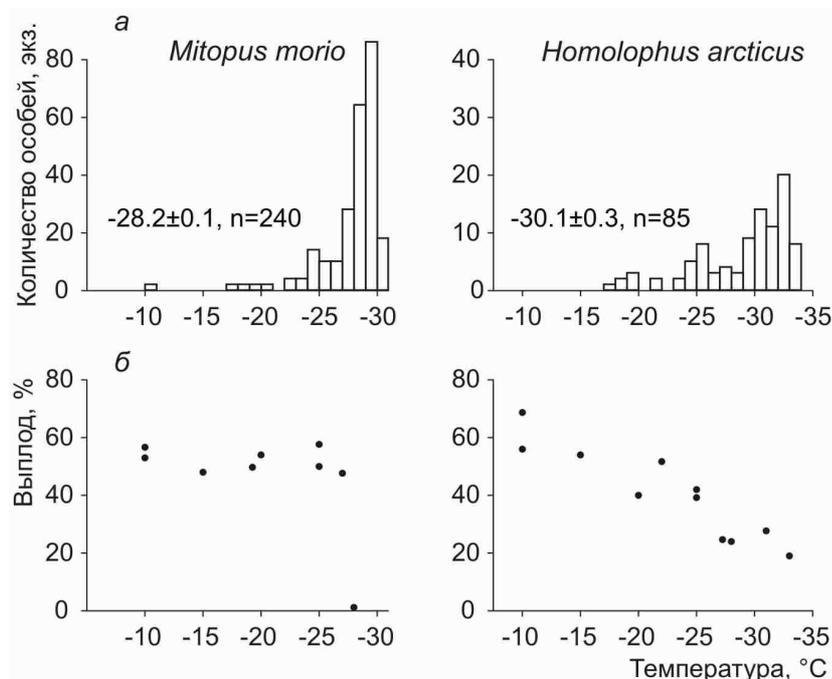


Рис. 5. Распределение температур максимального переохлаждения (а) и зависимость доли завершивших развитие яиц сенокосцев от температуры охлаждения (б).

Выплод из таких акклиматизированных серий составил в разные годы 53-58% у *M. morio*, 55-69% у *H. arcticus*. Дальнейшее ступенчатое охлаждение до -27°C с интервалом в $3-5^{\circ}\text{C}$ на выживаемости яиц *M. morio* не сказывалось, но при -28°C все яйца этого вида погибли (рис. 5). В отличие от *M. morio* у *H. arcticus* наблюдается уменьшение доли выплода яиц по мере понижения температуры экспозиции, порог 50% (от контроля) смертности лежит в области $-27...-28^{\circ}\text{C}$. Очень близкие значения *Tn* и порога 50% смертности

свидетельствуют о высокой стабильности состояния переохлаждения.

Резерв холодоустойчивости (разница между реальными температурами зимовки и средней *Tn*) позволяет *M. morio* и *H. arcticus* зимовать не только в относительно мягком климате Охотоморского побережья, но и во многих биотопах континентальных районов Магаданской обл. с их более низкими температурами. Минимальные температуры выше -28°C отмечались в 90 из примерно 100 обследованных биотопов, а выше -22°C – в 70 биотопах, т.е. практически во всех типах сообществ, на всех высотах, при всех экспозициях и т.п.

Многоножки. Обитающие в верховьях Колымы многоножки оказались единственной группой беспозвоночных, способной и летом выдерживать замерзание. В это время гибель половины особей геофилиды *Escaryus* sp. происходит после содержания в течение суток при температуре -5°C , тогда как T_n не превосходит $-3.2 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ ($n=56$). Зимой T_n этих геофилид опускается всего на несколько градусов и составляет $-7.7 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ ($n=47$), а $ЛТ_{50\%}$ понижается до -25°C . Содержание воды в организме многоножек зимой уменьшается до 64% по сравнению с 73% летом.

Два изученных вида литобиид оказались еще более холодоустойчивы. Летом средняя T_n составила для *Lithobius steingeri* Bollman, 1893 $-3.2 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ ($n=56$), для *Dakrobius krivolutskyi* Zalesskaja, 1975 – $-5.6 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ ($n=30$). У некоторых особей *L. steingeri* выявлено двухстадийное замерзание. Второй пик кристаллизации наблюдается при температуре на несколько градусов ниже первого. Порог гибели 50% особей находится у *L. steingeri* между -5 и -9°C , у *D. krivolutskyi* – между -4.5 и -6°C . Таким образом, летом *L. steingeri* переносит температуры немногим ниже T_n , в то время как *D. krivolutskyi* погибает при замерзании. Зимой T_n *L. steingeri* понижается до $-7.1 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ ($n=47$), у *D. krivolutskyi* – остается такой же, как летом, $-5.7 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ ($n=43$). $ЛТ_{50\%}$ изучаемых видов зимой оказывается значительно ниже T_n и составляет $-31..-34^{\circ}\text{C}$ для *L. steingeri* и -31°C для *D. krivolutzkyi*.

Поскольку зимуют многоножки под укрытиями, обеспечивающими дополнительную теплоизоляцию, выявленная холодоустойчивость достаточна для обитания на всей территории региона; изученные виды практически не ограничены зимними температурными условиями в своем биотопическом распределении на Северо-Востоке.

Амфипода *Traskorchestia ditmari* (Derzhavin, 1923) – один из наиболее северных видов морских блох (beach fleas), маркирующий северную границу распространения сем. Talitridae. Биотопическое распределение и температурные условия зимовки *T. ditmari* изучались на экспериментальном участке в северной части бухты Гертнера (Тауйская губа), примерно в 20 км от Магадана. Этот вид амфиподы встречается летом и поздней осенью в подстилке и под камнями в различных травяных сообществах на прибрежных склонах.

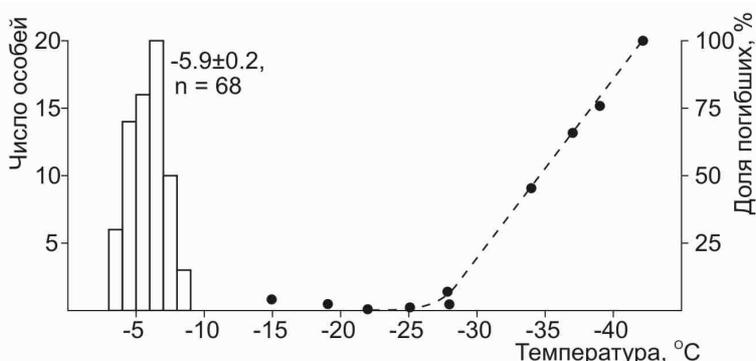


Рис. 6. Распределение температур максимального переохлаждения и зависимость доли погибших особей *Traskorchestia ditmari* от температуры среды при суточной экспозиции.

Зимуют в замерзшем состоянии. После замерзания при средней T_n -5.9°C (рис. 6) рачки без ущерба переносят температуры до -25°C . В эксперименте при суточной экспозиции гибель половины особей наблюдается при температуре около -35°C .

Минимальные температуры в местообитаниях *T. ditmari* даже при небольшой высоте снега (5-20 см) на поверхности

почвы не опускались ниже -30°C , а на глубине 5 см – ниже -20°C . Таким образом, можно считать, что *T. ditmari* адаптированы к зимним условиям с большим запасом, и отрицательные температуры среды не ограничивают биотопического распределения и географического распространения этого вида на тихоокеанском побережье Азии.

Глава 6. Холодоустойчивость наземных моллюсков

Раковинные моллюски (Euconulidae, Discidae, Pupillidae, Oxychilidae, Vertiginidae). С разной степенью подробности мы исследовали 5 видов мелких наземных улиток – *Euconulus* sp., *Discus ruderatus* (Férussac, 1821), *Pupilla muscorum* (Linneus, 1758), *Perpolita petronella* (L. Pfeiffer, 1853) и *Vertigo modesta* (Say, 1824). Моллюсков собирали в подстилке и в верхнем слое почвы в местах их концентрации.

Летом средние *Tn* улиток всех видов составляли от -4.8 ± 0.3 до $-7.2\pm 0.6^{\circ}\text{C}$, *Tz* $-1...-2^{\circ}\text{C}$. Подготовка к зимовке у этой группы беспозвоночных связана со значительным наращиванием способности к переохлаждению при небольшом изменении температур замерзания. Зимой у *Euconulus* sp., *P. petronella*, *D. ruderatus* средняя *Tn* снижается до -20°C , минимальные значения достигают $-25...-26^{\circ}\text{C}$; характеристики *V. modesta* и *P. muscorum* лежат на 5°C ниже. Определить пороговую температуру гибели 50% особей у этих видов не представлялось возможным в силу значительной их гибели уже в условиях мягкой для Верхней Колымы зимовки (при минимальных температурах не ниже -10°C); смертность около 75% отмечена у трёх первых видов при $-14...-16^{\circ}\text{C}$, а у *V. modesta* – при -22°C . Все названные улитки замерзания не переносят, смертность приближается к 100% при температуре $-20...-22^{\circ}\text{C}$ у *Euconulus* sp., *P. petronella*, *D. ruderatus* и -25° – у *V. modesta*.

Все изученные виды наземных раковинных моллюсков обитают в континентальных районах Северо-Востока России в зоне риска. Развиваемая зимующими особями холодоустойчивость недостаточна для успешной зимовки у поверхности почвы практически на всей территории региона, за исключением немногих участков с аномально высоким снежным покровом, например, по лощинам в березняках и ольховниках. Наблюдающиеся межгодовые значительные колебания численности, вероятно, сопряжены с характером погоды предыдущей зимы.

Слизни рода *Deroceras*. Фауна слизней в Палеарктике насчитывает 29 родов и 102 вида (Лихарев, Виктор, 1980), но лишь один вид этих моллюсков – гладкий слизень *Deroceras laeve* (Müller, 1774) – отмечен в южных тундрах. На Северо-Востоке Азии в пограничный между тундрами и лесами холодный регион доходит, помимо *D. laeve*, из 5 встречающихся в Приморье видов (Прозорова, 2005, 2006), алтайский слизень *D. altaicum* (Simroth, 1886). Кроме того, в окр. Магадана найдены сетчатый *D. reticulatum* (Müller, 1774) и полевой *D. agreste* (Linnaeus, 1758) слизни (Берман и др., 2011).

Осенью у всех видов *Tn* составляет $-4...-5^{\circ}\text{C}$, однако при близких значениях *Tn* устойчивость слизней к низкой температуре отличается принципиально. Попытка акклимации слизней *D. reticulatum* при температуре 0, -1 и -3°C

привела к гибели всех особей уже через сутки. Так же ведут себя и слизни *D. altaicum* – уже при -1°C все тестируемые особи ($n=30$) погибли.

В отличие от названных видов, слизни *D. laeve* успешно прошли акклимацию, их T_n достигла -5.4°C , и после хранения в течении 3-4 мес. при температуре -10°C и нагрева до комнатной температуры выжило 100% особей ($n=50$). Порог гибели 50% особей лежит в области $-18...-24^{\circ}\text{C}$; наиболее низкая температура, которую еще переносят отдельные особи этого вида, составила -28°C .

Холодоустойчивость яиц слизней принципиально иная, их зимовка проходит в состоянии защитной дегидратации. Наиболее низкие температуры переносят яйца *D. reticulatum*. Почти половина их завершила развитие после экспозиции в $-12...-15^{\circ}\text{C}$, однако 8-10% яиц сохраняло жизнеспособность при температурах $-30...-35^{\circ}\text{C}$ (рис. 7).

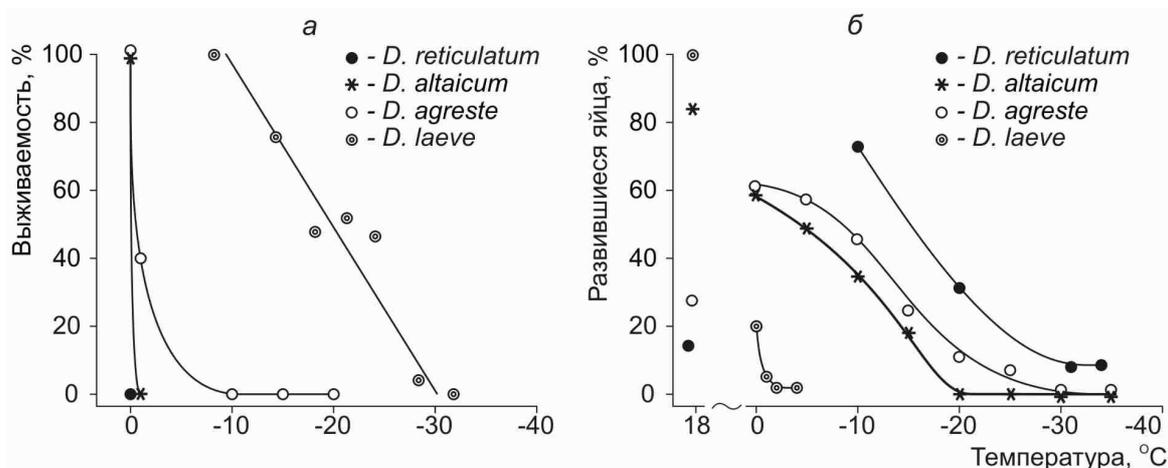


Рис. 7. Выживаемость 4 видов слизней (а) рода *Deroceras* и их яиц (б) после длительного охлаждения.

О механизме защитной дегидратации свидетельствуют величины потерь воды и ледяная оболочка вокруг яйца, сформированная выходящей из него водой (Лейрих и др., 2005). Доля воды снижается с 82% у яиц, содержащихся при комнатной температуре, до 61% – у охлажденных до -3°C и до 47% после экспозиции при -20°C . Яйца *D. altaicum* и *D. agreste* также способны к защитной дегидратации, но при тех же потерях воды менее холодоустойчивы.

Яйца *D. laeve* в отличие от яиц предыдущих видов не холодоустойчивы. Если в контроле (при 18°C) развились все яйца ($n=30$), то после суточного охлаждения до температуры 0°C доля яиц, успешно завершивших развитие, снизилась до 20% ($n=20$), а после -1°C – до 5% ($n=20$). Охлаждение ниже -1°C оказалось летальным.

Таким образом, у слизней реализуются три схемы жизненных циклов: зимовка при низких температурах в яйце (*D. reticulatum*, *D. altaicum*), в фазе слизня (*D. laeve*) и в обеих фазах (*D. agreste*).

Глава 7. Холодоустойчивость дождевых червей

Дождевые черви могут зимовать на стадии яйца или червей разного возраста. У половозрелых особей к наступлению отрицательных температур

рассасываются пояски, что свидетельствует об их переходе в состояние диапаузы. Средние T_n всех 11 изученных видов этих животных в осеннее время варьируют от -1 до -3.6°C (табл. 1). Однако реальная холодоустойчивость никак не коррелирует со способностью к переохлаждению. Лишь 4 вида дождевых червей могут выдерживать отрицательные температуры – от -3°C (*Aporrectodea caliginosa*) до -35°C (*Eisenia nordenskioldi*) (рис. 8); механизм перенесения отрицательных температур одинаков – устойчивость к замерзанию.

Состояние тканей замерзших червей изучено на примере *E. nordenskioldi*. Покровы замороженных червей сохраняли эластичность, «вымороженная» из клеток и тканей вода кристаллизовалась в полости тела, образуя ледяные оболочки вокруг органов. Из накопленного осенью гликогена синтезируется глюкоза и глицерин, выполняющие роль криопротекторов (Берман, Лейрих, 1985).

Таблица 1. Характеристики холодоустойчивости дождевых червей (Т°С)

Вид	T_n	n	$LT_{50\%}$	$LT_{100\%}$
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	-0.9±0.3	11	-3	-5
<i>Aporrectodea rosea</i> (Savigny, 1826)	-3.1±0.3	12	-1	-2
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	-2.4±0.6	9	-14	-16.5
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874)	-3.6±0.2	25	-1	-3
<i>Drawida ghilarovi</i> Gates, 1969	-2.4±0.1	15	-12	-16
<i>Eisenia fetida</i> (Savigny, 1826)	-2.8±0.1	28	-0.5	-2
<i>Eisenia nordenskioldi</i> (Eisen, 1879)	-3.6±0.1	19	-30	-35
<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny, 1826)	-1.8±0.3	9	-2	-3
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	-2.9±0.1	13	-1	-3
<i>Lumbricus terrestris</i> Linnaeus, 1758	-3.5±0.1	11	-	-1
<i>Octolasion lacteum</i> (Orley, 1885)	-2.9±0.1	12	-1	-3

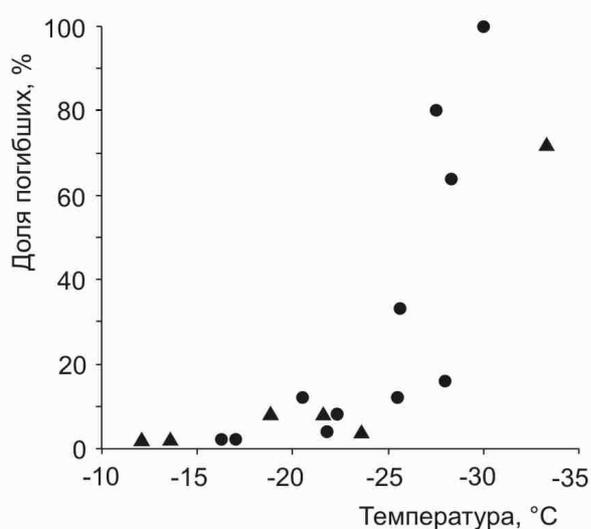


Рис. 8. Зависимость смертности дождевого червя *E. nordenskioldi* от температуры. Точка – лабораторный эксперимент, треугольник – полевой эксперимент.

Холодоустойчивость зимующих коконов сильно различается у разных видов, не коррелирует с устойчивостью червей и обеспечивается иным механизмом – защитной дегидратацией, впервые описанной именно для этих организмов (Holmstrup, 1992. 1994). Летом T_n коконов всех видов лежат в узкой области (-4...-7°C), замерзание происходит с переохлаждением. Акклимация при 0°C, как правило, не приводит к изменению T_n . По мере снижения температуры в отрицательной области у большинства видов отмечается потеря около половины

массы (что, вероятно, соответствует потере практически всей осмотически активной воды). Дополнительный вклад в холодозащиту вносит сорбит. Зарегистрировать замерзание у таких коконов не удастся. Дегидратация в замерзшей почве наблюдается у всех коконов, даже у неустойчивых к холоду. Пороги длительно переносимых коконами изученных видов отрицательных температур (табл. 2) распределились в диапазоне от -1°C (*E. fetida*) до -196°C (*D. rubidus tenuis*).

Потеря жизнеспособности эмбрионов *E. fetida* происходит уже в процессе хранения коконов при малых положительных температурах, коконы *A. rosea*, *L. terrestris* погибают при температурах $0...-3^{\circ}\text{C}$. У остальных 8 изученных нами видов обнаружена значительная устойчивость эмбриональной стадии к воздействию холода: коконы *A. caliginosa*, *D. ghilarovi*, *O. lacteum* выдерживают температуры до -15°C , а часть (*D. octaedra*, *D. rubidus*, *E. nordenskioldi*, *L. castaneus*, *L. rubellus*) переносят -35°C и ниже.

Таблица 2. Наиболее низкие температуры, перенесенные коконами дождевых червей

Вид	Температура, $^{\circ}\text{C}$	Выживаемость, %	n
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	-15	15	40
<i>Aporrectodea rosea</i>	-5	10	10
<i>Dendrobaena octaedra</i>	-45	2.9	350
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>	-196	50.5	93
<i>Drawida ghilarovi</i>	-18	20	15
<i>Eisenia fetida</i>	-1	48.8	49
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	-40	13.3	30
<i>Lumbricus castaneus</i>	-50	20	10
<i>Lumbricus rubellus</i>	-35	5.3	19
<i>Lumbricus terrestris</i>	-3	18.2	22
<i>Octolasion lacteum</i>	-15	15	20

Глава 8. Холодоустойчивость как приспособление беспозвоночных животных к суровому климату Северо-Востока Азии

Холодоустойчивость почвенных беспозвоночных, обитающих на Северо-Востоке Азии, как видно из предыдущего изложения, значительно различается. Напомним, что регион характеризуется продолжительной и суровой зимой, практически повсеместным распространением вечной мерзлоты и минимальными зимними температурами в обитаемом слое почвы от -10 до -30°C .

По степени адаптированности к зимним условиям континентальной части Северо-Востока Азии изучавшихся нами животных можно подразделить на несколько групп. В первую очередь, в населении беспозвоночных животных региона выделяются виды с высокой холодоустойчивостью, способные выдерживать температуры в $-30...-35^{\circ}\text{C}$. Они практически не ограничены в биотопическом распределении зимними температурными условиями, и

доминируют в занимающих огромные площади сырых мерзлотных ландшафтах. Это 2 вида муравьев – *Leptothorax acervorum* и *Camponotus herculeanus*, прыгунчик *Tetrix fuliginosa*, жук-щелкун *Denticollis varians*. Эти насекомые зимуют в приповерхностном горизонте почвы, прикрытые подстилкой или другими растительными остатками и снегом, заметно смягчающими температуры (от -50°C в воздухе до $-20\dots-25^{\circ}\text{C}$ на глубине 5 см в почве). Обнаружено также небольшое число организмов, обладающих столь же значительной холодоустойчивостью, но встречающихся локально – дождевые черви *Eisenia nordenskioldi*, амфипода *Traskorchestia ditmari*, муравей *L. muscorum* – и имеющих очевидные ограничения биотопического распределения летними условиями. Всего в группе наиболее резистентных к холоду беспозвоночных 9 из 64 изученных видов, помимо перечисленных выше сюда можно включить двух литобиид с $LT_{50\%}$ -30°C . В ней преобладают зимующие в замерзшем состоянии организмы. Выявлены также виды с высокой холодоустойчивостью эмбриональных стадий (переносят ниже -35°C), но ограниченным распространением: дождевые черви *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis*, слизень *Deroceras reticulatum*. В континентальных районах Северо-Востока они отсутствуют из-за недостаточной продолжительности теплого сезона для завершения жизненного цикла.

Вторая группа – 36 видов, выдерживающих зимой температуры до $-20\dots-25^{\circ}\text{C}$. В нее входят в основном зимующие на разных стадиях в состоянии переохлаждения насекомые – имаго и личинки муравьев рода *Myrmica*, имаго *Formica gagatoides*, яйца саранчовых, червец *Arctorthezia cataphracta* (Shaw, 1794), а также большинство личинок щелкунов (9 из 13 видов). Из представителей других таксонов – зимующие на стадии яйца сенокосцы и один из раковинных моллюсков, *Vertigo modesta*. Сюда также включены способные выдерживать замерзание геофилида *Escaryus* sp. и слизень *Deroceras laeve*. Зимовка муравьев и личинок щелкунов проходит на несколько большей глубине, в более теплых горизонтах почвы, чем у видов первой группы. Биотопическое распределение всех этих беспозвоночных практически не ограничено зимними температурами на большинстве участков пояса редколесий; они многочисленны и входят в доминанты населения. Часть видов из этой группы встречается локально, однако их распространение определяется не холодоустойчивостью, а связано с летними условиями – недостаточной теплообеспеченностью, глубиной возможного расположения зимовочных камер для муравьев и др.

К третьей группе относятся виды с ограниченной холодоустойчивостью, способные выдерживать температуры $-10\dots-15^{\circ}\text{C}$. Это 4 из 5 видов муравьев рода *Formica*, 4 вида наземных раковинных моллюсков, зимующих в переохлажденном состоянии и встречающихся локально по более теплым участкам. Некоторые виды муравьев селятся на быстро и глубоко протаивающих участках, где возможно размещение гнезд в сохраняющих более высокую температуру зимой горизонтах. К этой же группе относятся несколько видов животных, обитающих в более мягком климате побережья Охотского моря (окр. Магадана), но не проникающих в континентальные районы области. В их числе дождевой червь *Dendrobaena octaedra*, зимующий в замерзшем состоянии и

переносимый температуры вплоть до -14°C , и два вида слизней – *Deroceras altaicum* и *D. agreste*.

Два вида дождевых червей – *Eisenia fetida* и *Dendrodrilus rubidus tenuis* – встречаются на Северо-Востоке в антропогенных условиях. Первый, в силу неспособности переживать температуры ниже нуля на обеих стадиях развития, обитает в непромерзающих местах – у теплоцентралей, в поймах ручьев, круглогодично отапливаемых теплицах. Второй, несмотря на способность коконов выдерживать очень низкие температуры, как правило, не успевает завершить жизненный цикл за один сезон в природных местообитаниях, но достигает огромной численности в сезонно обогреваемых теплицах, где его коконы сохраняются зимой почти при температуре воздуха (до -50°C).

Антифризы и криопротекторы. Максимальная резистентность может достигаться при любом из трех механизмов холодоустойчивости. Очень низкие средние T_n (-40°C) характерны для 3 видов муравьев – *Leptothorax acervorum*, *L. muscorum*, *Camponotus herculeanus*, способность к значительному переохлаждению у этих насекомых сопряжена с накоплением до 16-20% полиолов. В регионах с более мягким климатом холодоустойчивость, по крайней мере у *L. acervorum*, меньше (Heinze et al., 1996). Вероятно, часть резервного гликогена может быть израсходована при малых положительных температурах осенью на обменные процессы, а не на синтез антифризов. Кроме того, образование глицерина, ответственного за значительное снижение температур переохлаждения и замерзания, происходит более активно при отрицательных температурах и пропорционально их длительности (Storey, Storey, 1991). Выживание всех прочих организмов, переносящих температуры ниже -30°C , обеспечивается иными механизмами – устойчивостью к замерзанию (*Eisenia nordenskioldi*, *Tetrix fuliginosa*, амфипода, многоножки) либо дегидратацией (коконы дождевых червей). Холодозащитными агентами могут служить, как и у муравьев, полиолы, играющие в данном случае роль криопротекторов (например, у дождевых червей), или вещества не выявленной нами природы (как у тетрикса, амфиподы, личинок шелкокуна *Denticollis varians*).

У организмов второй группы, с умеренной холодоустойчивостью, механизмы обеспечения криорезистентности многообразны. По большей части это зимующие в переохлажденном состоянии животные, имеющие T_n около -30°C . Снижение T_n зимой может сопровождаться также накоплением полиолов и сахаров, но в меньшем количестве, чем у первой группы, максимально до 10% (*Myrmica kamtschatica*). У зимующих в стадии яйца саранчовых и сенокосцев низким значениям T_n способствует препятствующая инокуляции извне прочная оболочка и отсутствие внутренних центров кристаллизации, поэтому им не требуется накопление антифризов. Личинки жуков-шелкокунов зимуют как в состоянии защитной дегидратации, так и значительно переохлажденными. Оба механизма у них могут быть сопряжены с ростом концентрации полиолов или обеспечиваться без их участия.

Наименее устойчивые к холоду виды характеризуются содержанием небольших количеств низкомолекулярных антифризов и более высокими T_z ;

холодоустойчивость достигается, в частности у муравьев рода *Formica*, за счет более высокой стабильности состояния переохлаждения по сравнению с летней.

Эффективность механизмов холодоустойчивости в условиях Северо-Востока. Наиболее эффективным среди механизмов холодоустойчивости, очевидно, можно считать защитную дегидратацию, в крайнем варианте обеспечивающую выживание коконов *Dendrodrillus rubidus tenuis* при температуре -196°C . Диапазон переносимых температур дегидратированными зимующими коконами остальных видов дождевых червей варьирует от -1°C у *Eisenia fetida* до -50°C у *Lumbricus castaneus*. Доля использующих такой механизм беспозвоночных невелика – это коконы дождевых червей, яйца трех видов слизней и личинки нескольких видов жуков-щелкунов.

Устойчивость к замерзанию, по литературным данным, может обеспечивать выживание при температурах вплоть до -70°C . В наших исследованиях в замерзшем состоянии температуру ниже -40°C выдерживали лишь *Tetrix fuliginosa* и личинка шелкоуна *Denticollis varians*. Резистентность прочих замерзающих организмов составила от -3°C у дождевого червя *Aporrectodea caliginosa* до -35°C у амфиподы *Traskorchestia ditmari*. Этот механизм распространен шире предыдущего, его используют также все выживающие при отрицательных температурах дождевые черви (4 вида из 11 изучавшихся), жук-щелкун *Hypnoidus hyperboreus*, 3 вида многоножек и 2 вида слизней.

Преобладает у почвообитающих беспозвоночных механизм переохлаждения. Избегают замерзания за счет низких T_n зимующие муравьи, яйца саранчовых и сенокосцев, большинство личинок жуков-щелкунов, червец *Arctorthezia cataphracta*, мелкие раковинные моллюски. Эффективность этого механизма сравнима с двумя предыдущими, наиболее низкие средние T_n достигают $-40\dots-44^{\circ}\text{C}$, а минимальные превосходят -50°C (муравьи *Leptothorax acervorum*, *L. muscorum*, *Camponotus herculeanus*). У основной массы изученных видов средние T_n лежат в области -30°C . Меньшей холодоустойчивостью обладает большинство раковинных моллюсков и 4 из 5 видов муравьев рода *Formica*.

Для осуществления каждого из названных механизмов обеспечения холодоустойчивости существуют свои предпосылки. Так, у зимующих в состоянии защитной дегидратации организмов покровы проницаемы для паров воды, а размеры невелики, что, вероятно, и определяет этот путь холодозащиты. Дополнительным фактором служит возможность накапливать полиолы коконами дождевых червей или полиолы и резервные липиды – личинками шелкоунов.

Способность выдерживать замерзание сопровождается у дождевых червей образованием полиолов и глюкозы из запасенного гликогена. Однако немногие виды, в силу строения хлорогенной ткани, способны накапливать его значительные количества, и изначально, по-видимому, резервный гликоген обеспечивал выживание в летней диапаузе (Бызова, 1977). Для ряда устойчивых к замерзанию видов характерно наличие гликопротеинов, играющих роль криопротекторов, способных предотвращать перекристаллизацию льда. Среди изучавшихся нами организмов, вероятно, гликопротеины участвуют в обеспечении холодоустойчивости многоножек (у некоторых видов они были

найденны), а также тетрикаса и амфиподы – накопления низкомолекулярных криопротекторов у них не обнаружено.

В переохлажденном состоянии зимуют все изученные к настоящему времени яйца насекомых. Сохранению переохлажденного состояния способствуют мелкий размер и отсутствие центров кристаллизации, поступающих с пищей у взрослых насекомых, а также оболочки, препятствующие инокуляции кристаллами льда извне. Свой вклад вносит и большое количество резервных веществ в яйцах. Накопления специфических холодозащитных веществ не отмечено. Успех переохлаждения улиток обеспечивается наличием раковины, изолирующей от внешних центров кристаллизации. Среди остальных избегающих замерзания насекомых обнаружены как накапливающие низкомолекулярные антифризы, так и не имеющие таких веществ. В случаях отсутствия полиолов и сахаров, ответственных за понижение температуры замерзания и стабилизацию состояния переохлаждения, эти функции, по всей видимости, выполняют антифризные гликопротеиды. Последние, вероятно, обеспечивают холодоустойчивость муравьев рода *Formica* и личинок некоторых жуков-щелкунов. Прочные хитиновые покровы, дополнительно защищенные гидрофобными восками и ворсинками, у этих насекомых препятствуют инокуляции кристаллами льда.

Для видов, использующих любой из трех путей выживания при отрицательных температурах, но обеспечивающих резистентность за счет накопления низкомолекулярных антифризов, решающим фактором выработки максимально возможной холодоустойчивости служит наличие резервного гликогена к моменту наступления отрицательных температур. Однако запасенные к осени резервы могут расходоваться на энергетический обмен за время до замерзания почвы. Поэтому если осенний переходный период длителен или зимовка происходит при малых положительных температурах (что нередко в европейской части России), максимально возможная для вида холодоустойчивость может и не проявиться. Межгодовая изменчивость характеристик холодоустойчивости, по-видимому, связана с различием погоды в течение лета и осени, определяющей условия накопления и расходования резервов.

В силу сказанного выше трудно ожидать одинаковой холодоустойчивости в географически удаленных популяциях; она возможна, вернее – наиболее вероятна, лишь у зимующих на стадии диапаузирующего яйца видов. К сожалению, из исследованных нами объектов в других регионах изучались очень немногие – слизни *Deroceras laeve* и *D. reticulatum*, дождевые черви *Eisenia nordenskioldi* и кобылка *Chorthippus fallax*. У всех этих организмов, кроме яиц *Chorthippus fallax*, выявлена существенно бóльшая резистентность к отрицательным температурам в популяциях с Северо-Востока. По литературным материалам близкая холодоустойчивость у популяций из разных регионов также крайне редка (Turnock, Fields, 2005). Необходимо отметить, что провести корректное сравнение характеристик холодоустойчивости практически невозможно в силу методических различий в сборе, содержании, режимах

акклимации; даже кратковременный нагрев собранных в природе зимующих насекомых может существенно сказываться на получаемых результатах.

Таксономическая близость видов не позволяет прогнозировать ни механизма холодоустойчивости, ни возможных ее пределов. Холодоустойчивость 5 видов муравьев рода *Formica*, проникающих на Северо-Восток Азии, оказалась различной; их средние T_n лежат в диапазоне от -17 до -30°C . Напротив, 4 вида муравьев рода *Myrmica* имеют практически одинаковую резистентность. Напомним, что механизм обеспечения холодоустойчивости всех муравьев один – переохлаждение. В другом семействе насекомых (Elateridae) присутствуют все три известных стратегии, однако достигаемый результат весьма близок – личинки переносят температуры около -25°C , кроме одной, выдерживающей в замерзшем состоянии ниже -40°C . Близкие виды слизней обладают как разными механизмами холодоустойчивости, так и разными жизненными циклами – *Deroceras laeve* в замерзшем виде переживает охлаждение до -28°C , в то время как *D. reticulatum* успешно зимует на стадии яйца в состоянии защитной дегидратации при температуре до -35°C . Среди дождевых червей одного рода *Eisenia nordenskioldi* зимует в обеих стадиях и выдерживает до -35°C , а *Eisenia fetida* не холодоустойчив ни в одной из стадий. Напротив, дождевые черви, принадлежащие к разным семействам, *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae) и *Drawida ghilarovi* (Moniligastridae) в замерзшем состоянии переносят -14°C и -12°C соответственно.

В дополнение к холодоустойчивости у обитающих на Северо-Востоке Азии насекомых прослеживается целый комплекс адаптаций, способствующий успешному существованию в суровых климатических условиях. Лучше всего эти адаптации изучены у муравьев и включают как изменения жизненного цикла – растягивание развития личинок на 2-3 года и отсутствие быстрого расплода (Жигульская и др., 1989, 1982), так и уменьшение разнообразия гнездостроительной деятельности с сохранением наиболее удачных по зимним условиям вариантов гнезд (Берман и др., 2007). Наименее холодоустойчивые виды сохраняются в небольшом числе теплых (на глубине размещения зимовочных камер) участков.

Растянутые жизненные циклы и зимовка разновозрастных популяций наблюдаются у тетрикаса *Tetrix fuliginosa* и слизня *Deroceras laeve*. Если у тетрикаса, по-видимому, присутствует диапауза, предотвращающая линьку нимф старшего возраста, то у слизней диапауза не обнаружена. В Англии у *D. reticulatum* зимуют и яйца, и слизни, обычно наблюдаются два частично перекрывающихся поколения. В условиях Магадана жизненный цикл этого вида сезонно синхронизирован, поскольку слизни погибают при первых холодах, а яйца имеют эмбриональную диапаузу, завершающуюся довольно быстро еще при положительных температурах. Напротив, *Deroceras laeve* способен переносить отрицательные температуры только в постэмбриональных стадиях, и было бы естественно ожидать у этого вида наличие имагинальной диапаузы. Однако взрослые слизни откладывают поздней осенью яйца, в естественной среде неизбежно вскоре погибающие при наступлении заморозка.

Процветанию саранчовых на Северо-Востоке Азии, безусловно, помогает наличие у них эмбриональной диапаузы, обеспечивающей сохранение яиц в почве в течение нескольких лет (Danks, 1987). В южных регионах это свойство способствует выживанию популяции в засушливые годы, на севере благоприятствует переживанию холодных лет.

Традиционно считается, что значительная холодоустойчивость не характерна для активных недиапазирующих насекомых. Мы выявили отдельные виды с высокой холодоустойчивостью летом и зимой – это муравьи рода *Formica* и червец *Arctorthezia cataphracta*. Вероятно, в подобных случаях свою роль играют разные факторы: исходно повышенная осмолярность жидкостей (сахара у муравьев), особенности морфологии (изолированность зоба, содержимое которого замерзает в первую очередь и независимо) или тип ротового аппарата, уменьшающий попадание частиц, служащих центрами кристаллизации (червец). Сравнительные данные по холодоустойчивости этих насекомых в других регионах отсутствуют, поэтому пока нельзя сказать, служит ли высокая летняя холодоустойчивость особенностью северных популяций или же видовым признаком.

Механизмы холодоустойчивости, таксономическое положение и онтогенетические стадии. В классе насекомых среди механизмов перенесения отрицательных температур преобладает переохлаждение; выдерживающие замерзание и обладающие защитной дегидратацией виды редки. Вероятно, успешному переохлаждению способствуют, помимо выработки низкомолекулярных антифризов, защитные покровы: хитин у имаго и кубышек яиц саранчовых, предотвращающие смачивание ворсинки на теле личинок муравьев. Все это препятствует инокуляции кристаллами льда извне.

Как и все изученные к настоящему времени яйца более чем 70 видов беспозвоночных животных различных групп – насекомых, клещей, пауков (Sømme, 1982), энхитреид (Bauer et al., 2001), обитающих в холодных регионах, исследованные нами эмбриональные стадии не способны выдерживать замерзание. Их зимовка возможна лишь в переохлажденном или дегидратированном состояниях.

Зимующие личинки насекомых изученных на Северо-Востоке видов могут переохлаждаться (муравьи, часть щелкунов), замерзать (*Denticollis varians*) либо дегидратироваться (щелкуны). Нимфы либо замерзают (тетрикс) либо переохлаждаются (червец). Имаго муравьев и некоторых щелкунов переохлаждаются, у одного из видов щелкунов – способны замерзать.

Среди представителей прочих изучавшихся таксонов беспозвоночных преобладают устойчивость к замерзанию либо защитная дегидратация. Только мелкие наземные улитки и яйца сенокосцев зимуют в переохлажденном состоянии, чему у первых, безусловно, способствует раковина, у вторых – прочная оболочка, предотвращающая инокуляцию, и мелкий размер.

Все прочие животные – многоножки, амфипода, слизни и их яйца, дождевые черви и их яйцевые коконы – имеют менее выгодную для поддержания переохлажденного состояния форму тела, менее прочные покровы и более крупный размер. Им сложнее защититься от инокуляции кристаллами льда, и

реализуемые ими стратегии – устойчивость к замерзанию или защитная дегидратация.

Многоножки, Lithobiidae двух видов и один вид Geophilidae, переносят в замерзшем состоянии охлаждение вплоть до $-25...-31^{\circ}\text{C}$. Амфипода *Traskorchestia ditmari* также замерзает при -6°C и успешно перезимовывает в таком состоянии при температурах до -35°C .

Четыре из 10 изучавшихся нами видов дождевых червей переносят отрицательные температуры благодаря устойчивости к замерзанию, в то время как их яйцевые коконы под воздействием холода теряют воду и выживают в состоянии защитной дегидратации. Однако коконы не всех видов способны эффективно обезвоживаться, и не всегда дегидратация служит гарантией холодоустойчивости. Замечательно, что устойчивость к замерзанию обнаружена не только в семействе Lumbricidae, но и у представителя семейства тропического происхождения Moniligastridae.

Роль холодоустойчивости в географическом распространении удалось проследить лишь на отдельных видах немногих групп, поскольку отсутствуют сведения о холодоустойчивости в тех же группах на юге.

Муравьи. Высокая холодоустойчивость муравьев гипоарктического комплекса позволяет переживать в поверхностных горизонтах почвы суровейшие зимы во всей северной Евразии, в том числе и на полюсе зимнего холода Северного полушария. Напротив, ограниченная холодоустойчивость муравьев рода *Formica* сказывается в обеднении их фауны в верховьях Колымы и, тем более – Яны и Индигирки с крайне низкими зимними температурами.

Полученные характеристики холодоустойчивости для большинства видов, по-видимому, близки к предельно возможным для муравьев. Косвенно об этом свидетельствует показанное нами обеднение фауны в районе «полюса холода» относительно бассейна верховьев Колымы и тем более – Центральной Якутии (Берман и др., 2007). Ужесточение зимних условий в Северо-Восточной Якутии по сравнению с названными регионами оказывается непреодолимым для многих видов рода *Formica*, а возможно, и *Murmica*.

Проведенное исследование позволяет однозначно ответить на вопрос о преимущественной роли зимних или летних климатических условий в формировании региональных фаун муравьев. Значительное сходство зимних температурных (а также и мерзлотных) условий бассейна Верхней Колымы и Центральной Якутии, и разительное различие их фаун свидетельствуют о том, что обеднение видового разнообразия муравьев верховьев Колымы кроется, прежде всего, в дефиците летней теплообеспеченности. Не исключена и роль исторических причин: возможность восстановления вида, вымершего вследствие, например, аномально холодной зимы при бесснежье на гигантской территории Северо-Восточной Азии мала, так как в отличие от Центральной Якутии нет близкого источника вторичной – восстановительной – инвазии. За обеднение же фауны муравьев бассейна верховьев Индигирки ответственны, кроме того, и еще более суровые, чем в бассейне Верхней Колымы, современные зимние условия, а не плейстоценовое оледенение.

Таким образом, холодоустойчивость муравьев выступает мощнейшим фактором фауногенетических процессов наряду с недостатком летнего тепла для прохождения онтогенеза, биотическими отношениями и историческими причинами.

Слизни. Три из четырех изучавшихся ними видов (помимо *Deroceras laeve*) обнаружены под Магаданом не только локально, но и отдельно друг от друга. В глубине континента виды-вселенцы не найдены. Между тем, холодоустойчивость яиц по крайней мере *D. reticulatum* более чем достаточна для благополучной зимовки в широком спектре биотопов континентальных районов. Отсутствие этого вида связано с иными, нежели условия зимовки, обстоятельствами, прежде всего – с коротким безморозным периодом. Ограничивающие факторы, вероятно, непреодолимы, ибо инвазия, как нетрудно предположить, длится не менее 75-80 лет – с начала интенсивного освоения региона, т.е. с 30-х годов прошлого века.

Сенокосцы. Выявленная холодоустойчивость зимующих яиц сенокосцев показывает, что *Mitopus morio*, и тем более *Homolophus arcticus*, не лимитированы низкими температурами зимовки не только в окрестностях Магадана, но и во многих биотопах континентальных районов Магаданской обл. Полученные нами ориентировочные данные по скорости развития свидетельствуют о том, что времени (и косвенно – теплообеспеченности) для завершения жизненного цикла *M. morio* и *H. arcticus* в течение одного сезона достаточно, и даже имеется некоторый запас в теплые годы. В случае холодного лета часть животных, вероятно, не успевает отложить яйца. В целом же оба вида сенокосцев ежегодно обычны в окрестностях Магадана, их популяции устойчивы, и отсутствует жесткое лимитирование каким-либо из рассмотренных факторов.

Дождевые черви. Видовое разнообразие дождевых червей на Русской равнине убывает к северу и востоку. От Западной Сибири на восток, не считая нарушенных территорий и гор (Алтае-Саянская система, Сихотэ-Алинь), почти всюду обитает один, редко – два вида (Перель, 1997).

Ареалы и спектр населяемых местообитаний в целом соответствуют выделенным по степени адаптированности к холоду 4 группам дождевых червей. Наиболее холодоустойчивый вид *Eisenia nordenskioldi* населяет Северную Азию и проникает в европейскую часть России, он не ограничен условиями зимовки.

Во вторую группу попадают умеренно холодоустойчивые виды. Устойчивость и коконов, и червей *Dendrobaena octaedra* к низким температурам расширяет экологическую валентность этого вида, способствуя колонизации холодных регионов, в том числе европейских тундр. Усиливающаяся суровость зим с запада на восток препятствует проникновению *D. octaedra* в тундровую и бореальную Сибирь далее изотерм минимальных температур почвы на глубине 3 см -12...-14°C. При этом ряд территорий с подходящими для вида температурными условиями, находящимися внутри областей с температурами более низкими, чем указанные -14°C, как правило, не заселены им, вероятно, из-

за отсутствия источника инвазии. К этой группе относится также зимующий в замерзшем состоянии при температурах вплоть до -16°C дождевой червь *Drawida ghilarovi*, дальнейшее продвижение которого на север контролируется условиями зимовки. Распространение *Aporrectodea caliginosa* лимитируется резистентностью к холоду фазы червя (-5°C) и возможностью завершения онтогенеза (включая откладку коконов) в один сезон.

Виды третьей группы (*Dendrodrilus rubidus tenuis*, *Octolasion lacteum*, *Lumbricus castaneus*, *L. rubellus*), несмотря на высокую холодоустойчивость яйцевых коконов, ограничены в своем проникновении на Восток либо не промерзающими зимой (фаза червя не выживает при температурах ниже нуля), либо достаточно теплыми летом для прохождения жизненного цикла биотопами.

Распространение видов четвертой группы, в которой и черви, и коконы не переносят охлаждение до $-2...-5^{\circ}\text{C}$, ограничено не промерзающими с поверхности местообитаниями (берега водоемов, антропогенные биотопы – *Eisenia fetida*, *Eiseniella tetraedra*, *Aporrectodea rosea*) или глубокими горизонтами почв (*Lumbricus terrestris*).

Таким образом, недостаточная холодоустойчивость дождевых червей – причина обеднения их разнообразия в Сибири. В ряде случаев пригодные для обитания червей территории не заселены из-за удаленности источника инвазии.

Выводы

1. У почвообитающих беспозвоночных на Северо-Востоке Азии выявлены все три известные к настоящему времени стратегии холодоустойчивости – способность к переохлаждению, внетканевое замерзание жидкостей и защитная дегидратация. У зимующих в переохлажденном состоянии видов средние температуры переохлаждения составляют от -17 до -42°C , длительно переносимые температуры лежат на $3-7^{\circ}\text{C}$ выше. Устойчивые к замерзанию организмы переохлаждаются незначительно (до $-3...-10^{\circ}\text{C}$), но способны выдерживать $-25...-45^{\circ}\text{C}$. Защитная дегидратация обеспечивает возможность охлаждения организмов от -20 до -40°C при рекордном значении в -196°C . Этот способ холодозащиты характерен не только для коконов дождевых червей и яиц слизней, имеющих проницаемые оболочки, но и для личинок жуков-щелкунов с хитиновыми покровами.

2. У исследованных насекомых наиболее распространен механизм переохлаждения: из 37 изученных видов лишь 3 зимуют в замерзшем состоянии (прыгунчик *Tetrix fuliginosa*, жук-щелкун *Hyponoidus hyperboreus*, личинка жука-щелкуна *Denticollis varians*). В других таксонах преобладает устойчивость к замерзанию: в переохлажденном состоянии из 27 исследованных видов зимуют лишь яйца сенокосцев и наземные улитки, остальные либо замерзают (многоножки, амфипода, дождевые черви, слизи), либо дегидратируются (яйца слизней, коконы дождевых червей).

3. Химическое обеспечение холодоустойчивости также разнообразно и не зависит ни от таксономического положения вида, ни от механизма холодоустойчивости; одни и те же вещества могут способствовать и переохлаждению, и устойчивости к замерзанию, и защитной дегидратации,

выполняя разные функции. Наиболее холодоустойчивые переохлаждающиеся насекомые накапливают зимой многоатомные спирты, выполняющие функцию антифризов – до 20% от массы тела (муравьи *Camponotus herculeanus*, *Leptothorax acervorum*, *L. muscorum*); у большинства переохлаждающихся насекомых их концентрация не превышает 3-5%. Для выдерживающих замерзание дождевых червей также характерны значительные количества полиолов и сахаров, но служащих криопротекторами (защищающими замерзшие ткани от повреждения). В ряде случаев у беспозвоночных, как в замерзшем состоянии, так и в переохлажденном, не обнаружено низкомолекулярных холодозащитных веществ. Снижение содержания воды свойственно всем организмам, оно достигает крайнего выражения у зимующих в состоянии защитной дегидратации коконов дождевых червей и личинок шелкоунов (с 75 до 40%).

4. Адаптивный потенциал различных стратегий холодоустойчивости почвообитающих беспозвоночных на Северо-Востоке Азии близок: наиболее резистентные виды переносят температуры около -40°C вне зависимости от используемого механизма (переохлаждающиеся муравьи *Leptothorax acervorum*, замерзающие личинки прыгунчика *Tetrix fuliginosa*, дегидратирующиеся коконы дождевого червя *Eisenia nordenskioldi*).

5. По эффективности среди холодовых адаптаций выделяется защитная дегидратация, сопровождающаяся синтезом небольших количеств полиолов. Предпосылками для ее осуществления служат высокая проницаемость покровов для паров воды и устойчивость к обезвоживанию при положительных температурах. Переносимые температуры достигают нередко -40°C (предельно – -196°C). Следующий по эффективности механизм – устойчивость к замерзанию – также обеспечивает зимовку при температурах до $-35\text{...}-40^{\circ}\text{C}$, что может достигаться и без накопления низкомолекулярных криопротекторов. Наконец, среди изученных нами видов переохлаждение дает возможность выживания при температурах до -35°C за счет накопления высоких концентраций полиолов (что изначально требует больших запасов гликогена).

6. Степень таксономической близости видов не предопределяет ни механизм холодоустойчивости, ни возможные ее пределы. При одинаковом механизме перенесения отрицательных температур (переохлаждении) холодоустойчивость 5 видов муравьев рода *Formica* распределена в интервале от -13 до -28°C , а у 4 видов муравьев рода *Myrmica* она практически одинакова (около -25°C). В другом отряде насекомых – у жуков семейства Elateridae, напротив, используются все три известных механизма холодозащиты, а достигаемый результат близок (-25°C). Слизни рода *Deroceras* реализуют разные механизмы и зимуют на разных стадиях: переносящий замерзание *D. laeve* выдерживает до -28°C , а яйца *D. reticulatum* в состоянии защитной дегидратации – до -35°C .

7. Онтогенетические стадии вида также могут иметь разную резистентность к отрицательным температурам, определяемую разными же механизмами. У 5 из изученных 14 видов дождевых червей черви устойчивы к замерзанию, выдерживают температуры от -5°C (*Aporrectodea caliginosa*) до -35°C (*Eisenia nordenskioldi*). Яйцевые коконы дождевых червей зимуют в состоянии защитной

дегидратации и переносят более низкие температуры: от -15°C до -45°C . Жук-щелкун *Hypnoidus hyperboreus* зимует в замерзшем состоянии, а его личинка дегидратируется, в то время как механизм холодоустойчивости большей части элатерид – переохлаждение.

8. В целом холодоустойчивость изученных почвообитающих беспозвоночных, подчеркнем – населяющих даже наиболее холодные регионы Голарктики, в среднем ($-30\dots-25^{\circ}\text{C}$) соизмерима со средним уровнем минимальных температур среды во время зимовки. Она значительно меньше, нежели у изученных в сходном климате в окрестностях Фэрбанкса (Аляска) зимующих выше линии снега насекомых (средние *T_n* переохлаждающихся видов достигают -56°C , а устойчивые к замерзанию выдерживают до -70°C).

9. В комплексе адаптаций, способствующих существованию беспозвоночных в континентальном климате, определяющими служат физиолого-биохимические возможности видов. Недостаточность физиолого-биохимических адаптаций в отдельных случаях может компенсироваться выбором более теплых биотопов или глубоких горизонтов почвы для зимовки (муравьи, моллюски, дождевые черви), однако такие случаи редки.

10. По устойчивости к низким температурам можно выделить четыре группы беспозвоночных. В первую входят 7 видов, способных выдерживать температуры до -35°C : муравьи *Camponotus herculeanus*, *Leptothorax acervorum*, *L. muscorum*, дождевой червь *Eisenia nordenskioldi*, прыгунчик *Tetrix fuliginosa*, бокоплав *Traskorchestia ditmari*, личинка жука *Denticollis varians*. Вторую, самую многочисленную, группу образуют зимующие при температурах до $-25\dots-30^{\circ}\text{C}$ муравьи рода *Myrmica*, *Formica gagatoides*, большинство личинок жуков-щелкунов, яйца саранчовых и сенокосцев, слизни *Deroceras laeve*, червец *Arctorthezia cataphracta*. В третью группу попадают виды с холодоустойчивостью в пределах $-15\dots-20^{\circ}\text{C}$: 4 из 5 видов муравьев рода *Formica*, большинство раковинных моллюсков, яйца слизней. Представители четвертой группы – дождевые черви *Dendrobaena octaedra*, *Drawida ghilarovi*, яйца слизней *Deroceras altaicum* и *D. agreste* – выдерживают температуры не ниже $-10\dots-12^{\circ}\text{C}$.

11. Биотопическое распределение организмов соответствует степени резистентности их к холоду. Виды первой группы обитают повсеместно. Животные из второй группы в средние по суровости сезоны способны зимовать, имея небольшой резерв холодоустойчивости, на подавляющей части территории региона, однако в экстремально холодные годы возможна гибель значительной их части. Некоторые виды этой группы в силу ограничений летними условиями распределены локально (муравьи рода *Myrmica*). Входящие в третью группу занимают немногие биотопы с относительно высокими зимними температурами. Виды четвертой группы обитают только в более мягком климате Охотоморского побережья, их распространение в континентальные районы лимитируется недостаточной холодоустойчивостью. Однако ряд резистентных к холоду видов не проникает в регион из-за неблагоприятных летних условий, в первую очередь – из-за малой теплообеспеченности.

12. Недостаточная холодоустойчивость сказывается на значительном обеднении фауны ряда таксономических групп (муравьи, дождевые черви, слизни) в континентальных районах Северо-Востока. Она, наряду с дефицитом необходимого для прохождения онтогенеза летнего тепла, историческими причинами и биотическими взаимоотношениями служит мощным фактором фауногенеза.

Список работ, опубликованных по теме диссертации после защиты кандидатской диссертации

Монографии

1. Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., **Лейрих А.Н.** Зимовка и холодоустойчивость муравьев на Северо-Востоке Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 264 с.

Berman D.I., Alfimov A.V., Zhigul'skaya Z.A., **Leirikh A.N.** Overwintering and cold-hardiness of ants in the Northeast of Asia. Sofia–Moscow: Pensoft, 2010. 294 p.

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК

2. Берман Д.И., **Лейрих А.Н.** О способности дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Lumbricidae, Oligochaeta) переносить отрицательные температуры // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285, № 5. С. 1258-1261.

3. Берман Д.И., Жигульская З.А., **Лейрих А.Н.** Зимняя экология полярного муравья (*Formica gagatoides*) в верховьях Колымы // Зоол. журн. 1987. Т. 66, № 3. С. 373-384.

4. Берман Д.И., **Лейрих А.Н.**, Якимчук Н.В. Зимовка и связанные с ней особенности биологии темного тетрикса (*Tetrix fuliginosa*, Orthoptera, Tetrigidae) на Северо-Востоке СССР // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 9. С. 86-95.

5. **Лейрих А.Н.** Сезонные изменения холодоустойчивости муравьев на верхней Колыме // Известия АН СССР. Сер. биол. 1989. № 5. С. 752-760.

6. Берман Д.И., Алфимов А.В., **Лейрих А.Н.** Условия зимовки и холодоустойчивость амфиподы *Traskorchestia ditmari* на побережье Охотского моря // Биология моря. 1990. № 5. С. 31-36.

7. Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., **Лейрих А.Н.** Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta) из Европы в северную Азию ограничено недостаточной морозостойкостью // Докл. РАН. 2001. Т. 377, № 3. С. 415-418.

8. Берман Д.И., **Лейрих А.Н.**, Алфимов А.В. Об устойчивости дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) к экстремально низкой влажности почвы на Северо-Востоке Азии // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 11. С. 1308-1318.

9. Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., **Лейрих А.Н.** Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta) на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 10. С. 1210-1221.

10. **Лейрих А.Н.**, Мещерякова Е.Н., Берман Д.И. Механизм холодоустойчивости яйцевых коконов дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Sav.) (Lumbricidae: Oligochaeta) // Докл. РАН. 2004. Т. 398, № 2. С. 275-278.

11. **Лейрих А.Н.**, Мещерякова Е.Н., Берман Д.И. Механизмы и экологические следствия холодоустойчивости коконов дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Sav.) (Lumbricidae: Oligochaeta) // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 8. С. 929-936.

12. Берман Д.И., **Лейрих А.Н.**, Мещерякова Е.Н. Холодоустойчивость онтогенетических стадий навозного червя *Eisenia fetida* (Oligochaeta, Lumbricidae) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 3. С. 272-279.

13. **Лейрих А.Н.**, Мещерякова Е.Н., Кузьминых Г.В., Куренщиков Д.К. Холодоустойчивость и скорость онтогенеза как элементы адаптивных стратегий сенокосцев (Opiliones, Phalangidae) на Северо-Востоке Азии // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 4. С. 419-428.

14. Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., **Лейрих А.Н.** Яйцевые коконы дождевого червя *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Lumbricidae, Oligochaeta) переносят пребывание в жидком азоте // Докл. РАН. 2010. Т. 434, № 6. С. 834-837.

15. Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., **Лейрих А.Н.**, Куренщиков Д.К. Ареал и холодоустойчивость дождевого червя *Drawida ghilarovi* (Oligochaeta, Moniligastridae) // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 9. С. 1027-1036.

16. Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., **Лейрих А.Н.** Холодоустойчивость, адаптивная стратегия и инвазия слизней рода *Deroceras* (Gastropoda: Pulmonata) на Северо-Востоке Азии // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 4. С. 387-401.

17. Берман Д.И., **Лейрих А.Н.**, Жигульская З.А. Единая стратегия холодоустойчивости муравьев рода *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) на Северо-Востоке Азии // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 2. С. 175-189.

В прочих изданиях

18. Берман Д.И., Жигульская З.А., **Лейрих А.Н.** Об адаптациях *Leptothorax acervorum* (Formicidae) к экстремальным горным условиям Субарктики Северо-Востока СССР // Экология и география членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. С. 24-25.

19. Берман Д.И., Жигульская З.А., **Лейрих А.Н.** О комплексе адаптаций *Leptothorax acervorum* (Formicidae) к экстремальным условиям горной Субарктики СВ СССР // Биол. основы использования полезных насекомых: Материалы Всерос. совещ. М., 1988. С. 64-66.

20. **Лейрих А.Н.**, Жигульская З.А. Устойчивость муравьев Субарктики к длительному воздействию низких температур // Проблемы почвенной зоологии: Материалы II (XII) Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: КМК, 1999. С. 155-156.

21. Берман Д.И., **Лейрих А.Н.**, Мещерякова Е.Н. Распространение и холодоустойчивость дождевых червей на северо-востоке и востоке Европы // Проблемы почвенной зоологии: Материалы III (XIII) Всерос. совещ. по почвенной зоологии, посвященного 90-летию академика М.С. Гилярова. Йошкар-Ола, 1-5 сент. 2002. М.: КМК, 2002. С. 24-25.

22. Берман Д.И., **Лейрих А.Н.** Факторы, влияющие на динамику численности саранчовых (Orthoptera: Insecta) Северо-Востока Азии // Популяционная экология животных: Материалы Междунар. конф. «Проблемы популяционной экологии животных». Томск: Томский государственный университет. 2006. С. 275-277.

23. Берман Д.И., Алфимов А.В., Жигульская З.А., **Лейрих А.Н.** Экология и холодоустойчивость муравьев Северо-Востока Азии // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2007. № 2. С. 37-48.

24. Berman D.I., Alfimov A.V., Zhigulskaya Z.A., **Leirikh A.N.** Winter in the life of ants in the Northeast of Asia // Species and communities in extreme environment / L.D. Penev, S.I. Golovatch, A.B. Babenko & O.L. Makarova (Eds). Festschrift to the 75th Birthday of Academician Yuri Ivanovich Chernov. Sofia–Moscow: Pensoft Publishers, 2009. P. 53-86.